

LA NUTRITION DES PHANÉROGAMES PARASITES

PAR Danielle SCHEIDECKER (*)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	418
I. — LES DIFFÉRENTS ASPECTS DU PARASITISME DES PHANÉROGAMES	418
II. — LES LIENS HÔTE-PARASITE	421
A. — RÉALISATION ANATOMIQUE DU CONTACT	421
1° Organes d'absorption	421
a) Suçoirs (ou haustoria)	421
b) « Galles » mixtes des Balanophoracées	421
2° Établissement des connections	422
a) Pénétration	422
b) Réaction de l'hôte	422
c) Localisation des connections	422
3° Nature des connections	423
4° Conséquences physiologiques	424
B. — MÉCANISMES D'ABSORPTION	424
C. — AFFINITÉS DU PARASITE ET DE L'HÔTE	425
D. — CONCLUSIONS	425
III. — ALIMENTATION EN EAU ET EN ÉLÉMENTS	426
IV. — ABSORPTION, UTILISATION ET SYNTHÈSE DES SUBSTANCES ORGANIQUES	428
A. — NUTRITION CARBONÉE	429
1° Assimilation du gaz carbonique	429
a) Teneur en pigments chlorophylliens et caroténoïdes	429
b) Activité photosynthétique	431
c) Recours aux produits de la photosynthèse de l'hôte	434
2° Métabolisme des produits carbonés	437
3° Contribution éventuelle du parasite à l'alimentation de l'hôte	439
B. — NUTRITION AZOTÉE	439
1° Nature des composés azotés	439
2° Possibilités de synthèse	440
C. — CONCLUSIONS	441
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	442
BIBLIOGRAPHIE	442

(*) Laboratoire de Physiologie Végétale de la Sorbonne, 1, rue Victor-Cousin, Paris, 5^e.

INTRODUCTION

Le mot « parasite », d'origine grecque, désigne, étymologiquement, celui qui prend sa nourriture « à côté ». L'usage de ce terme, en biologie végétale, s'il est commode, n'est sans doute pas heureux.

En choisissant le sens le plus large, on pourrait, dans le cas des Phanérogames, considérer comme parasites non seulement les plantes dépourvues de chlorophylle et vivant de façon très évidente aux dépens des Champignons qui leur sont associés, telles les *Monotropa* et les *Neottia*, mais encore des plantes beaucoup plus discrètement liées à des Champignons et même certaines épiphytes libres.

En adoptant le sens le plus étroit, dans son acception communément admise, il ne faudrait considérer comme parasites que les Phanérogames qui, associées à un autre être vivant, lui portent un préjudice certain, définition qui ne paraît pas très satisfaisante.

Nous nous limiterons ici aux Phanérogames facultativement ou obligatoirement associées à une autre plante supérieure, sans solution de continuité dans l'espace, un contact étroit étant réalisé entre les tissus des deux partenaires. Nous leur réserverons le nom de « parasite » dans la suite du texte.

Il est évident que, ce faisant, nous n'envisageons pas l'ensemble du problème de la dégradation des fonctions de nutrition, de la perte des possibilités de synthèse et de l'hétérotrophie chez les Phanérogames. Du point de vue des processus évolutifs qui conduisent aux formes extrêmes de l'hétérotrophie, sans doute n'aurait-on pas le droit de se limiter ainsi. Cette limitation n'a que l'avantage d'orienter le physiologiste vers des problèmes mieux définis. En incluant dans le cadre de ce travail les associations Phanérogames-Champignons on s'aventurerait dans un domaine encore très mouvant et sans frontières précises.

En effet, dans la nature, le chercheur se trouve toujours aux prises avec des sociétés plus qu'avec des individus : les organismes de la rhizosphère forment une gaine vivante qui joue probablement toujours un rôle de relais plus ou moins important entre la plante et le sol, et même entre plantes voisines (BOULLARD et MOREAU, 1962).

I. — LES DIFFÉRENTS ASPECTS DU PARASITISME DES PHANÉROGAMES

Dans le cadre que nous venons de définir, les relations entre l'hôte et le parasite peuvent être très diverses. Les Phanérogames parasites offrent une gamme de formes partant d'espèces chlorophylliennes normalement constituées encore capables, en cas de nécessité, de vivre

libres, pour aboutir à des espèces morphologiquement et physiologiquement dégradées.

Chez les Santalacées (*Santalum*), les Loranthacées (*Nuytsia*, *Gaiadendron*), les Scrofulariacées (*Odontites*, *Euphrasia*, *Castilleja*), il existe des espèces, arbres ou herbes, pourvues de chlorophylle, dont l'appareil végétatif est complet et le parasitisme plus ou moins facultatif. Dans les mêmes familles, on trouve des plantes chlorophylliennes, mais dont l'appareil végétatif est plus ou moins modifié (réduction, disparition ou transformation du système racinaire) et le parasitisme obligatoire.

Le seul genre parasite de la famille des Lauracées fournit un bon exemple de transition vers les formes plus profondément adaptées à la vie parasitaire : il s'agit des *Cassytha*, parasites volubiles de tiges, encore pourvus de racines ; les feuilles sont réduites à l'état d'écailles, nombreuses ; elles ont des stomates ; la teneur en chlorophylle, bien qu'encore très appréciable, est plus faible que chez les plantes normales. Les *Cassytha* ont un stade de jeunesse autotrophe assez long (SCHMUCKER, 1959).

Les *Cuscuta* (Convolvulacées) pourraient représenter l'étape suivante. Ce sont aussi des parasites volubiles de tiges, rappelant les *Cassytha* par des caractères de pure convergence, mais dépourvus de racines ; la tige ne porte plus que quelques écailles ; le nombre des stomates est très réduit ; la chlorophylle n'est pas absente, comme on a pu le croire, mais présente seulement en faible quantité (MACLEOD, 1961-1962 ; TRONCHET, 1961).

La petite famille des Orobanchacées ne comprend que des plantes très spécialisées dans le sens de la vie parasitaire : les racines sont très atrophiées ; l'appareil végétatif se réduit à des suçoirs, à un tubercule hypocotylé et à une hampe florale écailleuse ; le nombre de stomates est très réduit ; la chlorophylle paraît absente (PRIVAT, 1960).

Les formes extrêmes de la dégradation parasitaire se rencontrent sans doute dans les familles, exclusivement composées de parasites et presque exclusivement tropicales, des Rafflésiacées, Hydnoracées, Balanophoracées et Cynomoriacées. Chez les *Rafflesia*, l'appareil végétatif n'est plus qu'un « thalle », d'allure mycélienne, croissant à l'intérieur des racines des plantes hôtes. Chez certaines *Saprea*, ce « thalle » paraît réduit à l'extrême (TIXIER, 1964). Chez les *Hydnora*, l'appareil végétatif est représenté par d'épais rhizomes prismatiques, extérieurs aux racines parasitées ; chez les Balanophoracées, par un tubercule amorphe, sans racines, ni feuilles, correspondant sans doute à une tige très modifiée. Par la remarquable simplification de leur appareil végétatif, par l'absence de stomates et de chlorophylle, par l'organisation même de l'appareil floral, les Balanophoracées présentent de curieux caractères de convergence avec les Champignons supérieurs (MANGENOT, 1946).

Cette chaîne de formes progressivement dégradées peut s'observer, presque complète, au sein d'une même famille ou, mieux, d'un même

genre. Ainsi, chez les Scrofulariacées, où on trouve tous les intermédiaires allant des espèces morphologiquement normales et capables, en cas de nécessité, d'assurer seules leur survie, à des genres comme les *Striga*, les *Harveya*, les *Tetraspidium* et les *Hyobanche*, de petite taille, à feuilles écailleuses et dont la décoloration est souvent complète, ou comme les *Lathraea* qui forment d'énormes réseaux de rhizomes écailleux souterrains et dont seules les fleurs sortent du sol. Les maillons intercalaires de la chaîne correspondant à des parasites obligatoires (*Rhinantus*, *Bartsia*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Alectorolophus*) qui sont incapables de subvenir seuls à leurs besoins en eau, mais dont l'activité photosynthétique est parfaitement normale (KOSTYTSCHEW, 1924). Chez les *Tozzia*, le parasitisme n'est complet qu'au premier stade du développement ; les feuilles ont disparu, mais les rhizomes émettent, au bout de deux ans ou plus, des tiges qui contiennent encore généralement des quantités appréciables de chlorophylle.

On retrouverait chez les Santalacées ou les Loranthacées des séries comparables. Dans le seul genre *Viscum* (Loranthacées) existent des espèces encore dépourvues de racines sous-corticales spécialisées (*V. articulatum*), des espèces qui en sont pourvues et qui ont encore des feuilles normales (*V. album*), des espèces à feuilles en partie écailleuses, puis toutes écailleuses, pour aboutir à une forme aphyllé, débile, très dégradée (*V. minimum*).

Ces séries de formes progressivement dégradées évoquent l'enchaînement des processus qui ont déterminé leur évolution. Quel qu'en ait été le mécanisme, on imagine mal à l'origine du parasitisme, une sorte de greffe spontanée et accidentelle (PRIVAT, 1960). On comprend mieux qu'un déséquilibre entre les possibilités d'absorption du système racinaire et les exigences des organes aériens, déséquilibre qui a pu être provoqué ou aggravé par des modifications du milieu, puisse avoir déclenché les transformations et les régressions que nous venons de passer en revue (KOSTYTSCHEW, 1922 ; MACLEOD, 1963). En tout cas, l'existence de ces séries de variations continues et progressives paraît condamner, comme une simplification trop arbitraire, la distinction, sur le critère de la présence ou de l'absence de chlorophylle, de deux catégories bien distinctes des Phanérogames parasites :

- les hémiparasites chlorophylliens ne prélevant dans les tissus de leur hôte que de l'eau et des substances minérales ;
- les holoparasites dépourvus de chlorophylle, vivant aux dépens des substances organiques élaborées par l'hôte.

Cette dichotomie s'accorde d'autant moins avec les faits que la nature des relations physiologiques entre l'hôte et le parasite ne conditionne pas toujours des modes de liaison anatomiques différents, comme on a pu — dans une certaine mesure — le croire.

II. — LES LIENS HÔTE-PARASITE

A. — RÉALISATION ANATOMIQUE DU CONTACT

Sans discuter de l'origine anatomique, de la différenciation et du détail de l'organisation des organes d'absorption spécialisés des Phanérogames parasites, il est cependant indispensable de préciser ici, dans la mesure où elle est connue, la nature du lien hôte-parasite. Son mode de réalisation conditionne, en effet, les possibilités d'échange entre les deux partenaires.

1° ORGANES D'ABSORPTION

a) *Suçoirs (ou haustoria).*

Chez la plupart des Phanérogames parasites, les racines, les tiges, ou les cordons d'apparence plus ou moins mycélienne qui les remplacent, émettent des organes d'absorption particuliers, suçoirs ou haustoria, qui entrent en contact avec les tissus de l'hôte. Par leur fonction, ces organes sont homologues des racines, mais on a montré depuis longtemps que leur origine anatomique et leur mode de formation (exogène) sont différents (LECLERC DU SABLON, 1887 ; FRITSCHÉ, BOUILLENNE-WALRAND et BOUILLENNE, 1958).

Chez certaines Loranthacées (dans les genres *Phrygilanthus*, *Eubracion* et chez quelques espèces du genre *Phoradendron*) apparaît une organisation très particulière de l'appareil absorbant : il est réduit à un seul suçoir géant. Au moment de la germination, l'extrémité basale de l'hypocotyle s'étale en un disque à la surface d'un rameau de l'hôte, comme chez le Gui, mais ce disque prend un développement beaucoup plus important. Les tissus de l'hôte s'hyperplasient à son contact, puis se lignifient : ainsi se forme une tumeur ligneuse, d'origine mixte, dans laquelle s'affrontent intimement les tissus conducteurs de l'hôte et du parasite (MANGENOT, 1946).

b) « *Galles* » mixtes des *Balanophoracées*.

Les Balanophoracées ne forment plus de suçoirs. MANGENOT (1947) a montré chez la *Thonningia sanguinea* que l'adhérence entre la racine de l'hôte et le parasite est réalisée à la suite d'une invasion du parenchyme cortical du parasite par des éléments provenant de l'écorce de l'hôte. Très rapidement ce complexe mixte s'organise et devient un cordon absorbant. Les tubercules de cette espèce, et certainement aussi ceux

de toutes les autres Balanophoracées, sont en réalité des cécidies formées par l'hyperplasie des tissus du parasite autour des cordons absorbants émanés partiellement de l'hôte.

2° ÉTABLISSEMENT DES CONNECTIONS

a) Pénétration.

Dans le cas général, c'est le parasite qui pénètre dans les tissus de l'hôte. Que le mode d'invasion soit de nature mécanique (écartement, dislocation, perforation des cellules) ou de nature chimique (lyse et digestion enzymatique des cellules), n'a guère d'importance du point de vue des rapports physiologiques définitifs des deux organismes. La question a été très discutée. Il est probable que cette pénétration se fait différemment suivant les espèces en jeu (KADRY et TEWFIC, 1956, 1 et 2 ; KRENNER, 1958 ; PRIVAT, 1960).

b) Réaction de l'hôte.

La réaction de l'hôte se traduit, généralement, par une stimulation : hyperplasie et modification des différenciations, sous l'influence, sans doute, de substances stimulantes, diffusant à partir des cellules méristématiques envahissantes (CAMUS, 1949 ; PRIVAT, 1960 ; SRIMATHI et SREENIVASAYA, 1962).

c) Localisation des connections.

Des connections s'établissent entre les tissus conducteurs de l'hôte et ceux des organes d'absorption du parasite. Il est exceptionnel que les suçoirs n'entrent en contact qu'avec les cellules parenchymateuses ; il semble que ce puisse être le cas, par exemple, pour le *Viscum minimum* sur les Euphorbes succulentes (ENGLER et KRAUSE, 1908) et pour le *Loranthus sphaerocarpus* sur les *Dracena* (ARENS, 1912).

Le parasite peut n'avoir de rapports anatomiques bien établis qu'avec le xylème de son hôte. On rencontrerait ce type de liaison non seulement chez des parasites chlorophylliens à appareil végétatif plus ou moins complet, comme de nombreuses Scrofulariacées (HÄRTEL, 1956 et 1959), mais aussi chez une Scrofulariacée dépourvue de chlorophylle comme la *Lathræa* (SCHMUCKER, 1959), chez la *Cassytha filiformis* (SCHMUCKER, 1959) et chez la *Cuscuta reflexa* (THOMSON, 1925).

Les organes d'absorption du parasite peuvent entrer en contact étroit à la fois avec le xylème et le phloème de l'hôte. C'est le cas par exemple de certaines Cuscutées (SCHMUCKER, 1959), des Rafflésiacées (SCHMUCKER, 1959), des Balanophoracées (MANGENOT, 1947), des Orobranches (SCHMUCKER, 1959 ; PRIVAT, 1960).

Chez l'*Exocarpus bidwillii*, FINERAN (1963) n'a observé de liaison qu'avec le phloème de l'hôte (contrairement à ce que RAO, 1942, avait trouvé chez l'*Exocarpus axilla*, dont les suçoirs entreraient en contact avec le xylème de l'hôte). L'*Exocarpus bidwillii* est une Santalacée à feuilles écailleuses, à tige chlorophyllienne et dont les jeunes racines, pourvues de poils absorbants, pourraient absorber directement de l'eau et des substances dissoutes dans le sol.

3^o NATURE DES CONNECTIONS

A l'exception de quelques cas plus ou moins récemment étudiés de manière approfondie, comme celui de la *Thobningia sanguinea* (MANGENOT, 1947) ou de l'*Orobanche hederæ* (PRIVAT, 1960), on connaît encore fort mal le détail anatomique des connections hôte-parasite.

Les cordons absorbants qui se forment dans les tubercules des Balanophoracées réalisent un type d'union tout à fait particulier : MANGENOT (1947) a montré, chez la *Thobningia sanguinea*, qu'ils devaient être considérés comme des chimères à structure radiculaire dans lesquelles un système libéro-ligneux formé par l'hôte est entouré par une écorce de nature parasitaire. Avec ces cordons indéfiniment ramifiés le parasite dispose d'une surface d'absorption considérable.

Les connections suçoirs-xylème paraissent être, schématiquement, de deux types :

a) Dans le premier cas, on aurait une juxtaposition entre un parenchyme plus ou moins lignifié (où peuvent se différencier des trachéides) et les vaisseaux de l'hôte. La sève brute passerait au travers de ponctuations. Ce serait le cas, entre autres, des Scrofulariacées (HÄRTEL, 1956 et 1959 ; HECKART, 1962 ; PIEHL, 1963).

b) Dans le second, il existe une soudure parfaite entre les vaisseaux de l'hôte et du parasite, les tissus de jonction étant produits simultanément par les deux partenaires, exactement comme dans le cas des greffes (SCHEIDECKER, 1961). PRIVAT (1960) a parfaitement étudié la réalisation de ce type d'union chez l'*Orobanche hederæ* : dès que des cellules du parasite atteignent le parenchyme ligneux de l'hôte, certaines cellules de celui-ci se différencient en trachéides ponctuées. Parallèlement et à leur contact, des cellules de l'*Orobanche* se lignifient et forment des trachéides réticulées. Dès que la liaison vasculaire est assurée, des trachéides se différencient dans l'*Orobanche* pour relier en une ligne ininterrompue la colonne vasculaire du cœur du tubercule au bois de l'hôte.

Quand des connections existent avec le phloème de l'hôte, on peut observer l'interpénétration des tissus libériens et de certaines cellules plus ou moins spécialisées, mais le passage de la sève élaborée doit se faire par voie cytoplasmique : on n'a jamais trouvé de tubes criblés, ni chez la *Cuscuta* (SCHMUCKER, 1959), ni chez l'*Orobanche* (SCHMUCKER,

1959 ; PRIVAT, 1960), ni chez l'*Arceuthobium* (THODAY et JOHNSON, 1930 ; COHEN, 1954 ; SRIVASTA et ESAU, 1961). Chez les *Rafflesia*, des filaments unicellulaires s'insèrent entre les cellules libériennes, assurant un contact très étroit avec les éléments actifs du phloème : au contact des tubes criblés, les parois cellulaires du parasite sont très amincies et on observe de courtes protubérances pénétrant dans les cellules parenchymateuses du tissu criblé de l'hôte (SCHMUCKER, 1959).

4° CONSÉQUENCES PHYSIOLOGIQUES

La localisation des connections, la topographie des voies de passage (système vasculaire sans solution de continuité ou traversée obligatoire de parois) et l'importance des surfaces de contact, ces facteurs étant susceptibles de se compenser mutuellement, déterminent en partie les possibilités, quantitatives et qualitatives, d'échange entre l'hôte et le parasite. Il est bien évident que la possibilité de passage de cellule à cellule, par voie cytoplasmique, existe toujours, quel que soit le type de liaison.

On ne sait malheureusement à peu près rien sur les rapports entre la nature du contact hôte-parasite et les échanges chimiques. Ces relations sont certainement infiniment plus complexes qu'on ne pouvait se le représenter jadis : des parasites tributaires au moins des glucides de leur hôte, comme les *Lathraea*, paraissent pouvoir s'alimenter aux dépens de la sève brute, ce qui n'est pas en désaccord avec ce qu'on sait maintenant de sa composition (BOLLARD, 1960).

B. — MÉCANISMES D'ABSORPTION

Les mécanismes mis en jeu par les Phanérogames parasites pour absorber dans les tissus de leurs hôtes l'eau et les substances dissoutes sont analogues à ceux qui permettent l'absorption normale par voie radiculaire et supposent l'intervention de forces passives et actives.

Les plantes supérieures parasites pourvues de feuilles bien développées transpirent généralement plus activement que leurs hôtes ; elles ont souvent perdu leurs possibilités de régulation stomatique (HARTEL, 1956 et 1959). La pression osmotique est généralement plus élevée dans les tissus des parasites, surtout dans les suçoirs (BERGDOLT, 1937 ; HARTEL, 1937, 1941, 1956 et 1959 ; SCHMUCKER, 1959). SENN (1913) admettait même que seules étaient susceptibles de s'adapter à la vie parasitaire des plantes capables d'augmenter considérablement leur pression osmotique.

Mises à part les observations dont on dispose sur la valeur des forces de succion, on connaît mal la physiologie cellulaire des zones de contact hôte-parasite. Il semblerait que la perméabilité cellulaire y soit plus élevée que dans d'autres territoires (THATCHER, 1942).

C. — AFFINITÉS DU PARASITE ET DE L'HÔTE

Certains parasites se montrent très exclusifs dans le choix de l'hôte (quelques espèces d'Orobanche et de Cuscuta, Rafflésiacées), d'autres éclectiques (autres espèces d'Orobanche et de Cuscuta, Balanophoracées).

Le problème de l'affinité se pose avant la prise de contact et après. Avant, car les graines de certains parasites semblent ne pas pouvoir germer en l'absence de substances stimulantes diffusées par la plante-hôte ; on a pu, dans certains cas, remplacer l'action de la plante-hôte par des substances chimiques définies (IZARD et HITIER, 1953, 1954, 1958 ; IZARD, 1957). Nous ne nous arrêterons pas ici à cet aspect de la question. Après, le problème est le même que celui de la compatibilité et de l'incompatibilité dans les combinaisons de greffe (SCHEIDECKER, 1961). Ce n'est pas toujours un problème de « tout ou rien » : certains parasites peuvent végéter péniblement sur des hôtes peu appropriés. Nous sommes encore beaucoup plus ignorants ici que dans le cas des greffes.

Des obstacles mécaniques peuvent s'opposer à l'établissement d'une liaison convenable (écorces trop lisses, tissus silicifiés). Les obstacles peuvent être d'ordre chimique ou physiologique, le parasite ne pouvant satisfaire ses besoins ou ne s'accommodant pas de la composition du milieu offert par la plante-hôte (un pH trop élevé, une teneur trop forte en acide oxalique, en latex, en alcaloïdes, en huiles essentielles peuvent défendre certaines plantes des attaques de la Cuscuta) (SCHMUCKER, 1959).

Une meilleure connaissance des affinités chimiques hôte-parasite permettrait de mieux comprendre la nutrition de ces associations.

D. — CONCLUSIONS

1° Les liaisons anatomiques hôte-parasite diffèrent par leur localisation et leur mode de réalisation. Les mêmes connections anatomiques ne déterminent pas — ou ne sont pas déterminées — par un même comportement physiologique (ainsi, des parasites dont la nutrition carbonée ne peut se faire qu'aux dépens de l'hôte peuvent être ou ne pas être en rapport direct avec le phloème de l'hôte).

2° On ne sait pratiquement rien sur les relations complexes entre la nature des voies de passage et les échanges de substances hôtes-parasites, non plus que sur les affinités qui règlent le choix des hôtes.

3° Les mécanismes de l'absorption de l'eau et des substances dissoutes chez les Phanérogames parasites mettent en jeu des forces passives et actives, comme les mécanismes d'absorption radriculaire.

III. — ALIMENTATION EN EAU ET EN ÉLÉMENTS

Les Phanérogames parasites, comme les autres plantes, puisent dans le milieu extérieur l'eau et les éléments, à la seule différence que ce milieu est, en partie et plus souvent en totalité, constitué par un autre organisme vivant.

A. — ALIMENTATION EN EAU

Certains parasites chlorophylliens paraissent n'être liés à leur hôte que par leur impossibilité à assurer, à partir d'un sol, leur approvisionnement en eau (et, sans doute, en éléments). KOSTYTSCHÉW (1924) a étudié le comportement de cinq espèces de Scrofulariacées de la sous-famille des Rhinanthoïdées et a montré que l'absorption d'eau à partir du sol par leur chevelu radiculaire, plus ou moins atrophié, est insuffisante pour couvrir leurs besoins ; plongés dans l'eau, après section de leurs racines, elles peuvent augmenter jusqu'à dix fois leur consommation d'eau. Il en conclut que l'apport d'eau par l'hôte est indispensable à ces plantes et détermine leur mode de vie.

B. — COMPOSITION MINÉRALE

On ne peut parler qu'en termes statiques de la nutrition minérale des Phanérogames parasites. Tout ce qui concerne l'absorption et le transport des éléments par ces plantes est entièrement inconnu. Leur composition minérale est elle-même mal connue.

J'ai rassemblé ailleurs (SCHEIDECKER, 1963) les données fragmentaires et déjà anciennes qui existent sur ce point (GRANDEAU et BOUTON, 1877; COUNELER, 1889; NICOLOFF, 1923; BORESCH, 1935, cité par ANSTAUX, 1958), en faisant les réserves nécessaires quant aux possibilités d'interprétation de ces chiffres (analyses très anciennes ; difficultés d'échantillonnage pour la comparaison hôte-parasite). Les résultats de cette compilation peuvent se résumer ainsi :

1° Quelques espèces, chez lesquelles la dégradation parasitaire est assez poussée et qui ne contiennent que très peu ou pas de chlorophylle (*Lathræa squamaria*, *Cuscuta europæa*, diverses Orobanches) sont caractérisées par : *a*) une teneur globale en éléments plus faible que celle de leurs hôtes (plantes entières sans racines) ; *b*) un taux extrêmement faible de calcium (0,04 à 0,20 g pour 100 de matière sèche, soit 20 à 40 fois moins que l'hôte) ; *c*) un taux faible de magnésium (0,05 à 0,30 g pour 100 de matière sèche, soit 4 à 5 fois moins que l'hôte), sauf chez la *Lathræa squamaria* (0,71 g de Mg pour 100 de matière sèche) ; *d*) un taux de potassium aussi ou plus élevé que celui de l'hôte.

2° D'autres espèces, moins dégradées et normalement pourvues de chlorophylle (Loranthacées, Rhinanthoïdées) ont une teneur globale en éléments tantôt plus forte, tantôt plus faible que celle de leur hôte. Des touffes de *Viscum album* et de *Loranthus europæus*, fixées sur des hôtes divers, ont été analysées : elles ont toujours un taux de calcium plus faible que celui de leur hôte, mais la différence est beaucoup plus petite que dans le cas précédent.

3° D'après ces données anciennes, toutes ces plantes auraient un taux de phosphore supérieur à celui de l'hôte.

Très peu de travaux récents apportent d'autres données sur la composition minérale des Phanérogames parasites.

D'après SINGH, TEWARI et KRISHNAN (1963), la *Cuscuta reflexa* contient environ deux fois moins de phosphore total que ses hôtes (*Lantana camara*, *Pithecolobium dulce*, *Medicago sativa*). Ces auteurs ont comparé la tige du parasite aux feuilles de l'hôte, les suçoirs s'accrochant nombreux aux pétioles et aux nervures.

D'après MACDOWELL (1964), l'*Arceuthobium campylopodum* et les tissus corticaux du *Pinus ponderosa* qu'il envahit ont une plus forte teneur en azote, en phosphore, en potassium et en magnésium que les parties indemnes de l'écorce et même, dans certains cas, que le feuillage de l'hôte. Seul parmi les macro-éléments, le calcium ne s'accumule pas dans les tissus du parasite en plus grande quantité que dans ceux de l'hôte.

Tous les résultats, anciens ou modernes, se corroborent sur ce point : les Phanérogames parasites sont toujours plus pauvres en calcium que leurs hôtes. Le taux de calcium peut même atteindre chez certaines espèces des valeurs exceptionnellement faibles. On a pensé pouvoir les expliquer par la nature des voies empruntées par la circulation des sèves entre les deux partenaires (ANSIAUX, 1958 ; PRIVAT, 1960 ; SCHEIDECKER, 1963), le calcium se déplaçant difficilement en dehors des vaisseaux (BIDDULPH et coll., 1958 et 1959). Le cas de la *Lathræa squamaria*, qui paraît reliée directement et exclusivement au xylème de l'hôte, comme la soudure vasculaire parfaite observée chez l'*Orobanche hederæ* (PRIVAT, 1960) conduisent cependant à considérer cette hypothèse comme probablement insuffisante. MOLLIARD (1912 et 1913) avait déjà noté la pauvreté en calcium des galles, de certains fruits ou tubercules et des Phanérogames parasites dépourvues de chlorophylle ; il avait ébauché une tentative d'interprétation fondée sur l'absence d'activité chlorophyllienne.

De nouvelles recherches devraient être entreprises, permettant de préciser : 1° La composition réelle du milieu nutritif que l'hôte fournit au parasite. Un dosage des éléments totaux de ses tissus ne permet pas de la connaître : une partie importante du calcium peut se trouver immobilisée sous des formes insolubles. 2° Les voies de passage empruntées par les éléments et la vitesse avec laquelle ils sont absorbés par le parasite. Les éléments marqués rendent cette étude sinon facile, tout au moins

possible. 3^o L'utilisation des éléments par le parasite pour l'élaboration de ses tissus et pour l'entretien de son métabolisme. Bien coordonnées, ces informations pourraient conduire à des explications valables.

C. — CONCLUSIONS

1^o Certains parasites semblent dépendre de leurs hôtes essentiellement pour leur ravitaillement en eau.

2^o Les résultats relatifs à la nutrition minérale des Phanérogames parasites sont très fragmentaires et souvent anciens. De nouvelles recherches seraient nécessaires, en particulier pour comprendre l'extrême pauvreté en calcium de certaines plantes parasites.

IV. — ABSORPTION, UTILISATION ET SYNTHÈSE DES SUBSTANCES ORGANIQUES

Certaines Phanérogames parasites vertes ne sont sans doute pas astreintes à demander à leurs hôtes autre chose que de l'eau ou des éléments. Ce qui n'exclut pas une circulation de produits organiques entre l'hôte et le parasite, que cet apport soit ou non une nécessité.

Plusieurs auteurs ont vu là l'origine de l'enchaînement conduisant aux formes extrêmes de la dégradation parasitaire (KOSTYTSCHEW, 1924 ; MACLEOD, 1963). Pour vérifier cette hypothèse, MOLLIARD (1932) a tenté de mettre expérimentalement en évidence l'action que pouvaient exercer les substances synthétisées par la racine de Carotte sur la morphologie et le comportement du Radis. La migration d'une substance, d'un partenaire à l'autre, est, dans une certaine mesure, fonction de son poids moléculaire. GRIMMER et ses collaborateurs (1958), étudiant diverses Cuscutes fixées sur la *Digitalis purpurea* et la *D. lanata*, ont montré que ces parasites absorbent facilement les glucosides de poids moléculaire faible. La facilité de passage diminue en fonction de l'augmentation du poids moléculaire, puis cesse complètement : le stropséside (P. M. = 550) passe, la digitoxine (P. M. = 764) ne passe plus.

Des molécules complexes semblent néanmoins susceptibles de passer de l'hôte au parasite : alcaloïdes du *Strychnos* chez le Santal (RAO, 1928, cité par SRIMATHI, 1961) ; substances pharmacodynamiques chez le Gui (PORA et coll., 1957) ; substances phénoliques du *Lantana camara* chez le Santal (SRIMATHI et coll., 1961) ; colorants (MALCOLM, 1962). Des virus peuvent migrer de l'hôte vers le parasite (SCHMUCKER, 1959).

On n'a guère étudié les échanges qui peuvent se produire dans le sens inverse, du parasite vers l'hôte. Des résultats récents pourraient amener à penser qu'ils sont restreints (HULL et LEONARD, 1964, 2).

Le fait que l'hôte puisse fournir et fournisse effectivement une substance ne signifie pas obligatoirement que le parasite ne la synthétise pas ou ne soit pas capable de la synthétiser.

Il est possible que, parallèlement à la dégradation de la fonction chlorophyllienne, la vie parasitaire conduise à une adaptation enzymatique orientée vers l'utilisation des molécules riches d'énergie potentielle fournies par l'hôte (LILIENSTERN, 1928 ; BEREZNEGOVSKAJA, 1963). Les Phanérogames parasites n'en conservent pas moins des possibilités importantes de synthèse. Même chez les espèces sans chlorophylle, on trouve de grosses molécules polymérisées ou synthétisées *in situ* (amidon, caroténoïdes). On a mis en évidence chez certains parasites des substances qui n'existent pas chez la plante-hôte : acides aminés ; substances cireuses (balanophorine des Balanophoracées, COEPPERT, 1842, cité par CHRISTMANN, 1959) ; substances glucidiques complexes (chez l'Orobanche du Lierre, PRIVAT, 1960 ; chez l'*Arceuthobium campylopodium*, MACDOWELL, 1964).

En dépit des possibilités de synthèse qu'elles conservent, les Phanérogames parasites dépourvues ou faiblement pourvues de chlorophylle dépendent cependant de leurs hôtes au moins pour la fourniture des matériaux carbonés de base.

A. — NUTRITION CARBONÉE

1^o ASSIMILATION DU GAZ CARBONIQUE

a) Teneur en pigments chlorophylliens et caroténoïdes.

Bien qu'on ne puisse se référer qu'à quelques résultats récents de dosage, il semble que le taux de chlorophylle soit, chez les Santalacées, les Loranthacées et les Scrofulariacées parasites vertes, à peu près le même que chez les plantes libres. HULL et LEONARD (1964, 2) donnent les valeurs correspondant à deux espèces de *Phoradendron*, le Gui américain et aux Conifères qu'elles parasitent (tableau I). Ces valeurs sont de même ordre.

Les mêmes auteurs ont analysé différents échantillons d'*Arceuthobium*, autre Loranthacée, aux feuilles réduites à l'état d'écaillés et aux rameaux de couleur variable, mais souvent verts. Ces rameaux contiennent de quatre à huit fois moins de chlorophylle que les aiguilles des Conifères-hôtes (tableau II). Les spectres d'absorption des extraits acétoniques des pousses d'*Arceuthobium* et du feuillage de ses hôtes sont très comparables (sauf dans la bande de l'ultra-violet proche).

On trouve encore des quantités relativement importantes de chlorophylle chez les *Cassytha* ; les pousses peuvent être d'un vert soutenu.

La chlorophylle n'a pas complètement disparu chez les Cuscutées, comme l'ont signalé plusieurs auteurs dont TRONCHET (1961). MACLEOD (1961, 2) en a trouvé des quantités appréciables chez la *Cuscuta reflexa* et la *C. campestris* (chlor. *a*/chlor. *b* = 2,5).

TABLEAU I

Teneur en chlorophylle des parties aériennes
de deux espèces de *Phoradendron* et des feuilles des *Conifères-hôtes*.
Dosages faits sur matériel lyophilisé
(d'après HULL et LEONARD, 1964, 2).

Espèces		Chlorophylle totale mg/g mat. sèche	Chlorophylle <i>a</i> / chlorophylle <i>b</i>
Hôtes	<i>Cypressus macnabiana</i>	1,24	2,4
	<i>Juniperus occidentalis</i>	0,79	2,9
	<i>Libocedrus decurrens</i>	1,60	2,1
Parasites	<i>Phoradendron bolleanum</i> var. <i>densum</i> . .	0,92	3,3
	<i>Phoradendron bolleanum</i> var. <i>pauciflorum</i> .	1,25	2,5
	<i>Phoradendron juniperinum</i> var. <i>libocedri</i> .	1,52	2,3
	<i>Phoradendron juniperinum</i> var. <i>ligatum</i> .	0,91	2,2

TABLEAU II

Teneur en chlorophylle des parties aériennes
de deux espèces d'*Arceuthobium* et des feuilles des *Conifères-hôtes*.
Dosages faits sur matériel frais
(d'après HULL et LEONARD, 1964, 2).

Hôtes			Parasites		
Espèces	Chlorophylle totale mg/g mat. sèche	Chlor. <i>a</i> / chlor. <i>b</i>	Espèces	Chlorophylle totale mg/g mat. sèche	Chlor. <i>a</i> / chlor. <i>b</i>
<i>Abies concolor</i>	1,92	2,9	<i>Arceuthobium campylopodum</i>	0,35	1,9
<i>Abies magnifica</i>	1,90	3,1	<i>Arceuthobium campylopodum</i>	0,30	3,4
<i>Pinus monophylla</i>	1,85	3,2	<i>Arceuthobium campylopodum</i>	0,44	3,3
<i>Pinus sabiniana</i>	2,20	3,4	<i>Arceuthobium campylopodum</i>	0,48	3,4
<i>Pinus ponderosa</i>	1,90	3,5	<i>Arceuthobium campylopodum</i>	0,24	2,8
<i>Pinus murrayana</i>	1,70	3	<i>Arceuthobium americanum</i>	0,41	2,1

Chez ces deux espèces, le taux de caroténoïdes totaux est comparable à celui de feuilles de plantes normales (*C. reflexa* : 151 à 253 µg/g mat. sèche ; *C. campestris* : 292 à 420 µg).

L'Orobanche du Lierre, chez laquelle on ne peut déceler la présence de chlorophylle, a une teneur en caroténoïdes de l'ordre de 1 milligramme pour 100 grammes de matière fraîche (résultat relatif aux parties basales, tiges, écailles et fleurs et exprimé en β-carotène, PRIVAT, 1960).

b) *Activité photosynthétique.*

Certaines Phanérogames parasites normalement pourvues de chlorophylle ont une capacité photosynthétique comparable à celle des plantes libres. Après FREELAND (1943), HULL et LEONARD (1964, 2) ont récemment étudié l'activité photosynthétique de plusieurs espèces de *Phoradendron*. Les parties aériennes du parasite, en place sur la branche-hôte, ont été placées pendant cinq heures, à la lumière, dans une atmosphère dont le gaz carbonique était marqué par 50 µCi de ¹⁴CO₂ (concentration en CO₂ = 0,06 pour 100).

Les plantes ont été récoltées quatorze jours après ce traitement. Les quantités de carbone radioactif fixées et leur répartition ont été appréciées par autoradiographie et par comptage. On constate que le *Phoradendron* fixe des quantités importantes de gaz carbonique (tableau III). Ces quantités sont comparables ou supérieures à celles fixées dans les mêmes conditions par les plantes-hôtes.

TABLEAU III

Distribution du ¹⁴C dans les tissus du Phoradendron exposé au ¹⁴CO₂ quatorze jours après le traitement

(d'après HULL et LEONARD, 1964, 2).

Parasites	Hôtes	Coups/minute/mg mat. sèche	
		Parties aériennes	Cordons et suçoirs
<i>Phoradendron bolleanum</i>	<i>Abies concolor</i>	290	26
<i>Phoradendron bolleanum</i>	<i>Cupressus macnabiana</i>	768	24
<i>Phoradendron flavescens</i>	<i>Juglans hindsii</i>	1.708	5
<i>Phoradendron flavescens</i>	<i>Quercus douglasii</i>	1.279	7
<i>Phoradendron flavescens</i>	<i>Quercus kelloggii</i>	687	20
<i>Phoradendron flavescens</i>	<i>Quercus wislizenii</i>	576	6
<i>Phoradendron juniperinum</i>	<i>Libocedrus decurrens</i>	547	24

En ce qui concerne la photosynthèse des Scrofulariacées vertes parasites, nous ne disposons que d'informations anciennes ou indirectes, et de surcroît contradictoires.

D'après les résultats de BONNIER (1893), la plupart de ces plantes auraient une activité photosynthétique très faible. Presque nulle chez *Euphrasia officinalis* et *Bartsia alpina*, elle représenterait en moyenne chez *Pedicularis silvatica* et *Rhinanthus crista-galli* (échantillons vert foncé) le cinquième environ de l'assimilation chlorophyllienne de Véroniques témoins (BONNIER a obtenu des résultats comparables avec une Santalacée parasite, le *Thesium*). Seuls le *Melampyrum pratense* et le *M. silvaticum* feraient exception : leur activité photosynthétique atteindrait une valeur égale aux deux tiers de celle trouvée chez les Véroniques témoins. BONNIER opérait sur des feuilles ou des tiges feuillues détachées, parfois sur des plantes entières, placées en atmosphère confinée dans des récipients en verre de très faible volume. Il dosait l'oxygène et le gaz carbonique sur des échantillons d'air prélevés dans ces enceintes (où le taux de gaz carbonique était rapidement très élevé : jusqu'à 22 pour 100 en volume).

Les données apportées par BONNIER ont très vite été critiquées par plusieurs auteurs, dont HEINRICHER (1910), qui jugeaient les Scrofulariacées parasites vertes capables d'une activité photosynthétique importante. Toutes leurs observations cependant étaient indirectes ou exclusivement qualitatives.

L'étude quantitative des échanges gazeux de ces plantes a été reprise par KOSTYTSCHEW (1924). KOSTYTSCHEW pensait que les résultats de BONNIER avaient été faussés du fait de l'emploi de techniques défectueuses. Il faut tenir compte du fait qu'il s'agit de plantes particulièrement fragiles, se fanant avec une extrême rapidité. KOSTYTSCHEW opérant sur des feuilles excisées exposées à des éclairagements variés, et utilisant, avec plus de précautions, la même méthode que BONNIER, obtint des résultats différents. Il avait choisi comme matériel d'étude *Alectorolophus major*, *Melampyrum pratense*, *Pedicularis palustris*, *Euphrasia rostkoviana* et *Odontites rubra* et deux de leurs hôtes, *Veronica longifolia* et *Linaria vulgaris*. Les quantités de gaz carbonique fixées étaient du même ordre de grandeur pour les parasites et pour les plantes-hôtes appartenant à la même famille, sauf en lumière solaire directe, ce que KOSTYTSCHEW expliquait à la fois par la structure anatomique des feuilles et par le peu de résistance à la fanaison des parasites.

Ces différences entre l'hôte et le parasite pour des éclairagements intenses semblent cependant artificielles. Si on travaille non plus sur des feuilles coupées, mais sur des plantes entières en place (HÄRTTEL, 1941 ; *Pedicularis verticillata* sur *Festuca rubra*), on s'aperçoit que, sous l'effet du déficit hydrique provoqué par la consommation d'eau considérable du parasite, l'hôte est contraint de fermer ses stomates au milieu du jour et voit, de ce fait, son activité photosynthétique diminuer. Le parasite, au contraire, largement alimenté en eau, peut augmenter au cours

de la journée sa teneur en glucides (fig. 1). Cette augmentation peut être interprétée comme une conséquence de son assimilation chlorophyllienne propre.

Quelques auteurs se sont récemment attachés à l'étude des possibilités d'utilisation du gaz carbonique subsistant chez des Phanérogames parasites plus dégradées.

On sait que cette possibilité existe encore, non négligeable, chez les *Cassytha*, bien que leurs feuilles soient réduites à des écailles, nombreuses, il est vrai (SCHMUCKER, 1959).

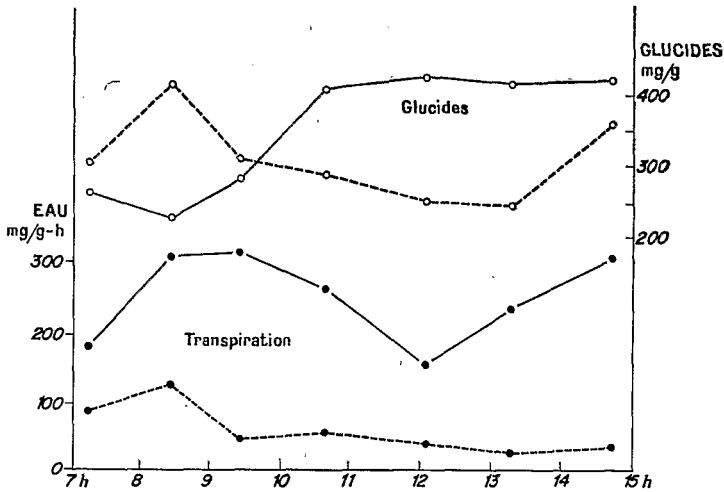


Fig. 1. — Variations de la transpiration et de la teneur en glucides au cours de la journée chez *Pedicularis verticillata* (en trait plein) et chez son hôte *Festuca rubra* (en trait discontinu) (d'après HÄRTEL, 1941). Les résultats sont exprimés par rapport à la matière végétale fraîche pour la transpiration et par rapport à la matière sèche pour les glucides.

HULL et LEONARD (1964, 2) estiment que le taux de fixation du gaz carbonique à la lumière serait voisin de 0,024 mg/g de matière sèche par heure chez l'*Arceuthobium americanum* sur *Pinus murrayana* et de 0,003 mg pour *A. campylopodum* sur *Abies concolor*, ce qui est vraiment faible.

MACLEOD (1961, 1) a mis en évidence chez les Cuscutes une assimilation du gaz carbonique à la lumière. Le tableau IV rassemble les résultats qu'il a obtenus avec des organes excisés en présence de $^{14}\text{CO}_2$ (concentration de l'atmosphère en $\text{CO}_2 = 2$ pour 100). L'intensité de la photosynthèse, appréciée par rapport à un poids donné de matière végétale fraîche, est environ dix fois plus faible chez les tiges des deux espèces de Cuscute étudiées que chez les feuilles de *Pelargonium zonale*, prises comme témoin.

Le même auteur a montré ultérieurement (MACLEOD, 1962) que,

relativement à la quantité de chlorophylle présente, l'efficacité de la photosynthèse des tiges de ces *Cuscutes* est, en dépit d'une absence complète de stomates, comparable à celle des feuilles du Tabac, de la Vesce et du Tournesol et double de celle des feuilles du *Pelargonium zonale*.

TABLEAU IV

Fixation du ^{14}C par deux espèces de *Cuscutes*
et par le *Pelargonium zonale*
(d'après MACLEOD, 1961, 1).

Traitement	Coups/minute/g mat. fraîche		
	<i>Cuscuta gronovii</i>	<i>Cuscuta campestris</i>	<i>Pelargonium zonale</i>
Lumière-15 minutes	12	19	166
Lumière-30 minutes	27	40	278
Lumière-1 heure	43	63	280
Lumière-2 heures	101	81	566
Lumière-3 heures	150	108	1.188
Lumière-4 heures	200	175	2.492
Obscurité-4 heures	12	10	80
Tissus tués-4 heures	1	2	5

c) Recours aux produits de la photosynthèse de l'hôte.

Nous venons de voir que le *Phoradendron*, Loranthacée verte et feuillue, a une teneur en chlorophylle et une activité photosynthétique comparables à celles des plantes libres qui lui servent d'hôtes (HULL et LEONARD, 1964, 2). Les mêmes auteurs ont montré que : d'une part, les produits de la photosynthèse des parties aériennes du parasite parviennent aux cordons et aux suçoirs (tableau III) ; d'autre part, les produits de la photosynthèse de l'hôte ne pénètrent pratiquement pas dans les parties aériennes du parasite (tableau V ; HULL et LEONARD, 1964, 1).

On sait que les éléments vasculaires du *Phoradendron* sont en rapport avec le xylème de l'hôte, sans qu'existe toutefois une véritable soudure vasculaire. On ne trouve de phloème différencié que dans les parties aériennes (CANNON, 1901 ; YORK, 1909).

SELEDZHANU et GALAN-FABIAN (1961), avec une méthode de travail comparable, avaient trouvé un résultat analogue chez le *Viscum album* : ce ne sont que d'insignifiantes quantités de produits carbonés qui migraient de l'hôte vers les parties aériennes du Gui. Ce résultat peut être rapproché des observations de LAUNAY (1950).

TABLEAU V

Distribution du ^{14}C après exposition du feuillage de l'hôte au $^{14}\text{CO}_2$
pendant cinq heures.

Récolte et comptage quatorze jours après le traitement

(d'après HULL et LEONARD, 1964, 1).

Parasites	Hôtes	Coups/minute/mg mat. sèche	
		Feuillage de l'hôte (traité)	Parties aériennes du parasite
<i>Phoradendron bolleanum</i> var. <i>densum</i>	<i>Cupressus macnabiana</i>	190	0,6
<i>Phoradendron bolleanum</i> var. <i>pauciflorum</i>	<i>Abies concolor</i>	455	0,8
<i>Phoradendron flavescens</i> var. <i>macrophyllum</i>	<i>Juglans hindsii</i>	574	0,2
<i>Phoradendron flavescens</i> var. <i>villosum</i>	<i>Quercus douglasii</i>	440	0,9
<i>Phoradendron flavescens</i> var. <i>villosum</i>	<i>Quercus kelloggii</i>	232	1,3
<i>Phoradendron juniperinum</i> var. <i>libocedri</i>	<i>Libocedrus decurrens</i>	91	0,8
<i>Phoradendron juniperinum</i> var. <i>ligatum</i>	<i>Juniperus occidentalis</i>	420	1,5

Certaines Loranthacées parasites vertes semblent donc bien ne dépendre de leurs hôtes que pour la fourniture d'eau et d'éléments.

Nous avons vu que des auteurs déjà anciens ont apporté des informations contradictoires sur la capacité des Scrofulariacées vertes parasites à fixer le gaz carbonique. Utilisant des traceurs radioactifs, ROGERS et NELSON (1962) ont mis en évidence chez ces plantes le passage de composés carbonés de l'hôte, *Zea mays*, vers le parasite, *Striga asiatica*.

GOVIER et HARPER (1965) ont fait la même démonstration pour l'*Odonites verna* sur le *Trifolium repens* et sur diverses Graminées. Il faut remarquer que l'*Odonites* est un parasite facultatif qui peut, dans certaines conditions, accomplir tout son cycle végétatif à l'état libre.

Chez les Phanérogames parasites normalement pourvues de chlorophylle, la présence ou l'absence d'un apport aux parties aériennes du parasite de produits carbonés élaborés par l'hôte ne paraissent donc pas pouvoir être généralisées. BONNIER (1889) en a eu la juste intuition quand il écrivait : « En somme entre les plantes parasites sans chlorophylle et les plantes indépendantes, il y a tous les intermédiaires au point de vue physiologique des échanges gazeux et c'est ce que je tenais particulièrement à faire remarquer ici, c'est que, bien souvent, l'on ne saurait prévoir par la structure ou l'apparence de la plante son degré de parasitisme. »

Il est bien évident que la dégradation progressive de la fonction chlorophyllienne entraîne chez les Phanérogames parasites, l'obligation d'un

ravitaillage partiel ou complet en produits carbonés par la plante-hôte.

REDISKE et SHEA (1961) ont exposé pendant 24 heures au $^{14}\text{CO}_2$ la pousse terminale de plantules de Pin parasitées par l'*Arceuthobium americanum*. Les autoradiographies et les comptages ont permis de déceler la migration de quantités importantes de ^{14}C de l'hôte vers les parties aériennes du parasite.

TABLEAU VI

Distribution du ^{14}C dans les tissus de l'*Arceuthobium* exposé au $^{14}\text{CO}_2$ pendant cinq heures, quatorze jours après le traitement (d'après HULL et LEONARD, 1964, 2).

Parasites	Hôtes	Couples/minute/mg mat. sèche	
		Parties aériennes	Cordons et suçoirs
<i>Arceuthobium americanum</i>	<i>Pinus murrayana</i>	672	0,3
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Pinus sabiniana</i>	—	0,2
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Abies concolor</i>	99	0,1

TABLEAU VII

Distribution du ^{14}C après exposition du feuillage de l'hôte au $^{14}\text{CO}_2$, pendant cinq heures.
Récolte et comptage quatorze jours après le traitement (d'après HULL et LEONARD, 1964, 1).

Parasites	Hôtes	Coups/minute/mg mat. sèche	
		Feuillage de l'hôte (tarité)	Parties aériennes du parasite
<i>Arceuthobium americanum</i>	<i>Pinus murrayana</i>	458	282
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Pinus sabiniana</i>	195	137
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Pinus jeffreyi</i>	391	39
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Pinus monophylla</i>	577	41
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	306	186
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Abies concolor</i>	412	140
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	<i>Abies magnifica</i>	801	125

Chez l'*Arceuthobium* également, HULL et LEONARD (1964, 1 et 2) ont mis en évidence : d'une part, que les produits carbonés élaborés par le parasite lui-même en migrent pas des parties aériennes vers les cordons et les suçoirs (tableau VI) ; d'autre part, que les produits de la photosynthèse de l'hôte parviennent en quantité notable dans les parties aériennes du parasite (tableau VII).

Les connections de l'*Arceuthobium* avec le xylème de l'hôte sont plus directes que celles du *Phoradendron*. On n'a jamais observé chez cette Loranthacée de phloème différencié. A partir du moment où le carbone marqué fixé par l'hôte est arrivé au point d'insertion du parasite, il faut vingt-quatre heures pour qu'il atteigne ses parties aériennes. Le transport est beaucoup plus rapide dans la branche-hôte. On peut penser à l'intervention de mécanismes de transport différents, en relation avec l'absence de tubes criblés (HULL et LEONARD, 1964, 1).

2° MÉTABOLISME DES PRODUITS CARBONÉS

a) Nature et taux des glucides.

Le saccharose, le glucose et le fructose se trouvent aussi bien chez les Phanérogames parasites que chez leurs hôtes. Les taux peuvent être plus faibles chez le parasite que chez l'hôte, ainsi dans le cas de l'Orobanche du Lierre (tableau VIII ; PRIVAT, 1960).

TABLEAU VIII

Teneur en glucides solubles des tiges de l'*Orobanche hederæ*
et de l'*Hedera helix*,
exprimées en glucose pour les réducteurs et en saccharose pour les non-réducteurs
(d'après PRIVAT, 1960).

		g pour 100 de mat. sèche	
		Réducteurs	Non réducteurs
Tiges	<i>Orobanche hederæ</i>	0,356	0,171
	<i>Hedera helix</i>	0,765	0,508

Le raffinose et le stachyose ont été décelés chez certains hôtes de l'*Arceuthobium*. On retrouve ces deux sucres dans les cordons et dans les suçoirs, mais jamais dans les parties aériennes du parasite (MACDOWELL, 1964 ; HULL et LEONARD, 1964, 1).

La présence de l'amidon paraît très générale. On en rencontre en abondance chez les *Phoradendron* (HULL et LÉONARD, 1964, 2), chez les *Cassytha* et les *Cuscuta* comme chez des parasites dépourvus de chlorophylle tels que les *Lathraea* ou l'*Orobanche hederæ* (CUTTER, 1955). DUFRENOY (1936) et KUIJT (1955) ont signalé depuis longtemps sa présence chez l'*Arceuthobium*.

Dans certains cas, l'amidon disparaît dans les tissus parasités de l'hôte, au voisinage immédiat des cellules en division des suçoirs. MIRANDE (1900), FRAYSSE (1906), CHEMIN (1920) interprétaient cette disparition comme une hydrolyse par des diastases provenant de ces cellules. PRIVAT (1960) l'attribue d'une part au métabolisme propre des cellules du Lierre soumises à une stimulation, d'autre part à l'influence éventuelle de substances de croissance diffusées par l'*Orobanche*, suivant l'observation faite par TRONCHET (1958) sur les plantules de *Cuscuta*.

b) *Utilisation des produits de la photosynthèse de l'hôte.*

D'après HULL et LEONARD (1964), les matériaux carbonés en provenance de l'hôte seraient essentiellement fournis à l'*Arceuthobium* sous forme de saccharose et éventuellement de raffinose ou de stachyose

c) *Particularités du métabolisme carboné de certaines Phanérogames parasites.*

HULL et LEONARD (1964, 2) ont observé que les produits marqués présents dans les pousses d'*Arceuthobium* diffèrent suivant que le $^{14}\text{CO}_2$ a été fourni directement au parasite ou par l'intermédiaire de l'hôte. Les auteurs en concluent que le carbone fixé par le parasite lui-même peut entrer dans des chaînes métaboliques particulières.

Même à la lumière, une partie importante du ^{14}C fixé par l'*Arceuthobium* se retrouve sous forme d'acide malique (tableau IX). La diminution en fonction du temps de la quantité d'acide malique marqué s'accompagne d'une augmentation de la quantité d'un composé marqué X, composé phosphorylé non identifié, qui n'apparaît jamais quand le ^{14}C vient de l'hôte.

On estime la quantité totale de carbone fixée à l'obscurité au cinquième environ de celle fixée à la lumière. On peut penser que l'*Arceuthobium* fait partie des espèces qui ont à un haut degré le pouvoir de fixer le gaz carbonique par β -carboxylation. Le fait que l'incorporation du carbone dans l'acide malique se produise même à la lumière pourrait s'interpréter de la manière suivante : la faible teneur en chlorophylle de l'*Arceuthobium* minimiserait la compétition qui existerait pour le gaz carbonique entre les chloroplastes et les sites cellulaires où l'acide malique est synthétisé par β -carboxylation de l'acide pyruvique (THOMAS, 1960, p. 281).

TABLEAU IX

Distribution du ^{14}C dans la fraction hydrosoluble des composés marqués extraits de l'*Arceuthobium* après 5-6 heures d'exposition à $^{14}\text{CO}_2$

(D'après HULL et LÉONARD, 1964, 2).

	Composés marqués	Pour 100 du ^{14}C total				
		Lumière			Obscurité	
		Temps écoulé après le traitement			Temps écoulé après le traitement	
		0 heure	40 heures	14 jours	0 heure	25 heures
<i>Arceuthobium campylopodum</i> sur <i>Abies concolor</i>	Saccharose	39	52	4	0	9
	Glucose	4	10	14	0	0
	Fructose	0,4	3	6	0	0
	Acide malique	34	18	6	80	66
	Composé X	11	15	58	7	34
	Autres	12	3	13	13	0
<i>Arceuthobium americanum</i> sur <i>Pinus murrayana</i>	Saccharose	54		2		
	Glucose	7		8		
	Fructose	3		3		
	Acide malique	31		0,4		
	Composé X	5		70		
	Autres	1		15		

3° CONTRIBUTION ÉVENTUELLE DU PARASITE A L'ALIMENTATION DE L'HÔTE

On a longtemps cru que certaines Phanérogames parasites vertes, en particulier les Loranthacées qui gardent leurs feuilles en hiver, pourraient à certaines époques de l'année contribuer par leur activité photosynthétique à l'alimentation carbonée de leurs hôtes.

Il est peu probable qu'il puisse en être ainsi. HULL et LEONARD (1964, 2) ont montré qu'il n'y avait jamais migration vers l'hôte des produits de la photosynthèse du *Phoradendron*.

B. — NUTRITION AZOTÉE

1° NATURE DES COMPOSÉS AZOTÉS

PRIVAT (1960) a montré qu'on trouve chez l'*Orobanche hederæ* exactement les mêmes composés azotés que chez le Lierre et des taux d'azote total comparables ; le métabolisme azoté des différents organes paraît être le même que chez une plante verte libre.

GREENHAM et LEONARD (1965) ont réalisé une étude chromatographique des acides aminés libres et liés de plusieurs Loranthacées parasites et de leurs hôtes (feuilles, tiges ou branches, cordons et suçoirs) : *Phoradendron flavescens*, var. *macrophyllum*, sur *Juglans hindsii* ; *Arceuthobium campylopodum* sur *Abies concolor*, *A. magnifica* et *Pinus sabiniana* ; *Amyema pendula* sur *Eucalyptus macrorhyncha*.

A l'exception des feuilles d'*Amyema*, les parasites ont une teneur plus élevée que celle de leurs hôtes en acides aminés libres et liés. Qualitativement, les différences sont très faibles entre les deux catégories de plantes. On peut cependant mettre en évidence chez les parasites des acides aminés qui n'existent pas chez leurs hôtes : a) les parasites étudiés contiennent toujours de l'asparagine alors que le *Juglans hindsii*, l'*Abies concolor* et le *Pinus sabiniana* n'en contiennent pas ; b) sur l'*Abies concolor*, dépourvu de ce corps, l'*Arceuthobium* contient de l'acide γ -aminobutyrique ; c) on ne peut jamais déceler d'hydroxyproline libre chez les hôtes, alors qu'on en trouve toujours chez les parasites (surtout chez l'*Amyema*) quelle que soit la technique choisie pour tuer les tissus.

D'après VESTER et MAI (1960), les feuilles et les jeunes tiges de *Viscum album* contiendraient la plupart des acides aminés identifiés par GREENHAM et LEONARD chez les Guis américains et australiens, mais pas d'hydroxyproline libre (ce qui n'exclut pas qu'il puisse y en avoir dans les cordons, les suçoirs ou les tiges adultes).

On a signalé la présence d'hydroxyproline libre chez le Santal (RADHAKRISHNAN et coll., 1961).

MACDOWELL (1964) a étudié l'*Arceuthobium campylopodum* sur le *Pinus ponderosa*. L'*Arceuthobium* contient de la cystéine, absente chez l'hôte ; au contraire, le *Pinus ponderosa* contient de la glycine, absente chez le parasite.

La présence, dans les tissus de ces Loranthacées, d'acides aminés absents dans ceux des plantes-hôtes laisse supposer l'existence des possibilités de synthèse correspondantes.

SRIMATHI et ses collaborateurs (1961) citent un cas où la présence de certains amino-acides chez le parasite serait strictement fonction de leur existence chez l'hôte : les feuilles du Santal privé d'hôte ne contiennent pas d'acides aminés basiques ; quand le Santal est fixé sur des hôtes différents, la teneur de ses feuilles en acides aminés basiques est fonction de la richesse en ces substances des tissus de l'hôte (et particulièrement élevée quand le Santal est associé à des Légumineuses).

2° POSSIBILITÉS DE SYNTHÈSE

MACLEOD (1963) a tenté de déterminer les possibilités de synthèse conservées par deux espèces de Cuscute (*C. reflexa* et *C. campestris*). En testant l'activité enzymatique d'extraits tissulaires de ces plantes, il a été établi que : 1° La Cuscute est capable de synthétiser l'acide

glutamique à partir d'acide α -cétoglutarique et d'azote minéral, en présence du DPNH. 2° Elle est capable d'effectuer des transaminations, en particulier le passage de l'acide glutamique à l'acide aspartique, en présence d'un acide α -cétonique.

L'activité de la transaminase de la Cuscute n'est pas affectée quand celle-ci est fixée sur un hôte (*Vitis vinifera* ou *Pelargonium zonale*), dépourvu de cette enzyme (fig. 2). On peut en conclure que la Cuscute peut la synthétiser.

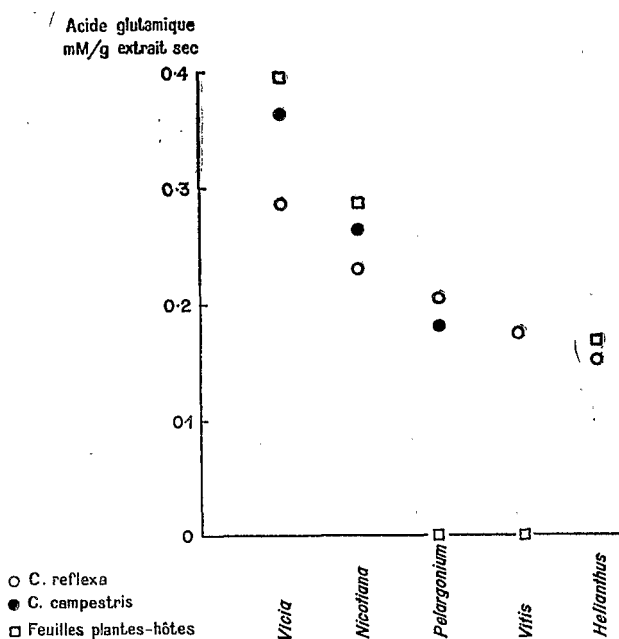


Fig. 2. — Activité de l'asparto-transaminase chez deux espèces de Cuscute et chez leurs hôtes (d'après MACLEOD, 1963). On a dosé l'acide glutamique formé après 10 minutes à 37° C en présence d'un extrait du tissu végétal étudié.

Ces deux espèces de Cuscute ont donc une relative indépendance. Il est certain qu'elles n'ont pas besoin de prendre chez leur hôte tous les acides aminés dont elles ont besoin. Il est concevable qu'elles soient capables de les synthétiser tous à partir d'azote minéral et d'acides α -cétoniques.

C. — CONCLUSIONS

1° Une migration de substances organiques de l'hôte vers le parasite peut exister sans que cet apport soit une nécessité.

2° Certaines Phanérogames parasites normalement pourvues de chlorophylle peuvent avoir une activité photosynthétique comparable à celle

des plantes vertes libres et ne recevoir de leurs hôtes aucun matériel carboné (*Phoradendron*). D'autres parasites verts reçoivent des produits carbonés élaborés par leurs hôtes (Scrofulariacées).

3° Des plantes supérieures parasites, qui ne contiennent plus que de petites quantités de chlorophylle et sont largement alimentées en produits carbonés par leurs hôtes, peuvent cependant encore fixer du gaz carbonique atmosphérique (*Arceuthobium*, *Cuscuta*). Il est possible que cette assimilation puisse se faire en partie suivant des chaînes de réactions inhabituelles.

4° Il est peu probable que certaines Phanérogames parasites vertes contribuent à l'alimentation carbonée de leurs hôtes.

5° Des possibilités étendues de synthèse subsistent même chez des plantes parasites assez profondément dégradées. Certaines pourraient être potentiellement indépendantes pour la synthèse des substances organiques azotées.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En 1959, SCHMUCKER, concluant une mise au point de nos connaissances sur les plantes supérieures parasites, déplorait que nous n'ayons que très peu de données sur leur nutrition et leur métabolisme. Pendant de longues années, en effet, leur étude physiologique avait été presque abandonnée.

Depuis cinq ou six ans, plusieurs chercheurs ont à nouveau abordé ces problèmes. En dehors de leur intérêt propre, on peut attendre de ces travaux des informations de portée générale sur les voies, les formes et les mécanismes de transport dans les tissus végétaux ainsi que sur les voies de synthèse et de dégradation. Les déficiences physiologiques qui ont provoqué le parasitisme et celles qui en résultent ne sont pas les mêmes et ne s'enchaînent pas de la même manière chez toutes les espèces. Indépendamment des raisons pratiques qui peuvent conduire à les étudier, ces plantes constituent donc un matériel de recherche riche et original.

BIBLIOGRAPHIE

- ARENS (G.). — *Loranthus sphaerocarpus* auf *Dracena* sp. Ein Fall der Parasitismus einer Loranthaceæ auf einer Monocotyle. *Zbl. Bakter.*, II, 32, 564-578, 1912.
- ANSLAUX (J. R.). — Sur l'alimentation minérale des Phanérogames parasites. *Ac. roy. Bel., Bull. Cl. Sci.*, 44, n° 9, 787-792, 1958.
- BEREZNEGOVSKAJA (L. N.). — Sur l'évolution du parasitisme chez les Phanérogames, (en russe). *Zh. obschch. Biol. S. S. S. R.*, 24, n° 3, 194-201, 1963.
- BERGDOLT (E.). — Ueber die Saugkrafte einiger Parasiten. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 45, 293-301, 1927.

- BIDDULPH (O.), BIDDULPH (S.), CORY (R.) et KOONTZ (H.). — Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plant. *Plant Physiol.*, **33**, 293-300, 1958.
- BIDDULPH (O.), CORY (R.) et BIDDULPH (S.). — Translocation of calcium in the bean plant. *Plant. Physiol.*, **34**, 513-519, 1959.
- BOLLARD (E. G.). — Transport in the xylem. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 141-166, 1960.
- BONNIER (G.). — Note sur quelques plantes à chlorophylle qui ne dégagent pas d'oxygène à la lumière. *Bull. Soc. Biol.*, 651-652, 1889.
- BONNIER (G.). — Recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites. *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **25**, 77-92, 1893.
- BORESCH (K.). — Gehalt der Pflanzen an Mineralstoffen. *Tabulae Biologicae* (Den Haag), **10**, 315-353 et **11**, 136-191, 1935.
- BOULLARD (B.) et MOREAU (R.). — *Sol, microflore et végétation. Équilibres biochimiques et concurrence biologique*. Paris, Masson, 172 p., 1962.
- CAMUS (G.). — Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, **11**, 1-199, 1949.
- CANNON (W. A.). — The anatomy of *Phoradendron villosum* Nutt. *Torrey Botan. Club Bull.*, **28**, 374-390, 1901.
- CHEMIN (E.). — Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Lathraea*. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 10^e sér., **2**, 125-272, 1920.
- CHRISTMANN (C.). — *Le parasitisme chez les plantes*. Éd. Armand Colin, Paris, 212 p., 1959.
- COHEN (L. I.). — The anatomy of the endophytic system of the dwarf mistletoe, *Arceuthobium campylopodum*. *Amer. J. Botany*, **41**, 840-847, 1954.
- COUNELER (C.). — Aschenanalysen verschiedener Pflanzen und Pflanzenteile. *Bot. Centrabl.*, 27 et 129, 1889.
- CUTTER (E. G.). — Anatomical studies on the shoot apices of some parasitic and saprophytic Angiosperms. *Phytomorph.*, **5**, 231-247, 1955.
- DUFRENOY (J.). — The parasitism of *Arceuthobium* (Razoumowskya) *campylopodum* on *Pinus jeffreyi*. *Phytopathology*, **26**, 57-61, 1936.
- ENGLER (A.) et KRAUSE (K.). — Ueber die Lebensweise von *Viscum minimum*. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **26 a**, 524-530, 1908.
- FINERAN (B. A.). — Studies on the root parasitism of *Exocarpos bidwillii* Hook. F. I. Ecology and root structure of the parasite. *Phytomorph.*, **12**, n^o 4, 339-355, 1963.
- FRAYSSE (A.). — *Contribution à la biologie des plantes Phanérogames parasites*. Montpellier, Soc. anom. Imp. gén. Midi, 180 p., 1906.
- FREELAND (R. O.). — The American mistletoe with respect to chlorophyll and photosynthesis. *Plant Physiol.*, **18**, 299-302, 1943.
- FRITSCHÉ (E.), BOUILLENNE-WALRAND (Mme), et BOUILLENNE (R.). — Quelques observations sur la biologie de *Cuscuta europæa* L. *Ac. roy. Bel.*, **44**, 163-187, 1958.
- GOVIER (R. N.) et HARPER (J. L.). — Angiospermous hemiparasites. *Nature*, **205**, 722-723, 1965.
- GRANDEAU (H.) et BOUTON (A.). — Étude chimique du Gui (*Viscum album* L.). *C. R. Ac. Sci.*, **84**, 129-131 et 500-503, 1877.
- GREENHAM (C. G.) et LEONARD (O. A.). — The amino acid of some mistletoes and their hosts. *Amer. J. Botany*, **52**, 41-47, 1965.
- GRIMMER (G.), MACHLEIDT (H.), SCHWANITZ (F.) et TSCHESCHE (R.). — Selektive Aufnahme von Digitalis glykosiden durch Cuscutaarten. *Naturforsch. B. Dtsch.*, **13**, n^o 10, 672-7, 1958.
- HÄRTEL (O.). — Ueber den Wasserhaushalt von *Viscum album* L. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **55**, 310-321, 1937.
- HÄRTEL (O.). — Ueber die Oekologie einiger Halbparasiten und ihrer Wirtspflanzen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **59**, 136-148, 1941.
- HÄRTEL (O.). — Der Wasserhaushalt der Parasiten, in *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, **3**, 951-960, 1956.

- HÄRTEL (O.). — Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten, in *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, 11, 33-45, 1959.
- HECKARD (L. R.). — Root parasitism in *Castilleja*. *Bot. Gaz.*, 124, n° 1, 21-29, 1962.
- HEINRICH (E.). — Die grünen Halbschmarotzer. VI. Zur Frage nach der assimilatorischen Leistungs-Fähigkeit der grünen, parasitischen Rhinanthaceen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 47, 543-587, 1910.
- HULL (R. J.) et LEONARD (O. A.). — Physiological aspects of mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). I. The carbohydrate nutrition of mistletoes. *Plant Physiol.*, 39, 996-1007, 1964.
- HULL (R. J.) et LEONARD (O. A.). — Physiological aspects of mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). II. The photosynthetic capacity of mistletoes. *Plant Physiol.*, 39, 1008-1017, 1964.
- IZARD (C.). — Sur la germination de l'Orobanche parasite du Tabac. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, 3, n° 3, 92-93, 1957.
- IZARD (C.) et HITIER (H.). — Obtention de la germination *in vitro* des graines d'Orobanche du tabac. *Ann. Inst. expér. Tabac*, Bergerac, 1, n° 4, 47-56, 1953.
- IZARD (C.) et HITIER (H.). — Nouvelles recherches sur la germination des graines de l'Orobanche parasite du Tabac. *Ann. Inst. expér. Tabac*, Bergerac, 2, n° 1, 9-13, 1954.
- HIZARD (C.) et HITIER (H.). — Action du 1,3-dichloropropane 1,2-dichloropropène, de la risidite et de la gibbèrelline sur la germination des graines de l'Orobanche parasite du Tabac. *C. R. Ac. Sci.*, 246, 2659-2661, 1958.
- HADRY (Abel R.) et TEWFIC (H.). — Seed germination in *Orobanche crenata*. *Forssk. Bot. Tidskr.*, 50, n° 2, 270-286, 1956.
- HADRY (Abel R.) et TEWFIC (H.). — A contribution to the morphology and anatomy of seed germination in *Orobanche crenata*. *Bot. Notis.*, 109, fasc. 4, 385-399, 1956.
- KOSTYTSCHEW (S.). — Ueber die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, 40, 273-279, 1922.
- KOSTYTSCHEW (S.). — Untersuchungen ueber die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. *Beib. bot., Zbl. Abt.* 1, 40, 351-373, 1924.
- KRENNER (J. A.). — The natural history of the Sunflower Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). I. The morphological anatomy of the Sunflower Broomrape seed. Its germination and the infection mechanism of its germs. *Acta bot. Ac. Sc. Hungariae*, 4, fasc. 1-2, 113-144, 1958.
- KUJI (J.). — Dwarf mistletoes. *Botany Rev.*, 21, 569-626, 1955.
- LAUNAY (J.). — Le passage des colorants entre le gui et son hôte. *C. R. Ac. Sci.*, 230, 767-769, 1950.
- LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées). *Ann. Sc. Nat.*, 7^e sér., Bot., 6, 90-117, 1887.
- LILJENSTERN (M.). — Physiologische Untersuchungen über *Cuscuta monogyna*. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, 46, 18-26, 1928.
- MACDOWELL (L. L.). — Physiological relationships between dwarf mistletoe and Ponderosa pine. *Dissert. Abstr.*, 25, 53, 1964.
- MACLEOD (D. G.). — Photosynthesis in *Cuscuta*. *Experientia*, 17, 542, 1961.
- MACLEOD (D. G.). — Some anatomical and physiological observations on two species of *Cuscuta*. *Trans. Bot. Soc. Edimb.*, 39, 302, 1961.
- MACLEOD (D. G.). — Studies on the host-parasite relationships of *Cuscuta campestris* Yunker and *C. reflexa* Roxb. Ph. d. Thesis, Univ. Glasgow, 1962.
- MACLEOD (D. G.). — The parasitism of *Cuscuta*. *New Phytologist*, 62, n° 3, 257-263, 1963.
- MALCOLM (W. M.). — The root-parasitism of *Castilleja coccinea*. *Dissert. Abstr. U. S. A.*, 24, n° 2, 482-483, 1962.
- MANGENOT (G.). — *Systématique des Angiospermes*. Première partie : *Dicotylédones*. Cours de Sorbonne, C. D. U., 216 p., 1946.
- MANGENOT (G.). — Recherches sur l'organisation d'une Balanophoracée : *Thomningia coccinea* Vahl. *Rev. gén. Bot.*, 54, 201-244 et 271-294, 1947.

- MIRANDE (M.). — Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées. *Bull. sc. Fr. Bel.*, **34**, 1-280, 1900.
- MOLLIARD (M.). — Comparaison des galles et des fruits au point de vue physiologique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **59**, 201-211, 1912.
- MOLLIARD (M.). — Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gén. bot.*, **25**, 225-252, 285-307 et 341-370, 1913.
- MOLLIARD (M.). — Expériences permettant d'expliquer l'atténuation de la chlorophylle présentée par les plantes vertes parasites. *C. R. Ac. Sci.*, **195**, 1190-1192, 1932.
- NICOLOFF (T.). — Contribution à la physiologie de la nutrition des parasites végétaux supérieures. *Rev. gén. bot.*, **35**, 545-592 et 593-601, 1923.
- PIEHL (M. A.). — Mode of attachment, haustorium structure and hosts of *Pedicularis canadensis*. *Amer. J. Bot.*, **50**, n° 10, 978-985, 1963.
- PORA (A.P.), POP (E.), ROSKA (D.) et RADU (A.). — Der Einfluss der Wirtspflanze auf den Gehalt an hypotensiven und herzwirksamen Prinzipien der Mistel (*Viscum album* L.). *Pharmazie*, **12**, 528-538, 1957.
- PRIVAT (G.). — Recherches sur les Phanérogames parasites (Étude d'*Orobancha bederæ* Duby). *Ann. Sc. Nat. Bot. Biol. vég.*, 12^e sér., **1**, n° 4, 721-781, 1960.
- RAO (L. N.). — Parasitism in the *Santalaceæ*. *Ann. Bot. (Lond.) N. S.*, **6**, 131-150, 1942.
- RADHAKRISHNAN (A. N.) et GIRI (K. V.). — The isolation of *allo* hydroxy-L Proline from Sandal (*Santalum album* L.). *Biochem. J.*, **58**, 57-61, 1954.
- RADHAKRISHNAN (A. N.), GOPALKRISHNAN (K. S.) et GIRI (K. V.). — Distribution and seasonal variation of *allo* hydroxy-L-Proline in *Santalum album* L. *Biochem. J.*, **80**, 378-384, 1961.
- REDISKE (J. H.) et SHEA (K. R.). — The production and translocation of photosynthate in dwarf mistletoe and lodgepole pine. *Amer. J. Botany*, **48**, 447-452, 1961.
- ROGERS (W. E.) et NELSON (R. R.). — Penetration and nutrition of *Striga asiatica*. *Phytopathology*, **52**, 1064-1070, 1962.
- SCHEIDECKER (D.). — La greffe, ses conditions anatomiques, ses conséquences physiologiques et ses résultats génétiques éventuels. *Ann. Biol.*, 3^e sér., **37**, nos 3-4, 107-172, 1961.
- SCHEIDECKER (D.). — La nutrition minérale des Phanérogames parasites et des greffes. Intérêt de ces plantes comme matériel d'étude. *Ann. Biol.* 4^e sér., **2**, nos 7-8, 307-336, 1963.
- SCHMUCKER (T.). — Höhere Parasiten, in *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, **11**, 480-529, 1959.
- SELEDZHANU (N.) et GALAN-FABIAN (D.). — Nutrition of common mistletoe. *Fiziol. Rast.*, **8**, 547-554, 1961 (Trad. angl. dans *Plant Physiol.* U. S. S. R. A. I. B. S., **8**, 436-442, 1962).
- SENN (G.). — Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **24**, 179-183, 1913.
- SINGH (M.), TEWARI (K. K.) et KRISHNAN (P. S.). — Metabolism of Angiosperm parasites : Part. I. Phosphate partition in *Cuscuta reflexa* Roxb. and infested plants. *Indian J. exp. Biol.*, **1**, n° 4, 207-209, 1963.
- SRIMATHI (R. A.), BABU (D. R. C.) et SREENIVASAYA (M.). — Influence of host plants on the amino-acid make-up of *Santalum album* L. *Curp. Sc. India*, **30**, 417, 1961.
- SRIMATHI (R. A.) et SREENIVASAYA (M.). — Occurrence of auxins in the haustoria of *Santalum album* L. *J. sc. industr. Res.*, **21** C, 131-132, 1962.
- SRISTAVA (L. M.) et ESAU (K.). — Relation of dwarf mistletoe (*Arceuthobium*) to the xylem tissue of conifers. I. Anatomy of parasite sinkers and their connection with host xylem. *Amer. J. Botany*, **48**, 159-167, 1961.
- THATCHER (F. S.). — Further studies of osmotic and permeability relations in parasitism. *Can. J. Res., Sect. C. Bot.*, **20**, 283-311, 1942.

- THODAY (D.) et JOHNSON (E. T.). — On *Arceuthobium pusillum* Peck. I. The endophytic system. *Ann. Botany*, **44**, 393-413, 1930.
- THOMAS (M.). — *Plant physiology*. 4^e éd. Ed. J. et A. Churchill, Londres, 692 p.
- THOMSON (J.). — Studies in irregular nutrition. N^o 1. The parasitism of *Cuscuta reflexa* Roxb. *Trans. roy. Soc. Edinb.*, **54**, 343, 1925.
- TIXIER (P.). — Fleurs exotiques. Deux plantes parasites du Sud indochinois : *Sapria himalayana* Griff. et *Balanophora pierreii* Gagnep. *Sc. et Nat.*, n^o 65, 37-43, 1964.
- TRONCHET (J.). — Réponse des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd. à l'action de l'acide 2-4-dichloro-phénoxy-acétique à 0,2 pour 100. *Ann. Sc. Univ. Besançon, Bot.*, 2^e sér., **10**, 35, 1958.
- TRONCHET (J.). — Contributions à l'étude de la croissance et des mouvements de la plantule de *Cuscuta gronovii* Willd. *Ann. Sc. Univ. Besançon, Bot.*, 2^e sér. **16**, 1-206, 1961.
- VESTER (F.) et MAI (W.). — Zur Kenntnis der Inhaltstoffe von *Viscum album* L. freie Aminosäuren. *Hoppe-Seyler's Zeit. Physiol. Chemic*, **322**, 273-277, 1960.
- YORK (H.). — The anatomy and some of the biological aspects of the American mistletoe, *Phoradendron flavescens* (Pursh.). *Nutt. Texas Univ. Bhill., Sci.* **20**, 13^e sér., 31 p., 1909.
-