



ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE

DE LYON

---

TOME XXXVI (1911)

---

NOTES ET MÉMOIRES

---

COMPTES RENDUS DES SÉANCES

— 1911 —

---

*SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ*

1, PLACE D'ALBON, 1

---

GEORG, Libraire, passage de l'Hôtel-Dieu, 36-38

1912

# ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

DE LA

## PROPAGATION DES ROUILLES

PAR

J. BEAUVÉRIE

---

Le mode de propagation des rouilles paraissait définitivement établi à la suite des travaux de de Bary, lorsque les recherches poursuivies pendant de longues années par le savant suédois J. Eriksson sont venues montrer que les données acquises étaient très incomplètes et que les déductions que l'on en avait tirées étaient ou trop absolues ou erronées. Ces résultats ont ouvert la voie à de nombreux chercheurs dont les travaux, loin d'avoir épuisé le sujet, montrent mieux encore les lacunes à combler.

Il est à peine besoin de souligner l'importance d'une question qui fit l'objet d'un mémoire, resté classique, de de Bary, et qu'illustrèrent les plus importantes victoires de nos luttes contre le parasitisme des cryptogames. Non seulement l'évolution particulièrement complexe des rouilles soulève de très intéressantes questions de biologie, mais encore le sujet possède une importance pratique de premier ordre, les rouilles constituant un des fléaux les plus répandus, les plus tenaces et les moins vulnérables de nos cultures.

C'est ainsi qu'on a évalué les pertes subies de ce chef à 15 millions en Angleterre, en 1881 ; à 9 millions 1/2 dans l'Illinois, en 1885 ; à 24 millions en Autriche, en 1886 ; à plus de 50 millions en Australie, en 1890. Si bien qu'une Conférence fut organisée cette même année à Melbourne, consacrée entièrement à la rouille du froment, et elle se continua

les années suivantes. La Suède, qui n'avait pas perdu moins de 20 millions en 1889, prit, en 1890, l'initiative d'une vaste enquête scientifique sur le fléau et offrit pour cela une somme de 10.000 couronnes à l'Académie Royale d'Agriculture de Stockholm ; J. Eriksson fut choisi pour la diriger.

D'après Sydow (1904), l'abondance des rouilles aurait réduit d'un tiers la récolte des céréales en Prusse, en 1891, ce qui équivaut à une perte de 500 millions.

#### **Les connaissances sur la propagation des Rouilles avant les travaux d'Eriksson.**

Nous n'insisterons pas sur cet exposé que relatent tout au long les traités classiques. Rappelons seulement que les observateurs antérieurs à de Bary considéraient chaque champignon différent trouvé sur un hôte différent comme une espèce distincte. C'est ainsi qu'on connaissait sur les feuilles de blé une rouille jaune, apparaissant de bonne heure pendant l'été, c'était l'*Uredo* ou *Trichobasis linearis*, à spores unicellulaires dites urédospores, auquel succédait bientôt, sur les mêmes feuilles, une rouille noire, le *Puccinia graminis* Pers. à spores bicellulaires appelées « téléutospores » ou « spores durables », parce qu'elles peuvent passer l'hiver. On connaissait, d'autre part, deux rouilles se manifestant simultanément au printemps sur un arbuste assez fréquent dans les haies, le *Berberis vulgaris* ou épine-vinette; l'une produisait à la face supérieure des feuilles de petits conceptacles où se formaient de fines spores en chapelet caractérisant l'*Æcidium exanthemum* Unger, tandis que l'autre apparaissait à la face inférieure, et dans des taches qui souvent renfermaient aussi des *Æcidium*, formant des conceptacles plus grands avec des spores également plus grosses, c'était l'*Æcidium Berberidis* Gmel. Mais on allait démontrer que ces quatre prétendues espèces n'étaient que des formes d'une seule et même plante et ne constituaient, par suite, qu'une espèce.

C'est Tulasne qui établit (1854) que la puccinie n'est qu'une forme tardive du champignon qui produit l'urédo, et, avant cette époque, Unger soupçonnait que les écidioles et les écidies

proviennent du même mycète. De 1863 à 1865, l'illustre mycologue de Bary, dans une série de mémoires qui font époque dans la science des champignons, démontra par l'expérimentation, consistant surtout dans des inoculations, que les formes produites sur blé et sur épine-vinette sont des stades de l'évolution d'un même champignon. Nous avons donc ici une espèce qui, non seulement est polymorphe sur un même hôte, mais qui, de plus, effectue son évolution sur deux hôtes différents : blé, et épine-vinette. C'était la découverte de l'hétérocie. On appelle ainsi la faculté que présente le parasite de pouvoir s'adapter à deux hôtes différents, et on l'oppose à l'autécie, qui est le cas des Urédinées accomplissant tout leur cycle d'évolution sur un même hôte. De Bary démontra encore l'hétérocie des autres rouilles des céréales : le *Puccinia rubigo vera* a pour œcidium l'*Æcidium Asperifolii* sur *Anchusa*; le *P. coronata*, l'*Æcidium Rhamni* sur *Rhamnus cathartica* et *R. frangula*. Presque en même temps, Oerstedt démontra que la rouille grillagée des Pomacées, ou *Ræstelia cancellata*, est la forme œcidienne du *Gymnosporangium* à téléutospores qui se développe sur le genévrier.

Les travaux de de Bary suscitèrent de très actives recherches de Magnus, 1874 ; Schröter, 1875 ; Wolff, 1874 et 1877 ; Rosstrup, 1874 ; Winter, 1874-1875 ; Nielsen, 1877 ; Reichardt, 1877. 7 cas d'hétérocie sont constatés en 1870, 14 en 1880, 50 en 1890, et on peut évaluer à près de 200 le chiffre aujourd'hui atteint. Il faut ajouter aux noms précédents ceux d'Harzig, Cornu, Plowright, Klebahn, Ed. Fischer, etc.

L'hétérocie n'est d'ailleurs pas confinée aux Urédinées : Nawaschin et Woronin ont démontré, en 1896, que le *Sclerotinia heteroica*, champignon Ascomycète, se développe successivement sur *Ledum* et *Vaccinium*. Certains animaux, et spécialement des Protozoaires, des Vers et des Arthropodes, sont hétéroïques sur deux ou même trois hôtes.

### Le parasitisme spécialisé.

Les résultats de de Bary ont donc été, en général, confirmés et étendus, mais d'importants travaux ultérieurs sont venus les

compléter et montrer que leur portée n'est point aussi absolue qu'on l'avait cru. C'est ainsi qu'après la période de recherche de nouveaux cas d'hétérocie et de découverte d'espèces nouvelles — dont le nombre toujours croissant rendit nécessaire l'étude de moyens de classification des Urédinées — surgit l'étape nouvelle des études concernant le parasitisme spécialisé. Elles sont dues surtout à J. Eriksson, qui travailla d'abord en collaboration avec Henning (1890-1894), puis continua seul ses recherches.

Eriksson a démontré, par de patientes et nombreuses expériences, qu'au lieu des trois espèces de rouilles de céréales admises jusque-là : *Puccinia graminis* Pers., *Puccinia rubigo vera* D. C. (le *P. Straminis* de Fuckel) et *Puccinia coronata* Corda, ayant une diffusion énorme, telle que *Puccinia graminis*, par exemple, serait capable de se développer sur la plupart des Céréales, il y aurait en réalité un bien plus grand nombre d'espèces ou de races de rouilles qui chacune limiterait son action à une espèce seulement ou à un petit nombre d'espèces d'hôtes et serait impuissante vis-à-vis des autres. Il existerait : 1° des espèces morphologiquement distinctes, et, 2° des espèces ou races qui, sans présenter des caractères de formes particuliers, se distingueraient par leur adaptation à un ou à quelques hôtes déterminés ; ce sont des « races biologiques » ou « physiologiques ». Rappelons seulement que l'ancien *Puccinia graminis* Pers. comprend, en réalité, deux espèces morphologiquement distinctes : le *Puccinia graminis* Pers. (rouille noire), dont on sépare le *P. Phlei-pratensis* Er. et Hen. ; l'ancien *Puccinia rubigo vera* (D. C.) Wint. comporte huit espèces morphologiques : *P. glumarum* (Schm.) Er. et Hen. (rouille jaune), *P. dispersa* Er. (R. brune du seigle), *P. triticina* Er. (R. brune du blé), *P. bromina* Er., *P. agropyrina* Er., *P. simplex* (Kcke) Er. et Hen., etc. ; l'ancien *Puccinia coronata* Corda est disjoint en deux espèces morphologiques : *P. coronifera* Kleb. (R. à couronne) et *P. coronata* Corda (R. couronnée).

Chacune des espèces morphologiques comporte à son tour un certain nombre de *races physiologiques* ou *formes spécialisées*. Nous rappellerons seulement le cas de *P. graminis*, à titre d'exemple. Il comporte au moins six formes spécialisées :

F. sp. 1, *Secalis*, qui peut vivre sur seigle, orge ou chien-dent et quelques autres herbes, mais ne peut infester le blé ou l'avoine, par exemple ;

F. sp. 2, *Avenæ*, sur diverses avoines (*Avena sativa*, *elatior*, *sterilis*), dactyle, vulpin des prés et quelques autres Graminées, mais non sur blé ;

F. sp. 3, *Tritici*, sur blé, mais non sur les autres Céréales ou herbes ;

F. sp. 4, *Airæ*, sur *Aira cespitosa* seulement ;

F. sp. 5, *Agrostis*, sur les *Agrostis* seulement ;

F. sp. 6, *Poæ*, sur certains *Poa* seulement.

On voit, d'après cet exemple, que la contamination réciproque des Graminées est beaucoup moins facile qu'on ne le croyait, qu'un champ d'une céréale ne contaminera pas un champ voisin d'une céréale différente, ou que telle mauvaise herbe ne sera pas forcément un agent de transmission pour les céréales qui sont proches. La contamination par l'extérieur n'est donc pas aussi facile qu'on l'admettait, conclut Eriksson.

Des treize espèces morphologiques dont nous venons de parler, cinq seulement sont connues comme hétéroïques :

*P. graminis* sur *Berberis* (épine-vinette), *P. dispersa* sur *Anchusa* (buglosse), *P. bromina* sur pulmonaire et consoude, *P. coronifera* sur bourdaine, *P. coronata* sur nerprun.

Un grand nombre de formes paraissent donc dépourvues d'écidies ; en outre, certaines espèces, comme *P. bromina*, ont des téléospores qui germent dès l'automne de l'année où elles se sont produites.

Eriksson tire argument de ces faits pour avancer que la contamination par l'extérieur ne saurait être admise dans ces cas, soit parce que les téléospores ne peuvent assurer la transmission du champignon d'une année à l'autre, soit, dans le cas où les téléospores remplissent leur rôle, parce que l'hôte à écidies manque pour assurer le cycle complet de l'évolution du champignon.

Cette notion du parasitisme spécialisé, que Eriksson a nettement exposée et étayée de nombreux faits, soit seul, soit en collaboration avec Henning, avait été soupçonnée antérieurement par différents chercheurs ; de Bary (1863) avait déjà attiré l'at-

tention sur le choix rigoureux de l'hôte par le champignon dans certains cas particuliers, et il avait insisté sur ce fait que les différences morphologiques entre les formes éciennes de *Chrysomyxa Rhododendri* et *C. Ledi* sont si légères qu'on a affaire, dans ce cas, « plutôt à des espèces biologiques que morphologiques » ; Schroeter, en 1879, attire l'attention sur ce sujet dans le cas du *Puccinia Caricis*, et il propose, en 1893, d'appeler de telles formes des espèces sœurs (*species sorores*) ; Rostrup, en 1894, les appelait des espèces biologiques (*biologiske arter*), faisant entrer dans la pratique du langage un terme que Klebahn avait proposé, en 1892, en mettant en avant le nom de *biologische spezies* ; en Amérique, Hitchcock et Carleton, en 1894, emploient le mot de *physiological species* ; Eriksson, en 1894, suggère celui de *specialisierter Formen* ou *forma specialis*, et nous avons vu par quels travaux il a consacré ces appellations. Enfin, Magnus (1894) propose *Gewohnheitsrassen*, et Rostrup (1896), *biologische Rassen*.

Le parasitisme spécialisé a été reconnu chez d'autres champignons et constitue, sans doute, un fait plus fréquent qu'on ne le soupçonne. Il ne peut être établi que par une patiente et rigoureuse méthode expérimentale. C'est ainsi que E. Marchal, puis Salmon, ont montré que le blanc des céréales (*Erysiphe Graminis*) possède des formes qui, quoique identiques morphologiquement, sont spécialisées à des Graminées déterminées. Ce fait, qui se retrouve chez d'autres Erysiphes, est absolument comparable à ce qui se passe chez les Urédinées.

#### Valeur de la spécialisation des formes d'Urédinées.

Eriksson tire de la spécialisation un argument, dont on ne saurait nier le grand intérêt, concernant la difficulté de contamination des Céréales par des germes provenant de l'extérieur ; peut-être, cependant, ne faut-il pas lui accorder une valeur trop absolue. Les races biologiques résultent, en somme, de l'adaptation à certaines espèces d'hôtes ; cette adaptation est-elle absolue, est-elle parfaitement fixée ? Les expériences ont été de trop courte durée pour qu'on puisse l'affirmer. Dans tous les cas, ce que l'on sait de la biologie des champi-

gnons parasites permet de penser que telle espèce adaptée à tel hôte pourra attaquer telle autre espèce d'hôte, pourvu qu'interviennent certaines conditions agissant, soit en déprimant l'hôte, soit en exaltant la virulence du parasite, soit, mieux encore, en produisant simultanément ces deux phénomènes.

La constatation même de l'existence de « races adaptatives » est une affirmation de leur plasticité. Eriksson admet lui-même qu'il existe des formes *moins bien fixées*, qui peuvent attaquer, sous l'influence de circonstances très favorables au parasite, d'autres espèces que leur hôte habituel : tel est le cas de *Puccinia graminis*, f. sp. *Triticici*, qui s'est aussi communiqué à l'orge, au seigle et à l'avoine. Ajoutons, enfin, ce fait très important, qui résulte des travaux de Carleton, qu'il existe, au point de vue de la spécialisation, une différence essentielle entre les rouilles de l'Amérique du Nord, d'une part, et celles de la Suède, d'autre part. Les anciens auteurs signalent des faits également intéressants d'adaptation et de plasticité des formes : de Bary a constaté que *Æcidium elatinum* produit ses urédos sur Rhododendron et, si celui-ci manque, sur *Ledum*, par conséquent, un des hôtes peut changer, que ce soit l'hôte à urédo ou l'hôte à écidium. Le *Puccinia Bistortæ* Strauss produit ses téléutospores sur *Polygonum Bistorta* et ses écidies sur *Conopodium*, ce qui lui a fait donner par Klebahn le nom de *Conopodii-Bistortæ*, mais ce savant a aussi constaté, dans une région d'Allemagne où le *Conopodium* fait défaut, que ce *Puccinia* forme ses écidies sur *Carum* ou sur *Angelica*. Peut-être peut-on voir là l'origine de formes adaptatives différentes, souches d'espèces futures. Ces faits semblent autoriser à penser que, dans le pays où manque le *Berberis*, par exemple, le *Puccinia graminis* puisse produire ses écidies sur un autre végétal, et que les espèces de rouilles de céréales signalées sans écidies produisent celles-ci sur des hôtes où on ne les a pas recherchées.

Si, dans le plus grand nombre des cas, les spores d'une espèce de rouille, adaptée à un petit cycle de plantes, ne peuvent rompre les défenses d'un autre cycle, il peut survenir un cas où un représentant de ce dernier cycle se trouvera en état d'infériorité, avec une faculté de résistance affaiblie, et alors

l'ennemi pénétrera et s'installera dans un nouvel hôte. C'est l'opinion de M. Ward. Il y a dans cette voie matière à intéressantes recherches expérimentales.

M. Ward a fait, dans cet ordre d'idées, une découverte qui montre encore que l'on ne doit pas accorder à la spécialisation une valeur trop absolue. Nous voulons parler de l'existence de ce qu'il appelle des *bridging-species*, c'est-à-dire le cas des espèces de plantes hospitalières qui jettent un pont, ou plus simplement, des « espèces-ponts ». Voici, en deux mots, en quoi consiste leur rôle : soit une espèce A de brome possédant une espèce de rouille assez spécialisée pour qu'elle ne puisse infecter une autre espèce C de brome. Si la rouille A vient à rencontrer une espèce B de brome (qu'elle contamine habituellement au même titre que A), elle deviendra apte, après ce passage, à contaminer C. La brome B a donc, suivant l'expression de Ward, jeté, au parasite, un pont entre A et C ; c'est une *bridging-species*. Ward montre ainsi que *Bromus Arduennensis* est une espèce-pont grâce à laquelle le *Puccinia dispersa* peut passer dans trois des cinq groupes de bromes.

M. Ward a étudié avec soin, sur les bromes, la forme spécialisée *bromina* du *P. dispersa* ; il a constaté une très réelle adaptation sur les diverses espèces, et même une spécialisation des urédos pour les espèces de chaque groupe de bromes ; néanmoins, il continue à appeler ces champignons *P. dispersa*, parce que, dit-il, « tout en accordant tout le respect dû à l'opinion d'Eriksson, je maintiens qu'une espèce doit être susceptible de distinctions morphologiques avant qu'elle puisse être acceptée comme valable ». Il est cependant permis de penser, avec Klebahn (1904), que l'application des méthodes biométriques permettrait de trouver des différences morphologiques entre des espèces spécialisées qui semblent identiques à ce point de vue.

Ajoutons enfin que, parallèlement à la découverte de la spécialisation, les observations de Dietel, Ed. Fischer, Tranzschel, tendent à montrer que, par contre, une même espèce de rouille peut habiter des plantes de genres et de familles très différents (pléophagie),

### Immunité et réceptivité.

La question de la spécialisation des formes rend particulièrement pressante la question de l'immunité et de la réceptivité. Si une rouille peut attaquer une céréale et se trouve impuissante vis-à-vis d'une autre espèce, c'est que ces deux céréales constituent des milieux différents, et ces différences peuvent être bien faibles, puisque la spécialisation peut avoir lieu vis-à-vis d'espèces très voisines.

Il y a donc des conditions de prédisposition ou d'immunité qui tiennent aux caractères de l'espèce ou même de la variété de l'hôte ; elles sont d'origine intrinsèque (état des surfaces, constitution physique et chimique des sucs internes, etc.). On a reconnu depuis longtemps que c'est dans le choix des variétés résistantes que l'on arrivera le plus sûrement au but dans la lutte contre cette affection. Il existe parallèlement des conditions extrinsèques qui tiennent au milieu inerte ou vivant et peuvent agir, soit sur l'hôte (climat, sol, humidité, engrais, etc.), soit sur le champignon, en favorisant la germination des spores (humidité, pluie, brouillard), ou en exaltant ou diminuant sa virulence, tel le passage à travers les *bridging-species* dont nous avons parlé. L'influence des conditions externes ou internes sur la réceptivité a été depuis longtemps signalée ; c'est ainsi que le professeur A. Magnin fait remarquer, dès 1872, l'importance de ces conditions en indiquant les différences observées par lui entre les champs de blé des bons terrains des environs de Lyon, où la rouille est rare malgré la présence du *Berberis*, et ceux des terrains humides de la Dombes, où elle est fréquente, bien que le *Berberis* n'y existe pas (ce dernier fait est intéressant à d'autres titres). Magnin insiste sur les conditions de réceptivité de la plante déterminées soit par la débilité, soit au contraire par l'excès de vigueur, tel que celui qui résulte de l'emploi intensif des engrais.

Des recherches récentes sont venues préciser les notions sur l'immunité et la réceptivité des végétaux qu'avaient suggérées les découvertes de la pathologie humaine et animale. Elles

débutent en 1885, avec la publication du premier travail de Pfeffer sur les actions attractives de certaines substances chimiques sur les organismes, action qu'il a nommé *Chemotaxie*. Il a montré quel facteur puissant était ce phénomène pour l'attraction des extrémités d'hyphes qui entrent dans la plante. L'étude de ce sujet fut poursuivie avec plus de détails par son élève Miyoshi (1894 et 1895). Masee (1904) donne des exemples destinés à montrer que l'infection est due au chimiotactisme positif, et que l'immunité résulte, au contraire, de l'absence de substances chimiotactiques dans les tissus. Cette théorie coïncide avec celle des enzymes ou poisons que sécréterait le champignon pour attaquer l'hôte, lequel se défendrait par production d'anticorps ayant pour effet de neutraliser les premiers. Ces enzymes n'ont pu être encore isolées chez les rouilles, mais on en a trouvé chez de nombreux autres champignons parasites.

Ces faits expliquent qu'une plante végétant d'une façon anormale soit plus sujette qu'une autre aux atteintes du champignon parasite, qu'il s'agisse de débilité ou bien, au contraire, d'un excès de végétation. Le premier cas peut entraîner, par exemple, la réduction ou la disparition des substances négativement chimiotactiques qui, habituellement, s'opposent à la pénétration du parasite ; dans le second cas, la quantité de substance positivement chimiotactique a pu s'accroître au point de rendre son incursion facile. C'est notamment ce qui résulte, comme on l'a vérifié expérimentalement, de l'emploi abusif des engrais azotés. Ces connaissances nouvelles permettent de comprendre pourquoi les plantes cultivées sont la proie de tant de parasites : les conditions artificielles de la culture sont venues troubler leur état d'équilibre vis-à-vis du milieu en provoquant chez elles un état de réceptivité qui n'existait pas chez ces plantes à l'état sauvage.

Il est intéressant de se demander ce qui se passe lorsque des spores viennent à tomber sur une variété « pratiquement immune ». On connaît de ces variétés dans les divers pays où l'on cultive les céréales : le Michigan Bronze est réputé pour sa résistance à la rouille brune, tandis que le Red King est très susceptible et couvert de rouille jaune dans la saison,

M. Ward a fait l'examen microscopique de ce qui se passe lorsque des spores viennent à tomber sur une espèce immune. Il est évident, dit-il, que, d'après le nombre des filaments germinatifs ayant pénétré dans les stomates (inoculation), cette pénétration est aussi fréquente que dans le cas de blés susceptibles, mais l'évolution ultérieure des hyphes (infection) est bien différente. Vers le quatrième ou sixième jour, on constate que les hyphes ne s'étendent que très peu au delà du point d'infection ; ils prennent bientôt tous les caractères de dégénérescence par inanition, comme cela résulte de leur comparaison avec des hyphes mis expérimentalement dans cet état. Quant aux cellules de l'hôte avoisinant immédiatement les hyphes, elles sont plus ou moins affaissées, leurs noyaux et corps chlorophylliens sont désagrégés et réunis en paquets amorphes. Ce phénomène est étroitement localisé au voisinage des hyphes. Dans le cas d'attaque d'espèces susceptibles, ces mêmes cellules restent turgescentes avec noyau et corps chlorophylliens bien nets, là même où se trouvent des suçoirs. Ward conclut que les hyphes attaquant les cellules trop vigoureusement au début, les tuent « maladroitement », au lieu d'y envoyer des suçoirs qui agiraient lentement sur le contenu cellulaire pour en tirer l'aliment du champignon, ils subissent, par suite, toutes les conséquences de l'inanition.

Par une série d'expériences, Ward démontre que l'on peut provoquer l'inanition et le dépérissement d'un champignon parasite, en agissant sur l'hôte. Toutefois, il ne nous apparaît pas comme certain que, dans l'attaque des blés immunes, le champignon périsse d'inanition, car il faudrait admettre pour cela que son attaque est particulièrement vigoureuse, ce qui n'est pas évident *a priori* ; quant aux aspects présentés par les tissus de l'hôte, ils peuvent aussi bien résulter d'autres causes que celles qu'invoque l'auteur. La théorie émise par Zach d'un processus phagocytaire, dont nous reparlerons plus loin, semble plus satisfaisante : le champignon détruirait quelques cellules, produisant la légère tache jaune ou vert pâle que l'on constate en effet souvent chez les blés immunes, mais sa marche en avant serait bientôt entravée par la réaction des cellules de l'hôte. En un mot, il paraît plus vraisemblable que ce soient

les cellules de l'hôte qui arrêtent ou tuent le champignon, plutôt que le champignon qui tue les cellules.

Il est enfin très important, au point de vue pratique, pour l'obtention de variétés résistantes, de signaler que l'immunité se comporte comme un caractère mendélien (Biffen, 1907). Un blé résistant croisé avec un blé sensible donne un métis sensible ; l'immunité est, par conséquent, un caractère récessif. A la seconde génération, il y a disjonction des caractères, et on trouve 75 pour 100 d'individus sensibles pour 25 pour 100 d'individus résistants.

### **Théorie de l'infection et théorie de l'hérédité. L'hypothèse du mycoplasma.**

L'infection par des spores, telle que nous l'avons exposée jusqu'ici, est généralement admise ; cependant, Eriksson soutient une autre théorie, celle de la propagation du parasite par un germe interne existant dans l'intérieur même de la graine des céréales. La transmission du champignon serait donc un fait d'hérédité. Eriksson ne conteste pas l'existence d'une propagation par l'extérieur, s'effectuant au moyen de spores, mais il ne lui accorde qu'une importance secondaire.

Cette théorie de l'hérédité avait déjà été soutenue par quelques naturalistes ou agronomes, tels que A.-P. de Candolle (1807), Elias Fries (1821), J. Berkeley (1846), et surtout par W.-G. Smith (1884) et l'agriculteur australien Ellis Smith (1890). De Bary lui-même, en 1864, devant la difficulté d'expliquer certains cas de contamination par la simple hétérocie, s'était demandé si un mycélium n'existait pas dans l'intérieur de la graine, mais il ne put jamais observer d'hyphes que dans les couches extérieures du fruit. Eriksson a été logiquement amené à admettre la théorie de l'hérédité par la constatation de faits nombreux qui lui paraissaient démontrer que la propagation par l'extérieur, d'une céréale à une autre, est loin d'être aussi facile qu'on le croyait, et qu'elle est, dans tous les cas, insuffisante à expliquer la brusque apparition des épidémies intenses que l'on constate certaines années. Quels sont ces faits ? Nous allons brièvement rappeler les principaux ;

1° La spécialisation étroite des espèces et races de rouilles à une seule espèce ou à un petit nombre d'espèces de céréales, ce qui restreint considérablement, pour l'ensemble de celles-ci, les chances de contamination. Nous avons traité déjà, dans un chapitre précédent, la question de la spécialisation et ses conséquences.

2° Les spores des rouilles perdent assez vite leur faculté germinative : les téléutospores de pailles d'automne de la rouille noire (*Puccinia graminis*) donnent des germinations de moins en moins nombreuses jusqu'en juin de l'année suivante, époque à laquelle on ne trouve plus que l'enveloppe vide de la spore ; cette date ultime est cependant reportée à fin septembre pour les spores qui, à l'époque normal de germination (avril-mai), étaient fortement abritées contre la chaleur et l'humidité. Cependant, Eriksson mentionne cette restriction que ces faits ne sont vrais que pour les formes de rouille noire qui attaquent l'avoine, le seigle et l'orge, mais que, pour celles qui s'en prennent au blé, la faculté germinative peut se maintenir plusieurs hivers. Il faut encore, pour que les téléutospores germent, qu'elles aient subi les conditions naturelles de l'hiver (froid, neige, pluie), et des pailles conservées en granges ou dans des meules ne constituent pas un danger de propagation.

Il existe, enfin, une quantité de formes de rouilles, hétéroïques ou non, dont les téléutospores ne sont pas des spores de repos, mais, au contraire, de véritables spores d'automne, pouvant germer dès l'automne même où elles ont été formées, par exemple *P. glumarum* sur blé et *P. dispersa* sur seigle.

Eriksson ajoute, en s'appuyant sur ses propres expériences et sur celles d'un grand nombre d'observateurs, que la germination des urédospores et des écidiospores est fort capricieuse, et que ces spores ne sauraient, par conséquent, avoir une influence aussi grande qu'on l'admet pour expliquer les invasions abondantes.

3° Dans bien des cas, les hôtes à écidies : *Berberis*, *Anchusa*, *Rhamnus*, manquent ou sont trop rares pour expliquer l'ubiquité de la rouille ; en outre, le *Berberis* (1), par exemple, ne

(1) Déjà, en 1869-73, le professeur A. Magnin avait déduit de ses obser-

peut guère propager le mal que dans un rayon d'une vingtaine de mètres. On sait que le *Berberis* manque dans certaines régions où le *P. graminis* sévit cependant activement ; c'est le cas de l'Australie, de l'Inde, il est fort rare en Belgique et dans bien d'autres pays où sévit la rouille.

Nous ne pouvons expliquer, dit encore Eriksson (1904), la réapparition de la rouille du blé chaque été, conformément aux principes posés par de Bary, que dans le cas des trois espèces à téléospores hibernantes (*P. graminis*, *P. triticina* et *P. coronifera*) ; dans le cas de *P. dispersa*, cela est impossible, parce que les écidies sur l'*Anchusa*, comme l'*Anchusa* elle-même, terminent leur vie avant que l'hiver commence.

### Vérification expérimentale de l'hypothèse d'un germe interne.

Pour vérifier la réalité de son hypothèse, Eriksson fit un grand nombre d'expériences qui consistaient essentiellement à cultiver des céréales à l'abri de toutes contaminations extérieures, et à voir si, malgré cela, la rouille apparaissait sur ces plantes. Il enfermait, aussitôt après la fonte des neiges, des pousses d'une variété de froment d'automne, très sujette à la rouille, dans des tubes de verre bouchés aux deux extrémités avec de l'ouate, et il vit, dans quelques cas, les feuilles se couvrir de taches de rouille jaune après six à huit semaines. D'autres expériences furent instituées, permettant de faire germer les graines dans un sol stérilisé et de maintenir ces plantes à l'abri de toute contamination extérieure, en les plaçant dans de grandes caisses vitrées spécialement aménagées. Sur 391 plantes mises en expérience, Eriksson obtint 19 succès et 372 insuccès. Il conclut à la vérification de son hypothèse.

### Le mycoplasma et son évolution.

Sous quelle forme le champignon est-il dans la graine ?

Les observations que le *Berberis* ne devait pas avoir l'importance qu'on lui attribuait. Dans les régions à sous-sol humide qui constituent la Dombes, la rouille est très fréquente quoique le *Berberis* y fasse défaut, tandis que dans des champs plus fertiles de régions où le *Berberis* n'est pas rare, les céréales ne présentent souvent pas de rouille ou une rouille bénigne.

Eriksson n'admet pas l'efficacité des spores ou du mycélium trouvés parfois à la surface du fruit ou dans ses téguments, mais jamais dans l'intérieur même du grain ; il est donc vraisemblable, pense-t-il, d'admettre que le champignon doit exister dans un état plasmatique mélangé au plasma de la cellule de l'hôte ; cette association constitue le *mycoplasma*. Celui-ci peut rester à l'état dormant dans la graine et dans les autres parties de la plante pendant un temps plus ou moins long, des semaines ou des mois, qui constitue la période de symbiose ou *période de repos*. Sous l'influence de conditions de milieu favorables, l'élément fongique prend une activité spéciale pour revêtir peu à peu une autonomie morphologique ; c'est la *période de maturation*. Elle débute peu avant la formation des pustules de rouille. L'action du plasma du champignon se fait sentir d'abord sur le noyau qui s'hypertrophie fortement et perd peu à peu sa structure réticulaire, la chromatine s'isolant en forme de gouttelettes, sa colorabilité est différente. Après cette attaque du noyau, le plasma mycotique entre dans la phase de *maturation* : le noyau se dissout progressivement, laissant échapper son nucléole, qui se répand dans le plasma cellulaire devenu très trouble ; en même temps se constituent dans celui-ci d'autres nucléoles, au nombre de 5 à 10 par cellule. Leur grosseur est variable et chacun paraît entouré d'une auréole claire : ce sont les « nucléoles plasmatiques », jouant le rôle de centres d'agglomération pour la substance du champignon. A la fin de ce stade nucléolaire, toujours très court, le mycoplasma passe dans les espaces intercellulaires par l'intermédiaire des pores de la paroi, pores si ténus qu'ils ne sont point visibles, et ils forment, dans ces espaces, des sortes d'hyphes incomplètement organisés, sans membrane, constituant du *protomycelium*, qui vont bientôt s'organiser en véritables mycéliums, avec parois et cloisons.

Les parties du mycélium qui restent dans la cellule sont arrondies ou de forme ovale plus ou moins allongée, et souvent reliées à la paroi au moyen d'un filament en continuité avec un filament intercellulaire. Ce sont là les « suçoirs endogènes » (*Endohaustorien*) de Eriksson, correspondant à ses anciens « corpuscules spéciaux », lesquels étaient pour lui le premier

stade du mycoplasma qui va donner le protomycélium. Klebahn et M. Ward, qui n'admettent pas le mycoplasma, reconnurent que ces figures n'étaient autres que les suçoirs émis par le mycélium intercellulaire dans les cellules, c'est-à-dire des « suçoirs exogènes ». Eriksson s'est rangé à l'avis qu'il s'agissait bien là de suçoirs, mais il leur donne une autre origine cadrant avec sa théorie.

Le mycélium intercellulaire se feutre bientôt en pseudoparenchyme, particulièrement sous l'épiderme, où il produira les spores à l'époque de la fructification.

La théorie du mycoplasma a été exposée pour la première fois par son auteur, à la séance annuelle de l'Académie Royale d'Agriculture de Suède, le 28 janvier 1897, et bientôt, la même année, dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, ainsi qu'à la Société Botanique de Berlin.

#### Examen de la théorie d'un germe interne.

L'importance des résultats obtenus par Eriksson, la nouveauté de ses idées, ne tardèrent pas à susciter de nombreuses recherches et de vives controverses.

1° L'HYPOTHÈSE D'UN GERME INTERNE N'EST PAS NÉCESSAIRE. — DURÉE DE LA FACULTÉ GERMINATIVE DES SPORES. — Nous avons vu plus haut qu'il ne faut peut-être pas accorder à l'argument de la spécialisation du parasitisme, en faveur de la propagation héréditaire, une importance trop absolue. Le fait de l'absence, dans certains régions, de l'hôte à écidies, n'est peut-être pas aussi certain qu'on le croit, car il résulte des faits que nous avons mentionnés que, lorsque l'hôte à écidies manque dans une contrée, il peut arriver que le champignon s'adapte à un hôte différent. Mais il est un argument plus important encore contre la non-nécessité d'un germe interne, c'est celui de la pérennité des spores produites sur les céréales, et particulièrement celle des urédospores. On a cru, à la suite de de Bary, que le cycle des espèces hétéroïques devait forcément être complet, mais bien des faits semblent démontrer que cela n'est point nécessaire : absence ou éloignement de l'hôte écidien,

tel que la *Berberis*, existence d'espèces de rouilles qui ne donnent pas d'écidies ou dont l'hôte à écidies meurt avant l'hiver, etc. Divers savants se sont demandé si, avant de recourir à l'hypothèse d'un germe interne, dans ces cas, on ne pourrait rechercher l'explication de la propagation d'une année à l'autre d'une façon plus conforme aux faits connus : dans la pérennité des urédospores ou celle du mycelium dans le cas de graminées vivaces, ou même dans l'inoculation directe des sporidies des téléutospores.

Les expériences effectuées dans le but de reconnaître la durée de la faculté germinative des urédospores ont montré qu'elle est loin d'être aussi courte qu'on l'avait cru. Ces spores, lorsqu'elles sont mûres (les recherches de Schaffnit, en 1909, ont éclairci beaucoup la question de la germination capricieuse des spores) germent assez facilement dans l'eau, ou mieux sur des feuilles humides. M. Ward a constaté que les urédospores de *Puccinia dispersa*, conservées sèches, gardent leur pouvoir germinatif 61 jours, et l'expérience fut arrêtée faute de matériaux ; celles de la rouille des chrysanthèmes, 94 jours, d'après miss Gibson, et la limite n'était pas atteinte ; plus tard, Jacky (1900) a constaté qu'elles peuvent se conserver tout l'hiver ; celles de *Puccinia caricis* persistent tout l'hiver sur la plante, d'après Magnus ; il en est de même, suivant Schröter, pour le *Puccinia* de la luzule ; Barclay constate que les urédospores de *Puccinia coronata* peuvent se conserver l'hiver ; Lagerheim observe celles de *Puccinia Poarum*, sur *Poa*, après la fonte des neiges ; Dietel décrit deux espèces d'urédo de *Puccinia vexans*, dont une, à paroi plus épaisse, serait capable de passer l'hiver. Plowright a trouvé des urédospores sur *Agropyrum repens* à la fin de décembre et en mars, et il affirme que celles de *P. rubigo vera* peuvent subsister toute l'année ; Hitchcock et Carleton ont trouvé des urédospores sur blé en janvier, février et mars, et Carleton dit que le *Puccinia rubigo vera Tritici* vit toute l'année dans les Etats du Sud (Etats-Unis), en deçà de 40 degrés de latitude nord, et conserve cette faculté si on le transporte des Etats du Sud dans les Etats du Nord ; Bolley confirme ces faits et affirme, en outre, que, même dans les Etats du Nord, la faculté germinative se trouve conservée tout l'hi-

ver ; Ward a trouvé, pendant tous les mois de l'année 1901-02, des urédos de *Puccinia dispersa* capables de germer, même en février et mars ; Eriksson, lui-même, admet la constatation de Nielsen que les urédospores résistent à l'hiver lorsqu'on peut les conserver sur des feuilles vertes. D'autres cas ont été rapportés par Kühn, Bloemeyer, Rostrup, Mac Alpine et Cobb, Klebahn (1901), Schaffnit (1909), et surtout Christman (1905). Ce dernier opérant sous un climat aussi froid que celui de Stockholm, a constaté la persistance de la faculté germinative pour *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*, *P. coronata*, *P. rubigo vera* f. sp. *Secalis* et f. sp. *Tritici*, *P. Poarum*.

Tous ces faits montrent l'importance de la question de la pérennité des urédospores et la possibilité de la transmission des rouilles d'une année à l'autre par ce moyen. Il y aurait d'ailleurs à continuer des recherches sur cet intéressant sujet, dans le but d'élucider l'influence du climat, de l'abri, de la dissimulation dans les fentes ou crevasses ou dans les touffes d'herbes sèches, la faculté de se transformer en kystes ou spores durables (*Amphisporés*), déjà constatée exceptionnellement par Arthur (1905), etc.

On pourrait objecter que même la persistance des urédospores à travers l'hiver ne saurait expliquer l'apparition brusque et générale de la rouille dans un pays où une céréale est semée — loin de toute source de contamination — pour la première fois, et aussi que, dans les contrées septentrionales, il paraît bien démontré par Eriksson et Klebahn que les urédospores ne passent pas l'hiver. A cela Klebahn lui-même (1904) a répondu par des expériences qui démontrent que les poussières transportées par le vent peuvent franchir parfois des distances énormes, presque invraisemblables, et apporter dans un endroit quelconque des spores de champignons divers, parmi lesquelles se trouve toujours un fort pourcentage d'urédospores. On sait que la dessiccation que comporte un tel voyage n'est pas un obstacle à la conservation des spores, mais, au contraire, une condition de leur conservation et de leur maturation. Comme il y a des céréales sur presque toutes les parties du globe, il se trouvera toujours des urédospores de régions méridionales pour apporter la contamination.

Quant à l'irrégularité de la germination des spores observée par certains auteurs qui, comme de Bary et Eriksson, constatèrent que la faculté germinative des écidiospores et des urédospores de *Puccinia graminis* est souvent extrêmement faible dans l'eau, elle ne se traduit pas par une moindre contamination de la plante. On avait d'abord admis, avec Freeman (1902) et Klebahn (1904), qu'il n'y avait pas parallélisme entre la faculté germinative des spores et leur faculté infective, celle-ci étant activée par l'action de substances contenues dans l'hôte. On a constaté, en effet, que des spores ne germant pas dans l'eau peuvent germer abondamment sur l'hôte, et même sur une décoction de feuilles de cet hôte (Sappin-Trouffy, 1896 ; Maire, 1902). Mais cette explication n'est pas suffisante pour expliquer les cas où une même espèce donne des spores qui germent tantôt fort bien dans certaines conditions de milieu, et tantôt fort mal dans les mêmes conditions. Schaffnit (1909) a montré qu'il s'agissait simplement là d'une question de maturité des spores.

2° CAS DES TÉLEUTOSPORES (BASIDIOSPORES). — Carleton a proposé une autre hypothèse : l'inoculation des sporidies des téléutospores se produisant directement sur la céréale, hypothèse à laquelle les expériences de Zukal semblent avoir apporté un commencement de vérification. Cependant, de nombreuses expériences, dues surtout à Klebahn, montrent que les sporidies des espèces hétéroïques sont incapables d'infecter l'hôte à téléutospores, les exceptions ne sauraient être que très rares. L'étude de cette intéressante question mérite d'être poursuivie. Notons encore que les téléutospores de la rouille noire du blé peuvent conserver leur faculté germinative pendant plusieurs années.

3° LE CAS DU MYCÉLIUM. — Depuis fort longtemps, devant l'impossibilité où l'on se trouvait d'expliquer certains faits d'apparition de rouille, on avait invoqué la possibilité de la transmission du mycelium d'une année à l'autre dans le cas de plantes vivaces. Pour ne remonter qu'à 1861, L.-R. Tulasne dit qu'un mycélium hibernant est la source d'où proviennent

chaque année les *Æcidium Euphorbiæ sylvaticæ* D. C., *A. Cyparissisæ* D. C. et un certain nombre d'autres rouilles. Dans les pieds de l'*Euphorbia cyparissias*, par exemple, envahis par l'*Æcidium Cyparissisæ*, on trouve les bourgeons du rhizome entièrement envahis par le mycelium. En 1863, de Bary dit avoir trouvé un mycelium analogue dans un grand nombre de cas : *Æcidium Tragopogonis*, *Endophyllum Sempervivi*, *Æc. Cyparissisæ*, *Puccinia Anemones*, *Peridermium elatinum* sur sapin, etc. Plus tard, divers auteurs signalent de nouveaux et nombreux exemples : E. Rostrup, 1874, pour le *Puccinia suaveolens* sur *Cirsium arvense* ; P. Nielsen, 1874, prétend que le mycelium de *P. straminis* (*P. glumarum* ?) passe l'hiver dans les feuilles de blé ; P. Magnus, 1875 et 1877 ; E. Hallier, 1878, signale le mycelium de *P. rubigo-vera* dans les bromes ; J. Schroeter mentionne un grand nombre de cas, 1878, 1879, 1887, 1889. Citons encore les observations de A.-B. Frank, 1880 ; J. Müller, 1886 (Urédinées des *Rosa* et *Rubus*) ; Dietel, 1887 ; A. Barclay, 1887 ; R. Hartig, 1889 ; C.-B. Plowright, 1889, etc. Klebahn dresse, en 1904, une liste de 44 espèces et ce nombre s'est accru depuis. Certains de ces auteurs se sont contentés d'admettre la présence du mycelium comme nécessaire.

De Bary s'était prononcé nettement en faveur de l'existence d'un mycelium pérennant pour le *P. Straminis*. Il est d'avis que le mycelium de ce champignon passe l'hiver dans les feuilles vertes qui survivent à la mauvaise saison pour produire de nouveaux urédos aux premiers jours du printemps.

Eriksson a recherché à son tour un mycelium passant l'hiver dans *Agropyrum repens* et *Poa pratensis*, et, pas plus que de Bary, dans ce cas, il n'y a réussi. Pour lui, la vie mycélienne ne dure que quelques semaines. Klebahn partage cet avis, au moins pour ce qui concerne les contrées septentrionales.

4° LES INVASIONS AUTOMNALES DE ROUILLES DES CÉRÉALES. — Il semble *a priori* que les céréales d'automne, sur lesquelles se manifestent parfois des invasions automnales, soient particulièrement aptes à transmettre la rouille par du mycelium qui demeurerait vivant dans leurs tissus. Eriksson a étudié cette

question, mais, à la vérité, il n'a pas vu de mycelium hibernant, et il estime qu'il existe toujours une période, parfois assez courte, entre la disparition du mycélium de l'invasion d'automne et la première apparition du mycélium de l'été suivant, où il n'existe pas du tout de mycelium. Ce n'est là qu'un résultat négatif. D'ailleurs, ces céréales d'automne ne peuvent-elles pas transmettre la rouille, en dehors de tout autre moyen, par des urédospores conservées sur les feuilles, puisqu'il a été constaté (Nielsen) que, pour certaines rouilles, ces spores, maintenues sur les feuilles vertes, pouvaient passer l'hiver.

L'existence des invasions automnales est un fait intéressant en lui-même. On ne peut l'expliquer par le contage des écidiospores du *Berberis*, mais il paraît vraisemblable qu'elle résulte d'urédospores provenant de l'invasion d'été. Le mois d'octobre 1908, particulièrement chaud et humide, a été signalé, comme le remarque M. Griffon, par une forte manifestation de rouille automnale sur les Graminées. Si le temps d'apparition des premières pustules dépasse parfois la période de dix jours reconnue être celle de l'incubation des urédospores (objection formulée par Eriksson), cela peut s'expliquer par des conditions défavorables de milieu qui ont retardé le moment de la germination ou prolongé la période d'incubation. N'a-t-on pas reconnu, pour certains champignons parasites, notamment le black-rot, que la période d'incubation précédant la formation des pustules, a une durée qui varie dans de larges limites avec les conditions d'humidité, de température, etc. ; or il fait moins chaud en automne qu'en été..... Ivanoff (1907) a d'ailleurs fait des expériences de cet ordre avec certaines rouilles.

**AUTRES OBJECTIONS.** — La théorie de l'hérédité est inapte à expliquer l'apparition épidémique de la rouille au printemps dans les champs provenant de plantes indemnes ; il faut bien, dans ce cas, recourir à la théorie de l'infection.

Eriksson a lui-même démontré que les semences de pieds rouillés donnent des plantes qui ne sont pas plus que d'autres sujettes à la rouille, et que des céréales très rouillées peuvent donner des récoltes indemnes si les conditions sont défavora-

bles à la rouille. Ces faits ne sont pas en faveur de la théorie ; il serait vraisemblable d'admettre que le mycoplasma existe dans les graines ratatinées provenant de plantes rouillées. Eriksson soulève lui-même cette objection sans y répondre nettement.

M. Prunet (1911) conclut, de l'application de son ingénieuse méthode des « préservations échelonnées », que la propagation des rouilles des céréales se fait « comme dans les cas de contamination externe ».

### Critique des expériences d'Eriksson.

Ces expériences démontreraient péremptoirement l'existence d'un germe interne, mais leur réalisation a été vivement critiquée. Il est extrêmement difficile de maintenir une plante à l'abri de germes extérieurs pendant toute la durée de sa vie, et il est évident que, dans le cas des dites expériences, bien souvent il n'en a pas été ainsi, puisque Eriksson signale l'invasion assez fréquente de ses caisses de culture par des *Erysiphe* ou même des *Aphides*, pour lesquels on ne peut évidemment invoquer l'hypothèse d'un germe interne. Les cas de succès, c'est-à-dire d'apparition de rouille, coïncident généralement avec ces contaminations. Des expériences similaires ont été entreprises dans divers pays dans le but de vérifier l'hypothèse d'un germe interne, notamment par Klebahn en Allemagne, Bolley dans l'Amérique du Nord, Linhart en Hongrie (1898), Klebahn et Masee (1899) puis Ward (1903) en Angleterre ; elles aboutirent à des résultats négatifs toutes les fois que les plantes mises en expérience étaient réellement à l'abri des germes extérieurs. Ces auteurs qualifient de fantaisie téméraire l'initiative d'Eriksson. Il est, en outre, frappant de constater le pourcentage très considérable d'insuccès dans les expériences instituées par lui. Encore que ce ne soit là qu'un argument négatif, on ne peut manquer d'être surpris — si la théorie du mycoplasma est vraie — que des semences de plantes notoirement rouillées ne donnent, dans ces expériences, aucun cas de rouille. Les rares cas de succès obtenus — non justiciables d'une contamination par l'extérieur — pourraient s'expliquer

eux-mêmes autrement que par l'existence d'un mycoplasma. C'est ainsi qu'on peut se demander si les graines ne portaient pas des groupes de spores dont nous savons maintenant que la faculté germinative peut se conserver plus ou moins longtemps. Zukal, sur des matériaux envoyés par Eriksson, et Eriksson lui-même, ont trouvé du mycélium et des spores de rouille jaune dans les téguments du blé et de l'orge : Zukal émet l'opinion qu'il serait bien possible que le mycelium pénétrât des téguments de la semence dans la plantule et infestât celle-ci, ce qui expliquerait les résultats positifs obtenus. Zach (1910) a trouvé une sorte de mycelium dans l'intérieur même de plusieurs ovaires d'un épi d'orge rouillé par *Puccinia glumarum* ; ces ovaires étaient encore complètement enfermés dans les glumes de l'épi, et l'épi lui-même dans sa bractée. Zach pense que c'est là le mycelium de la rouille — ce qui ne paraît pas d'ailleurs évident — et suppose qu'il n'a pu arriver dans l'ovaire que par le moyen du chaume. Cette conclusion nous paraît également incertaine, car cette rouille, qui vit très bien sur les glumes et les bractées, ne pourrait-elle, dès lors, traverser leurs jeunes tissus et arriver ainsi jusqu'à l'ovaire ? D'autre part, les petits animaux, comme les sortes d'anguillules rouges qui pullulent sur la plante au moment même de la maturité des urédospores, ne peuvent-ils pas s'insinuer entre les diverses enveloppes jusqu'à l'ovaire et le contaminer ? Quoi qu'il en soit, il paraît probable que des graines ou des ovaires puissent être contaminés ; ces graines pourraient alors propager la rouille dans des cas fort rares, d'une façon tout à fait différente de celle qu'invoque Eriksson. A cela, ce savant répond qu'il n'a jamais pu constater de mycelium en dehors de celui qui constitue les taches très circonscrites, alors qu'on en devrait trouver dans toute la plante si la maladie provenait d'un mycelium de la graine.

#### Examen de la théorie du mycoplasma au point de vue cytologique.

Personne n'a pu constater l'existence du mycoplasma en dehors d'Eriksson, qui convenait lui-même, pendant plusieurs

années, qu'il était hypothétique et encore indécélable par les moyens dont disposait la technique. Il a pensé cependant plus récemment être arrivé à le colorer, après avoir travaillé en collaboration avec un histologiste, le D<sup>r</sup> G. Tischler, de Heidelberg (1904). Sa technique est la suivante : les matériaux, consistant en feuilles, pailles et épis de plusieurs variétés de blé, étaient recueillis en diverses saisons et à divers états de développement ; ils étaient fixés pour la plupart au Flemming, mais quelquefois avec la liqueur de Hermann ou le Merkel, ou dans l'alcool absolu ; les inclusions à la paraffine étaient pratiquées par les procédés usuels et les colorations faites le plus souvent avec la safranine — violet de gentiane — orange de Flemming, mais aussi avec l'hématoxyline-alun-férique de Heidenhain ou avec le vert de méthyle fuchsine. Avec le premier colorant, les cellules à mycoplasma prendraient une belle teinte violet clair qui permettrait de les distinguer. Dans des recherches plus récentes (1904, 1905), Eriksson a cru étayer plus fortement son hypothèse en constatant la présence dans le réticulum du mycoplasma, au début de l'apparition des taches, de petits corps sphériques, entourés d'une auréole plus claire et de tailles variables, prenant fortement les colorants. Ce seraient, suivant lui, des noyaux et des nucléoles de ce mycoplasma. Nous avons nous-mêmes (1911 *a*) toujours rencontré sur le bord des taches, là où devait s'organiser le mycoplasma, de nombreux corps analogues à ceux que décrit Eriksson, et nous avons facilement reconnu qu'il s'agissait là de « corpuscules métachromatiques » que des études antérieures nous avaient appris à distinguer fréquemment, et que les auteurs ont si souvent confondus avec les noyaux. Comment ces corpuscules se trouvent-ils épars dans les cellules de l'hôte ? Tout simplement par le fait de la dégénérescence des filaments mycéliens qui les contenaient, laquelle les atteint précisément dans cette zone limitante où la lutte est active entre les cellules envahies et l'envahisseur. Les filaments qui succombent perdent leur membrane et déversent leur contenu dans les cellules, les corps métachromatiques subsistent un temps plus ou moins long (1911 *b*). Telle est, suivant nous, l'origine de ces nuclei dont l'existence serait pour Eriksson une preuve irréfragable de la réalité du

mycoplasma. Quant à l'assimilation que croit devoir faire Zach, dans un travail dont nous reparlerons, de ses « corps d'excrétion » avec les nuclei en question, nous pensons, comme Eriksson, qu'elle n'est pas fondée : ces corps sont relativement gros et de forme irrégulière, ce qui n'est pas le cas des nuclei ; Eriksson dit les avoir rencontrés, mais à des stades plus avancés que ceux qu'il a décrits lui-même.

C'est au stade suivant qu'apparaissent les « corpuscules spéciaux » qui étaient l'origine du protomycélium ; mais nous avons vu qu'à la suite des observations de Marshall Ward et de Klebahn, Eriksson les considère comme des *suçoirs endogènes* que laisserait le mycoplasma lorsqu'il passe dans les cavités intercellulaires pour y former le protomycélium et le mycélium ; mais nous avons vu aussi que Ward et Klebahn ne leur accordent d'autre valeur que celle de suçoirs exogènes analogues à ceux que produisent, dans les cellules de l'hôte, les hyphes intercellulaires de beaucoup de champignons parasites, et qui ne sont d'ailleurs par rares chez les Urédinées. Ils constatent que ces suçoirs ont toujours une membrane, ce qui est bien la négation du mycoplasma.

On doit regretter qu'Eriksson n'ait pas plus souvent et plus complètement figuré les faits cytologiques qu'il décrit ; ses premières descriptions du mycoplasma datent de 1897, mais il ne paraît aucune figure avant 1901-02, et bien sommaires. Il n'existe pas encore, à notre connaissance, de représentation de ses nuclei mycoplasmatiques. Zach (1910), comme nous le verrons plus loin, a complètement repris l'étude de la rouille ; non seulement il ne vérifie pas les faits annoncés, mais encore il arrive à des conclusions très différentes. Enfin, M. Ward formule un reproche qui paraît fort justifié : pourquoi Eriksson n'a-t-il pas comparé les caractères cytologiques des taches provenant d'une infection primaire (et par conséquent d'origine mycoplasmatique, d'après sa théorie) avec ceux d'autres taches d'origine secondaire (et telles que des coupes en séries permettent de retrouver le filament germinatif infectant dans l'orifice d'un stomate ; il eût été ainsi assuré de voir s'il y avait ou non des différences entre les deux cas.

Eriksson a répondu à Ward et à Zach que les différences existant entre leurs observations et les siennes tiennent à ce qu'ils ont décrit les caractères d'infection secondaire (par germes externes) et non d'infection primaire (par mycoplasma), mais n'aurait-il pas dû lui-même établir les différences entre les deux cas ? Zach, dit-il encore, n'a pu voir le stade mycoplasmatique, qui est très localisé au pourtour immédiat de la tache, il a étudié surtout le milieu de celle-ci et le stade pseudo-parenchyme du champignon.

**Critique de l'argument  
tiré de l'existence de cas analogues.**

Eriksson a voulu asseoir la vraisemblance de son mycoplasma sur l'existence de cas analogues, car « il semble bien difficile d'admettre que des champignons hautement différenciés, comme les Urédinales, puissent présenter une forme aussi réduite que les « Monères » et même plus encore (1) », mais ce moyen ne semble pas avoir été heureux. Il invoque le cas de parasites intracellulaires : *Plasmiodiophora* de Woronin ou *Pseudocommis* de différents auteurs. Mais Nawaschin a montré que l'amibe du premier est toujours parfaitement distinct du cytoplasma des cellules de l'hôte ; quant au second, son existence, niée par Prillieux, v. Tubeuf, et définitivement repoussée par Ducomet, n'est plus admise par personne ; le soi-disant *Pseudocommis* correspond à des apparences particulières du cytoplasma tué par diverses causes, ce n'est qu'un épiphénomène.

**Eriksson maintient la théorie du mycoplasma.**

Quels que soient les arguments opposés à la théorie, Eriksson la maintient énergiquement (1910) (2) et vient d'en faire de nou-

(1) R. Maire (1911). Ce savant fait une critique, de forme très modérée, de la théorie du Mycoplasma, p. 140-142.

(2) Par exemple dans : F. Zach's cytologische Untersuchungen über die Rostflecken des Getreides und die Mycoplasmatheorie von Prof. J. Eriksson (*Sitzungsb. der K. Ak. d. Wissenschaften*, Wien, 1910, p. 1043-1051).

velles applications pour expliquer les ravages persistants de la rouille américaine des Groseilliers en Europe, et surtout à propos de la rouille des mauves (*Puccinia Malvacearum* Mont.) (1). Comme on le sait, cette rouille autoïque ne produit que des téléospores. La propagation à des grandes distances a lieu à l'aide des graines malades. L'hivernage ne se fait ni par des spores hivernantes, ni par un mycélium persistant dans des feuilles ou des bourgeons passant eux-mêmes l'hiver, mais bien dans de tels bourgeons sous une forme plasmatique (mycoplasma). Ce mycoplasma donnera sur les feuilles une fois développées une éruption primaire à laquelle succéderont les éruptions secondaires provenant de l'infection par des spores. Les pustules des éruptions automnales donnent des spores qui, tout en étant morphologiquement semblables, évoluent de façons différentes : les unes ont la germination normale des téléospores, les autres donnent de longs filaments minces et droits qui désagrègent leurs articulations terminales en conidies, celles-ci contaminent l'hôte en déversant leur contenu qui pénètre comme une masse plasmatique dans les cellules de l'hôte et passe ensuite de cellules en cellules pour envahir la plante tout entière et y vivre d'une vie mycoplasmatique. Le champignon n'en sortira que peu de temps avant la formation des pustules ; pour cela, la substance fongique latente se condensera autour de nucléoles, il se formera des corps pyriformes dont la pointe aboutira à la paroi par laquelle elle se fraiera un passage vers les espaces intercellulaires pour s'y organiser en jeune filament. Ces phénomènes se passent simultanément dans un grand nombre de cellules contiguës. Comme on le voit, c'est la théorie du mycoplasma avec ce fait nouveau qu'on assiste au passage du stade filamenteux au stade monère. De tels phénomènes ne correspondent à rien de connu chez les Urédinales.

### **Théorie phagocytaire de Zach<sup>2</sup>.**

A la suite de recherches sur les mycorhizes qui l'avaient

(1) C. R. Ac. Sc., 19 juin 1911.

(2) Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und

conduit à admettre les idées de N. Bernard sur la phagocytose chez les végétaux, Zach, de Vienne, a recherché s'il n'existait chez les Urédinées un processus analogue résultant de la lutte entre le parasite et les cellules de l'hôte. Il pense l'y avoir effectivement rencontré ; les faits qu'il décrit et figure abondamment présentent trop de nouveauté pour qu'il n'ait pas lui-même le désir de les voir vérifier. Les matériaux, fixés au Merkel, sont conservés dans l'alcool à 75 % ; la rouille jaune, après le Merkel était simplement conservée dans l'eau ; les premiers matériaux étaient coupés à la main ou au microtome, les seconds seulement à la main (pour éviter tout passage dans l'alcool). Les coupes de ceux-ci étaient colorées surtout avec l'éosine, la fuchsine phénique très diluée et particulièrement la safranine-aniline. Pour les coupes au microtome, la fuchsine phéniquée de Ziehl a été employée exclusivement, elle teinte assez facilement les éléments plasmatiques (après lavage à l'alcool), mais, en revanche, laisse apparaître avec la plus grande netteté les hyphes intercellulaires et les « corps d'excrétion ». Il observe dans les cellules du bord des taches que les noyaux cellulaires sont fortement hypertrophiés et remplis par des filaments ramifiés que l'on pourrait prendre pour le réseau chromatique si beaucoup ne s'échappaient hors de lui, atteignant parfois la paroi cellulaire. Ce sont les hyphes du champignon qui, ayant traversé la membrane, ont envahi le noyau. Le protoplasma cellulaire se colore fortement à ce moment. Les filaments intra-nucléaires perdent bientôt de leur netteté, ils paraissent se gonfler et se mélanger les uns aux autres, prenant alors l'aspect de grains de chromatine, ils se résolvent enfin en un corps complètement amorphe que Zach considère comme un corps d'excrétion nucléaire « Kern-Exkretkörper » ; à côté de lui, d'autres masses de mycélium s'agglomèrent plus ou moins complètement dans le cytoplasma, formant de nouveaux corps d'excrétion d'où irradient des filaments, restes d'hyphes, ayant conservé leur individualité. Ces corps seront progressivement digérés et dissous, et, suivant que les fila-

die Mycoplasmatheorie J. Eriksson's, mit 2 Taf. (*Stizungsb. K. Akad. Wiss., Wien, CXIX, p. 307-330, 1910*).

ments eux-mêmes auront plus ou moins subi cette action, on pourra en observer des vestiges à l'état de bâtonnets plus ou moins courts et bactériiformes, puis ponctiformes ; finalement, la liquéfaction devient totale. Ces apparences de bactéries sont semblables, d'après Zach, à ce qui a été décrit comme véritables bactéries dans les racines tubercules d'aunes et d'*Eleagnus*. Zach fait un parallèle entre ces divers stades et ceux que décrit Eriksson dans l'évolution du mycoplasma et s'efforce de les identifier. Il retrouve l'hypertrophie du noyau, l'aspect et la colorabilité du cytoplasma, la formation des nucléoles plasmatiques, lesquels seraient ses « corps d'excrétion » ; nous avons dit plus haut que cette assimilation ne saurait être admise. Lorsque les corps d'excrétion se trouvent en relation avec la paroi par un filament subsistant, on aurait les Endohaustorien d'Eriksson que Klebahn et Ward ont décrits, d'autre part, comme les suçoirs du champignon ; cette identification ne saurait non plus être adoptée.

#### Sur le degré de nocivité des Rouilles.

Ayant admis la théorie phagocytaire, Zach soulève l'intéressante question de l'influence de la rouille sur le rendement des plantes attaquées.

La phagocytose des végétaux chez les Orchidées (N. Bernard), dans les racines courtes des *Sempervivum*, dans les racines renflées des aunes et des *Eleagnus* (Zach), chez beaucoup de mycorhizes, présente les caractères d'une association symbiotique qui profite particulièrement à l'hôte, puisqu'il s'enrichit, à certains moments, du produit de la digestion du champignon. Pourquoi un champignon, qui a ici les caractères d'une symbiose, n'aurait-il pas la même signification dans le cas des rouilles ? Assurément, les plantes pâtissent de l'attaque du champignon : les éléments assimilateurs que représentent les corps chlorophylliens sont localement détruits, mais le mal qui en résulte ne saurait être bien considérable, attendu que l'attaque générale de la plante n'est pas la règle et peut-être pourrait-on invoquer des phénomènes de suppléance. En fait, il est des cas où le rendement de champs

rouillés n'est guère modifié, comme Sorauer l'a particulièrement constaté (1). S'il arrive cependant trop souvent que la récolte soit gravement compromise, cela ne résulterait point du fait du champignon, mais des conditions intrinsèques de la plante et des mauvaises conditions extérieures qui amèneraient, certaines années, une végétation défectueuse des céréales en même temps que l'invasion des rouilles. Comme on le voit, celles-ci ne seraient point la cause du mal, mais bien un effet, de telle sorte que le rendement serait aussi (ou presque aussi) défectueux si ladite rouille n'était pas présente. Il y a là, assurément, une manière de voir originale et qui mérite d'être étudiée.

### Conclusions.

Nous avons dû passer sous silence beaucoup de points intéressants soulevés par la question complexe de la propagation des rouilles, sujet aussi important au point de vue de la Biologie générale qu'au point de vue agronomique, nous espérons cependant avoir mis suffisamment en relief quelques observations importantes, au premier rang desquelles l'incertitude de beaucoup de nos connaissances et la nécessité de poursuivre cette étude.

S'il faut rendre un éclatant hommage au savant suédois J. Eriksson dont les travaux, poursuivis pendant bien des années, ont renouvelé la face de la question en établissant la pérennité des espèces dites hétéroïques sur un certain nombre de céréales, en accumulant une très grande quantité d'observations et en suscitant de nombreuses recherches, du moins semble-t-il que l'on ne puisse adopter la transmission par germe interne, dont il s'est fait le promoteur et l'ardent défenseur. Nous croyons avoir montré que cette théorie n'est pas nécessaire et que la contamination par germes externes est suffisante, même en n'admettant plus l'hétérocie obligatoire, comme l'entendait de Bary. Il apparaît de plus en plus certain

(1) Il résulte des recherches de Snyder (1905), que les grains de blé rouillé sont plus riches en protéides, en cellulose et en cendres que les grains de blé sain ; la paille de blé rouillé est également plus riche en protéides que la paille de blé sain (cité par R. Maire, 1911).

que la rouille peut se propager d'année en année par divers moyens, au nombre desquels nous ne rappellerons ici que la pérennité des urédospores. L'examen cytologique des phénomènes qui se passent entre le parasite et l'hôte, bien qu'incomplètement étudiés, ne vérifie pas l'existence du mycoplasma et permet d'interpréter tout autrement ce qui a paru en tenir lieu. Quoi qu'il en soit, le savant suédois maintient son hypothèse du mycoplasma et en fait de nouvelles applications.

Enfin, les questions de spécialisation du parasitisme, de la réceptivité et de l'immunité, de la théorie phagocytaire et symbiotique, de la nocivité des rouilles, constituent autant de sujets d'un intérêt de premier ordre dont il y a lieu de continuer l'étude.

L'Agriculture doit devenir de plus en plus scientifique pour se mettre au niveau des exigences économiques, or, nulle question n'est plus pressante à ce point de vue que la lutte contre la rouille des Céréales. C'est ce qu'ont bien compris des pays comme la Suède, l'Australie, les Etats-Unis, en consentant pour leur étude des sacrifices pécuniaires. L'œuvre n'est point achevée, les récentes découvertes ont soulevé une foule de points obscurs dans une question qui paraissait toute simple, la lumière en se levant a projeté de grandes ombres et les savants sont en désaccord sur beaucoup de points importants. L'étude d'un tel sujet ne peut être poursuivie d'une façon vraiment efficace qu'à l'aide de puissants moyens qu'il importe de fournir aux chercheurs.

**J. BEAUVÉRIE,**

Chargé d'un cours de botanique appliquée  
à la Faculté des sciences de Lyon.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALPINE (D. Mac), 1892, Ueber die Verwendung geschrumpter Körner vom rostigen Weizen als Saatgut (*Zeitschr. f. Pfl.-Krankh.*, Bd. II, 1892).
- 1896, Australian Fungi (*Agric. Gaz. of New South Wales*, vol. VI, Sydney).
- ARTHUR, 1905, *Bull. Torr. Bot. Club*, XXXII, p. 35.
- BARCLAY, 1891, *Trans. Linn. Soc.*, p. 234.
- 1892, *Journal of Botany*, XXX
- BARY (DE), 1863, Recherches sur le développement de quelques champignons parasites (*Ann. Sc. nat.*, série 4, vol. XX).
- 1865, Neue Untersuchungen über d. Uredineen, insbesondere die Entwicklung der Puccinia graminis und den Zusammenhang derselben mit *Æcidium Berberidis* (*Mon. Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, Sitz. 12 jan. 1865).
- 1865, Neue Untersuchungen über Uredineen (*Ibid.*, Sitz. 19 april 1866).
- 1879, *Æcidium Abietinum* (*Bot. Zeit.*, 1879).
- 1884, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884.
- BEAUVÉRIE (J.), 1911 (a) l'Hypothèse du Mycoplasma et les corpuscules métachromatiques (*C. R. Acad. d. Sc.*, Paris, 6 mars 1911).
- 1911 (b) la Signification des corpuscules métachromatiques dans les cellules des céréales infestées par la rouille (*C. R. Soc. Biologie*, t. LXX, p. 461, 25 mars 1911).
- BIFFEN (R.-H.), 1905, Mendel's Laws of Inheritance and Wheat Breeding (*The Journ. of Agric. Science*, vol. I, p. 1, Cambridge).
- BLACKMAN, 1904, *Ann. Bot.*, vol. XVIII, July, p. 323.
- BLOMEYER, 1876, *Frühling's landw. Zeitung*, 405.
- BOLLEY (H.-L.), 1898, Some Observations bearing upon the symbiotic Mycoplasma Theory of grain Rust (*Proceeding of the Amer. Assoc. f. the Avanc. of Science*, Boston, 1898, 408).
- 1898, Einige Bemerkungen über die symbiotische Mycoplasmatheorie bei dem Getreiderost (*Centralbl. f. Bact.*, Abt. 2, 1898, S. 855-859, 887-896, 913-919).
- CARLETON (M.-A.), 1899, Cereal Rusts of the United States. A physiological Investigation U. S. Departm. of Agricult. (*Div. of Veget. Physiol. and Pathol. Bull.* nr 16, 1899, p. 1-74).

- COBB, 1891, *Bull. 14 of Victoria Dep. Agric.*
- CHRISTMAN, 1905, *Bot. Graz.*, 39, p. 267.
- DELACROIX et MAUBLANC, 1909, *Maladies des plantes cultivées*, t. II, p. 142, Baillière, Paris, 1909.
- DIETEL (P.), 1887, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Uredineen (*Bot. Centralbl.*, Bd. XXXII).
- 1888-89, *Ber. naturf. Ges.*, p. 43.
- 1889, *Naturw. Wochensch.*, p. 314.
- ELLIS SMITT, 1892, *Preventive for rust in wheat*, Melbourne, 1890 (Analyse in: *Zeitschrift f. Pfl.-Krankh.*, Bd. II, 1892, p. 123).
- ERIKSSON (J.), Ueber die Specialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. XII).
- 1895, Ueber die Förderung der Pilzsporenkeimung durch Kälte (*Centralbl. f. Blakt.*, Abt. 2, Bd. I).
- 1896, Neue Untersuchungen über specialisierung (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, XXIX).
- 1896, Welche Rostarten zerstören die australischen Weizenerntn? (*Zeitschr. f. Pfl.-Krankh.*, Bd. VI).
- 1897, Vie latente et plasmatique de certaines Uredinées (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, p. 475-477).
- 1898, Principaux résultats des recherches sur la rouille des céréales (*Rev. génér. de Botan.*, t. X, 1898).
- 1898, Ueber die Dauer der Keimkraft in den Wintersporen gewisser Rostpilze (*Centralblatt für Bakt.*).
- 1899, Nouvelles études sur la rouille brune des céréales (*Ann. Sc. nat.*, série 3; *Bot.*, t. IX, Paris).
- 1900, La Rouille des céréales (*VI<sup>e</sup> Congrès intern. d'Agric.*, Paris, t. I, sect. VII).
- 1900, *Revue générale des Sciences*, p. 30, Paris.
- 1901-02, Sur l'origine et la propagation de la rouille des céréales par la semence. (Ce travail forme le 65<sup>e</sup> numéro de la série de publications: *Meddelanden från Kongl. Landbruks-Akademiens Experimentalfält* (communications du champ d'expériences de l'Académie royale d'Agriculture, Stockholm), traduit en français par Mlle Signe Eriksson, dans: *Ann. Sc. natur. botan.*, 8<sup>e</sup> série, t. XIV, p. 1-124, pl. I et II, 1901; *id.*, t. XV, p. 1-160, 1902 (Stockholm, 1900).
- 1903, The researches of Prof. H. Marshall Ward on the brown rust on the Bromes, and the Mycoplasma Hypothesis (*Arkiv. f. Bot.*, Stockholm, Bd. I).
- 1903, Sur l'appareil végétatif de la rouille jaune des céréales (*C. R. Paris*, t. CXXXVII, p. 578-580).
- 1904, Nouvelles recherches sur l'appareil végétatif de certaines Uredinées (*Ibid.*, 1904, t. CXXXIX, p. 85-87).
- 1904, Ueber das vegetative Leben der Getreiderostpilze: I. *Puccinia glumarum* in der heranwachsenden Weizenpflanze (*K. Sv. V. Akad. Handl.*, Stockholm, 1904, Bd. XXXVII, N. 6); II. *Puccinia dispersa* in der heranw. Roggenpflanze und III. *P. glumarum* in der her. Gerstenpflanze (*Ib.*, 1904, Bd. XXXVIII, N. 3); IV. *P. graminis* in d. h. Getreidepflanze (*Ib.*, 1905, Bd. XXXIX, N. 5).

- ERIKSSON (J.), 1905, On the vegetative life of some Uredinae (*Aw. of Bot.*, vol. XIX, N° LXXIII, January 1905).
- 1905, Zur Frage des Entstehung und Verbreitung des Rostkr. d. Pflanzen Kritische Bemerkungen. Die Mykoplasmatheorie vor der modernen Kritik (*Ark. f. Bot.*, Stockholm, 1905, Bd. V, N. 3, p. 39, 54).
- 1907, Der heutige Stand der Mycoplasmafrage (*Zeitschrift für des Ausbau der Entwicklungslehre*, Bd. I, Heft 3).
- 1910, J. Über der Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagessland (*Biol. Centralbl.*, t. XXX, p. 618-623).
- 1910, F. Zach's Cytologische Untersuchungen über die Rostflecken des Getreides, und die Mycoplasmatheorie von Prof. Dr J. Eriksson, in Stockholm (*Sitz. d. K. Akad. d. Wissensch.*, Math. Naturw. Klasse, CXIX, Bd. IX und X Heft., Wien, 1910 (Nov.-Dez., p. 1043-1051).
- 1911, la Rouille des mauves (*C. R. Paris*, 19 juin).
- ERIKSSON et HENNING, *Die Getreideroste, ihre Geschichte und Natur sowie Massregeln gegen dieselben*, Stockholm. 1896.
- ERIKSSON et TISCHLER, Ueber das vegetative Leben der Getreiderostpilze (*Kungl. svenska vetenskapsacademiens Handlingar*, 37, n° 6, 1904).
- GRIFFON, 1909, Notes de pathologie végétale (*Bull. Soc. Myc. de France*, t. XXV, 1909).
- HALLIER (E.), Wie überwintert der Getreiderost? *Oester. Landw. Woch. Bl.*, 1878 (Analyse in *Bot. Jahresb.*, 6, Abt. II, p. 1193).
- HARIOT, 1908, *les Urédinées*. 1 vol., O. Doin. Paris.
- HITCHCOCK et CARLETON, 1893, *Bull.* 38, *Kansas Agric. Coll. Exp. Stat.*, 38, 4.
- 1894, *Bull.* 46, *Kansas Exp. Stat.*, 4.
- KLEBAHN, 1892, *Zeitsch. f. Pflanzenkr.*, vol. II, p. 258 et 232.
- 1898, Ein Beitrag zur Getreiderostfrage (*Zeitschr. für Pflanzenkrankh.*, Bd. VIII, 1898, S. 321-342).
- 1900, Beiträge zur Kenntniss der Getreideroste (*Ib.*, Bd. X, 1900, S. 70-96).
- 1904, Einige Bemerkungen über das Mycel des Gelbrostes und über die neueste Phase der Mycoplasma Hypothese (*Ber. d. D. Bot. Ges.*, Bd. XXII, Berlin).
- 1904, *Die wirtswechselnder Rostpilze*, Berlin, in-8°.
- KUHN, 1858, *Die Krankheiten d. Kulturgewächse*.
- LAGERHEIM, 1893, *Tromsö Mus.*, p. 124.
- LINHART, 1898, Az Eriksson-féle Mycoplasma-elmélet (la théorie du Mycoplasma d'Eriksson) (*Kisérletügyi Közlemények.*, Köt. 1, Füz. 6, Budapest, 1898, S. 335-339).
- MAGNIN (Ant.), 1873, Sur les Urédinées (*Assoc. franç. pour l'Avanc. des Sciences, session de Lyon*, 1873; *C. R.*, t. II, p. 483).
- 1885, Remarques sur les Oëcidiums du *Villarsia*, du *Berberis* et les diverses rouilles des Céréales (*Soc. botan. de Lyon*, t. XIII, p. 16).
- 1903-04, les Rouilles des Céréales et leur développement dans ses rapports avec les conditions extérieures et la réceptivité (*Mém. Soc. d'Emulation du Doubs*, 7° série, t. VIII, 1903-1904, Besançon, tirage à part, 1905, 35 p.).

- MAGNUS, 1885, Verh. Bot. ver. Prov. Brandenburg, vol. XXVII, p. 18.  
 — 1894, *Hedwigia*, p. 82.
- MAIRE (René), 1902, *Bull. Soc. Myc.*, XVIII, appendice, 209 p.  
 — 1911, la Biologie des Urédinales (état actuel de la question (*Progressus rei Botanicae*, Iéna 1911, p. 109-162).
- MARCHAL (E.), 1889, Rouille des Céréales (*Rapport sur les maladies cryptogamiques*, année 1889, Bruxelles, 1910).
- MASSEÉ, 1898, The Cereal Rust Problem. Does Eriksson's Mycoplasma existe in Nature? (*Natural Science*, 1898).  
 — 1904, *Phil. Trans.*, vol. CXCVII, p. 23.
- MERESCHKOWSKY (C.), Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen (*Biologisches Centralblatt*, t. XXX, p. 278-303, 321-347 et 353-367, 1910).
- MIYOSHI, 1895, *Pringsh. Jahrb.*  
 — 1894, *Bot. Zeit.*
- MULLER (F.), 1901, Beiträge zur Kenntniss der Grasroste. Beih. 2 (*Botan. Centralbl.*, Bd. X, 1901, S. 181-212).
- MULLER (J.), 1886, Die Rostpilze der Rosa- und Rubus-Arten und die auf ihnen vorkommenden Parasiten (*Landw. Jahrb.*, Bd. XV, Berlin).
- NAWASCHIN u. WORONIN, 1896, *Sclerotinia heteroica* (*Zeitschr. f. Pflanzenkr.*, VI, p. 29).
- NEWCOMBE (F.-C.), 1890, Perennial mycelium of the fungus of Blackberry Rust. (*Journ. of Mycol.*, vol. VI, Washington).
- NIELSEN, 1877, *Bot. Tidsskr.*, 3, R. 2, p. 26.
- PFEFFER, 1883, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, p. 254.
- FLOWRIGHT, 1882, *Gard. Chron.*, p. 234.
- PRILLIEUX (E.), 1895, *Maladies des plantes agricoles*, t. II, Paris, 1895.
- PRUNET, C. R. de l'Ac. des Sciences, 1911.
- ROSTRUP, 1874, *Botan. Zeitung*, p. 556.  
 — 1894, *Bot. Tidsskr.*, vol. XIX, p. 40.  
 — 1896, *Bot. Tidsskr.*, vol. XXI, 1897, p. 37.
- SALMON, 1904, *Ann. Mycol.*, vol. II, p. 307.
- SAPPIN-THOUFFY, 1896, *le Botaniste*, sér. 5, p. 59-244.
- SCHAFFNIT, 1909, *Ann. Mycol.*, vol. VII, p. 509.
- SCHROETER, 1875, *Cohn's Beitr.*, vol. I, III, p. 3.  
 — 1879, Entwicklungs-Geschichte einiger Rostpilze (*Cohn's Beitr.*, vol. III, p. 51).  
 — 1893, *Jahresb. Schles. Ges.*, t. XXI, p. 31.
- SMITH (W.-G.), 1885, *Corn Mildew. Gardn. Chron.*, sér. 2, vol. XXIV, 1885.
- SORAUER (P.), 1900, la Prédisposition des plantes vis-à-vis des maladies parasitaires (*Congrès international d'agriculture*, Paris, 1900, in-8°).  
 — 1900, Jahresb. des Sonderausschusses für Pflanzenschutz (*Arb. d. D. L. G.*, Heft. 107, Berlin, 1900).  
 — 1908, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, Bd. II, 1908, p. 378.
- SYDOW, 1904, *Monographia Uredinearum*, I, p. XXXV.
- TISCHLER (G.), Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes (*Biol. Centralbl.*, Bd. XXIV, 1904, S. 422).
- TULASNE, 1861-65, *Selecta fungorum carpologia*, Parisiis.

- VUILLEMIN, 1910, in Briquet, *Documents...* de la section de nomenclature systématique au Congrès de Bruxelles, 1910, p. 57.
- WARD (Marshall), 1902, *Ann. Bot.*, vol. XVI, June, p. 233.
- 1903, *Ann. Mycol.*, vol. I, p. 132.
- 1905, Recent Researches on the Parasitism of Fungi (*Annals of Botany*, vol. XIX, 1905, p. 1-54).
- 1903, On the Histology of *Uredo dispersa* Eriks. and the « Mycoplasma » Hypothesis (*Phil. Transact. of the Roy. Soc. London*, sér. B, vol. CXCVI, Londres).
- ZUKAL, 1899, Untersuchungen über die Rostpilzkrankheiten des Getreides in Oesterreich-Ungarn (*Sitz. Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch.*, in *Wien. Math.-Nat. Cl.*, Bd. CVIII, Abt. I, 1899).
- ZACH (Franz), 1910, Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen (*Osterr. Botan. Zeitschrift*, Jahrg. 1910).
- 1910, Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mycoplasmathorie J. Eriksson's, mit 2 T. (*Sitz. K. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse*, CXIX, p. 307-330, 1910).
-