

Biodiversité des Phanérogames parasites : leur place dans la classification systématique

Aline RAYNAL-ROQUES

Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
alinerayna@aol.com

Josiane PARÉ

Laboratoire de Biologie animale, Université de Picardie,
33 rue Saint-Leu, 80000 Amiens, France.
josiane.pare@sc.u-picardie.fr

RÉSUMÉ

Les Phanérogames parasites représentent moins de 2% des Angiospermes ; leur organisation est caractérisée par des contacts de cellules à cellules, entre l'hôte et le parasite ; elles n'ont jamais de mycorhizes ; c'est une association de deux partenaires (« parasitisme direct »). Toutes les Phanérogames parasites (sauf *Cassytha*) sont placées dans les deux sous-classes supérieures de la classification des Dicotylédones de CRONQUIST. La plupart d'entre elles présentent des spécialisations parasitaires peu avancées : 64% des parasites sont épiphytes ; 88% sont hémiparasites ; 1% seulement sont endoparasites. Un autre type de parasitisme s'observe chez quelques Angiospermes sans chlorophylle mycotrophes ; c'est une association de trois partenaires : l'hôte, un champignon endotrophe et le parasite (« mycoparasitisme »). On ne connaît que peu d'exemples, parmi les Monocotylédones, les Dicotylédones et les Gymnospermes. Ces deux types de parasitisme se sont développés indépendamment. Le mycoparasitisme apparaît comme un phénomène ancien, issu des associations endomycorhiziales ancestrales. Le parasitisme direct apparaît au contraire comme un phénomène moderne, qui se développe dans des groupes taxonomiques récents ; il est probable que les espèces parasites deviendront plus nombreuses et plus spécialisées dans l'avenir.

MOTS CLÉS

plantes parasites,
plantes mycotrophes,
classification des Angiospermes,
origine du parasitisme.

ABSTRACT

The parasitic flowering plants represent less than 2% of the angiosperm species. Their organization is characterized by direct cellular contact between the host and the parasite; also, they never form mycorrhizae, and only two partners are associated ("direct parasitism"). All parasitic flowering plants (except *Cassytha*) belong to the two highest subclasses in CRONQUIST's classification of dicotyledons. Most exhibit relatively unspecialised parasitism; 64% are root parasites, 88% hemiparasites and only 1% endoparasites. Another type of parasitism occurs among mycotrophic achlorophyllous angiosperm; an association involving three partners: the host, an endotrophic fungus and the parasite ("mycoparasitism"), only a few examples of which are known among the monocotyledons, dicotyledons and gymnosperms. These two types of parasitism evolved independently: mycoparasitism appears to be an ancient phenomenon, derived from ancestral endomycorrhizal associations, whereas direct parasitism seems to be a younger phenomenon that evolved in recent taxonomic groups. In the future it is likely that parasitic angiosperm species will increase in number and specialisation.

KEY WORDS

parasitic plants,
mycotrophic plants,
Angiosperm classification,
origin of parasitism.

Les Phanérogames parasites sont suffisamment diversifiées quant à leur organisation, leur biologie et l'impact économique qu'elles peuvent avoir, pour avoir suscité d'importants travaux de recherche. En-deçà de cet intérêt scientifique, les plantes parasites ont marqué de longue date la pensée, les traditions et les mythes de l'homme qui a désigné ainsi toutes sortes de végétaux, lianes, épiphytes, simples mauvaises herbes des cultures ou vraies parasites. Mais la définition d'une « vraie » plante parasite n'est pas évidente.

Les Phanérogames parasites se nourrissent directement aux dépens d'autres Phanérogames vivantes, mais les auteurs (KUIJT 1969 ; VISSER 1981 ; WEBER 1993 ; SALLÉ et al. 1998) s'accordent sur le fait que cette relation trophique qui les unit à leur hôte ne suffit pas à les caractériser : elles sont définies à la fois par une organisation hautement adaptée à leur mode de nutrition et par le fonctionnement qui lui est corrélé.

Cependant certaines plantes, vivant aux dépens d'autres êtres vivants (essentiellement non-Phanérogames), pratiquent une nutrition de type parasitaire ; mais elles échappent à la définition classique en raison de la complexité et de la variabilité des relations hôte-parasite qu'elles entre-

tiennent. Elles constituent un groupe taxonomiquement diversifié dont les espèces susceptibles d'exploiter d'autres Phanérogames ne sont pas bien recensées.

LE PARASITISME AU SENS STRICT : ASSOCIATION DE DEUX PARTENAIRES

Caractéristiques des parasites

Les plantes parasites sont munies d'un haustorium, « pont physiologique spécialisé et naturel, composé au moins en partie de tissus vivants, par lequel les nutriments et l'eau transitent d'un organisme à l'autre » (KUIJT 1969). Les cellules des deux partenaires s'y organisent les unes par rapport aux autres pour constituer une continuité anatomique et physiologique.

Le fonctionnement de la relation parasitaire résulte de multiples interactions entre les deux partenaires, qui se traduisent par exemple par la germination du parasite en réponse à un stimulus émis par l'hôte, par le développement chez l'hôte d'une structure hypervascularisée provoquée par

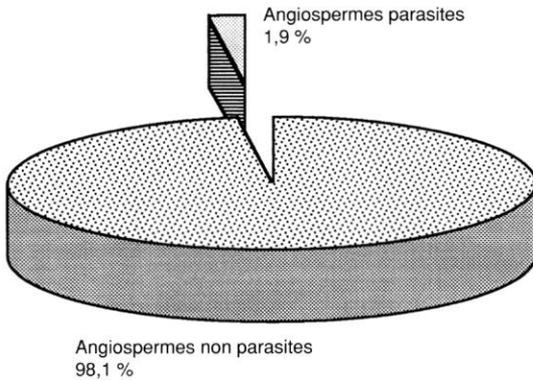


Fig. 1. — Évaluation numérique des espèces parasites.

le parasite, par la différenciation vasculaire orientée, chez chaque partenaire, en direction de l'autre pour aboutir à un contact direct.

On n'observe jamais d'associations mycorhi-

ziennes chez les Phanérogames parasites ; les représentants des familles dans lesquelles se trouvent des parasites et des non-parasites sont tous démunis de mycorhizes. Par contre les hôtes parasités sont mycorhizés ou non, selon les cas.

Place des parasites dans la classification systématique

Les plantes parasites, malgré leur grande diversité, sont en nombre limité ; on en compte environ 4700 espèces, soit à peine 2% de l'ensemble des Phanérogames (Fig. 1) ; les évaluations numériques utilisées ici sont généralement basées sur MABBERLEY (1997). Comment se répartissent ces espèces dans la classification systématique ? Bien que formant un groupe hétérogène quant à leur biologie, leur organisation et leurs affinités systématiques, toutes les plantes parasites au sens strict sont des Dicotylédones, groupe dont elles représentent environ 2,5%. Aucune espèce de

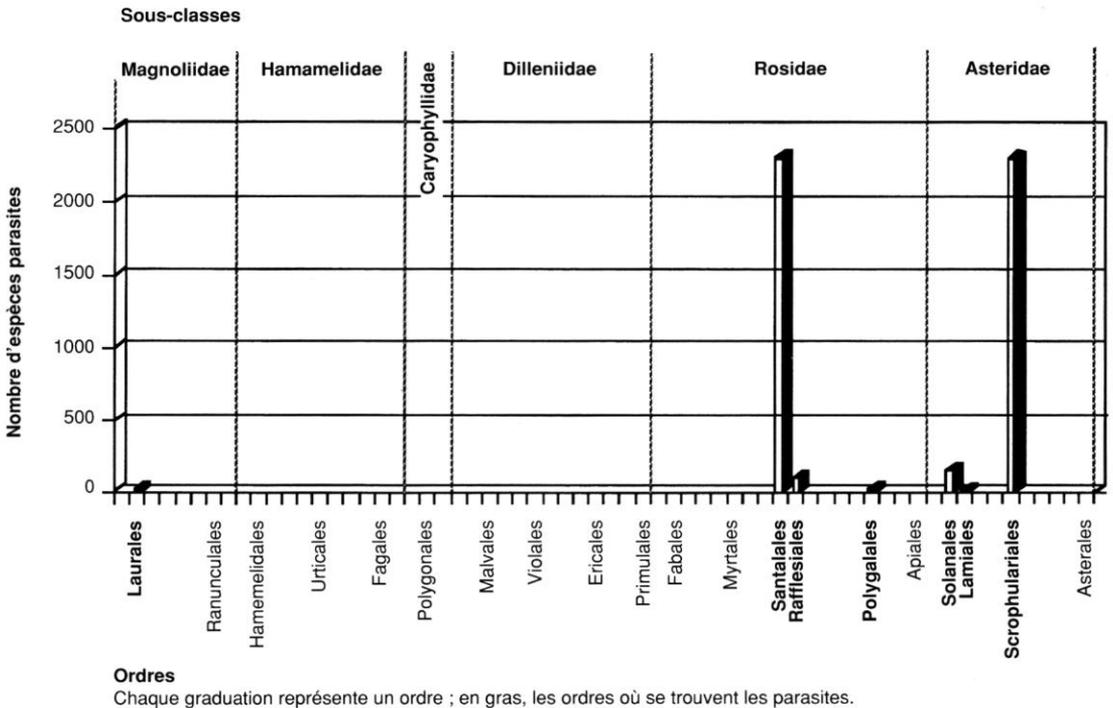


Fig. 2. — Répartition des Dicotylédones parasites dans la classification de CRONQUIST (1981). Les ordres sont énumérés dans la séquence de la classification.

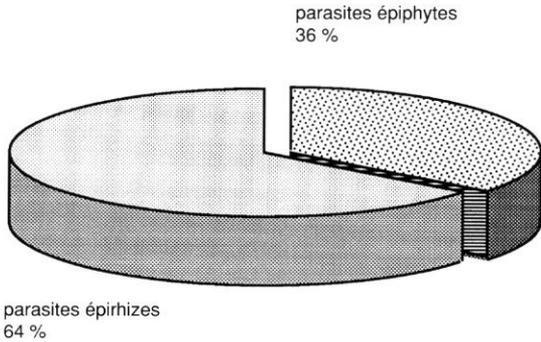


Fig. 3. — Comparaison numérique entre parasites épirhizes et épiphytes.

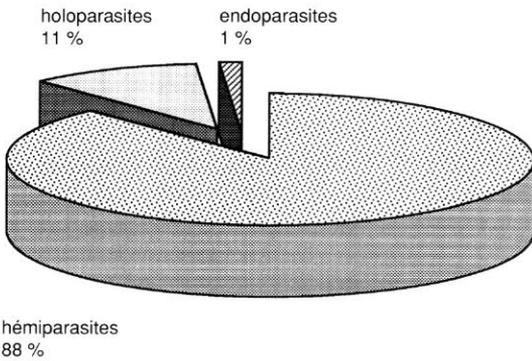


Fig. 4. — Comparaison numérique entre héli-, holo-, et endoparasites.

Monocotylédones n'est parasite au sens de la définition ci-dessus (KUIJT 1969 ; VISSER 1981 ; WEBER 1993).

La classification de CRONQUIST (1981), dernier ouvrage en date proposant un tableau complet de l'ensemble des Angiospermes, est prise ici comme référence ; les familles (groupées en ordres) sont classées en sous-classes ordonnées en une séquence à laquelle l'auteur reconnaît une signification évolutive ; les Dicotylédones comptent six sous-classes, numérotées de I. Magnoliidae à VI. Asteridae. Toutes les Phanérogames parasites se trouvent dans les deux dernières sous-classes (V. Rosidae et VI. Asteridae), les plus évoluées, à

l'exception du genre *Cassytha* (Lauraceae, sous-classe I. Magnoliidae). — Fig. 2.

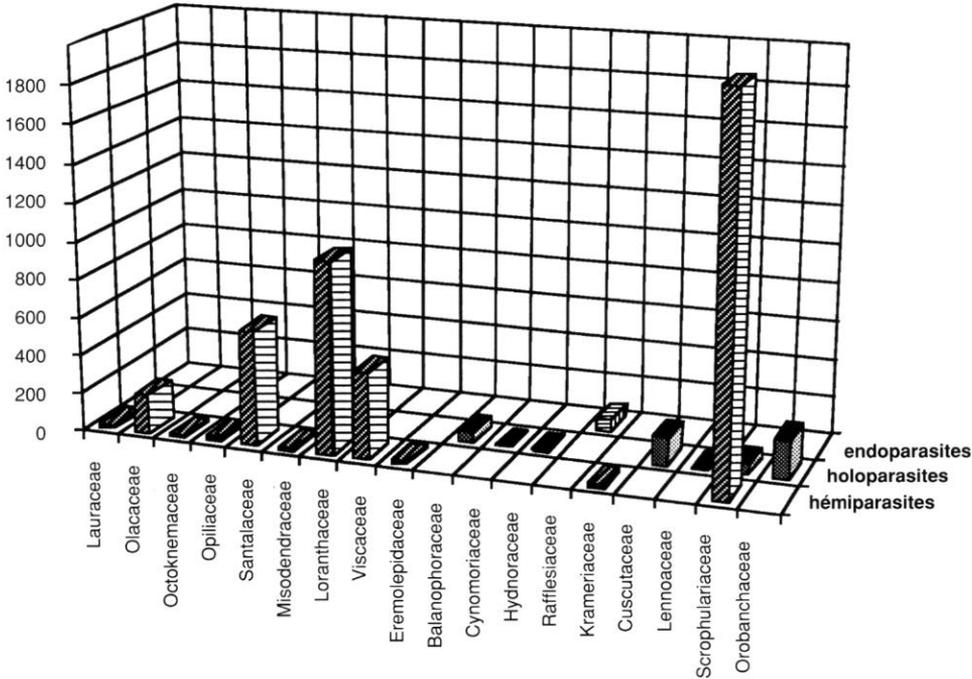
La diversité des Phanérogames parasites s'exprime selon deux critères. D'une part, on distingue les types de parasitismes : les hémiparasites, chlorophylliens, assurent une partie de leurs biosynthèses ; les holoparasites, achlorophylliens, dépendent entièrement de leur hôte mais leur organisme est individualisé et organisé ; les endoparasites sont des holoparasites dont l'organisme, très peu organisé, se développe à l'intérieur des tissus de l'hôte (à l'exception des fleurs). D'autre part, les parasites se localisent diversement sur leur hôte et l'on distingue : les parasites épirhizes, connectés aux racines de l'hôte ; les parasites épiphytes, fixés aux parties aériennes de l'hôte.

La représentation de ces différentes catégories est remarquablement inégale. Près des deux tiers (64%) des espèces parasites sont épirhizes, un tiers seulement étant épiphyte (Fig. 3). L'opinion selon laquelle la première forme de parasitisme est épirhize est l'objet d'un consensus parmi les auteurs (KUIJT 1969 ; OZENDA & CAPDEPON 1979 ; WEBER 1993) ; l'épiphytie résulte d'une spécialisation parasitaire plus poussée.

La disparité des modes de vie est beaucoup plus forte encore. Les espèces hémiparasites, les moins avancées dans le sens de la spécialisation parasitaire, constituent un contingent largement majoritaire puisqu'elles représentent 88% des parasites (Fig. 4) ; elles sont réparties dans toute l'étendue de la classification, depuis les I. Magnoliidae jusqu'aux VI. Asteridae. C'est parmi les hémiparasites que se trouvent les parasites facultatifs, qui représentent le premier stade dans la différenciation du mode de vie parasitaire.

Les espèces holoparasites, beaucoup plus spécialisées, sont peu nombreuses (11% des parasites) ; elles ne se rencontrent que dans les familles classées dans la moitié supérieure de la sous-classe V. Rosidae et les VI. Asteridae, c'est-à-dire la partie la plus évolutivement avancée des Dicotylédones. Quant aux endoparasites, leur mode de vie est le plus différencié dans le sens d'un parasitisme absolu ; elles ne représentent que 1% des espèces parasites et constituent la seule famille des Rafflesiaceae (incl. les Mitrastemmataceae), placée dans la partie supérieure des V. Rosidae (Fig. 5).

Nombre
d'espèces



Familles des Phanérogames parasites,
dans l'ordre de la classification de Cronquist

Fig. 5. — Place des modes de parasitisme dans la classification de CRONQUIST (1981). Les modes de vie les plus avancés, holoparasitisme et endoparasitisme, sont limités aux groupes représentant le sommet de la classification.

Le parasitisme tel qu'il est classiquement défini est ainsi un phénomène propre aux Dicotylédones les plus évoluées (si l'on ne tient pas compte du genre *Cassytha*, marginal à plus d'un titre). L'opinion générale considérant que les Dicotylédones évoluées et les Monocotylédones se sont développés à partir de Dicotylédones primitives, la localisation du parasitisme aux groupes modernes de la classification systématique permet de lui attribuer une origine relativement récente.

La forte représentation de l'hémiparasitisme, dont une partie est un parasitisme facultatif, et de l'épiphytie donnent le tableau général d'un parasitisme au début de sa différenciation ; encore peu d'espèces ont pu atteindre des stades hautement spécialisés, tels que l'holoparasitisme et l'endoparasitisme. On peut supposer que l'évolution vers un parasitisme de plus en plus

absolu, et représenté par un nombre plus grand d'espèces, est en cours actuellement.

UN AUTRE TYPE DE PARASITISME : ASSOCIATION DE TROIS PARTENAIRES

Les Phanérogames démunies de chlorophylle, et donc strictement hétérotrophes, sont soit holoparasites, soit mycotrophes.

On admet classiquement que la nutrition de ces dernières se fait, dans la plupart des cas, à partir d'éléments végétaux en cours de décomposition et implique une nécessaire association fongique sans laquelle les plantes ne peuvent absorber leurs nutriments. Il s'agit alors d'une association à deux termes, Phanérogame et champignon, considérée comme une symbiose (« symbiose

mycorrhizienne ») dans laquelle les deux partenaires trouveraient chacun un avantage : il ne serait pas alors question d'un parasitisme.

Cependant, et déjà en 1891 (FRANK), il avait été dit que les Orchidaceae se nourrissaient aux dépens du champignon qui leur est associé. Des travaux récents (LEAKE 1994 ; IMHOF & WEBER 1997) montrent que les hyphes du champignon sont rapidement détruits et digérés dans les tissus racinaires de la plante à fleurs. Une telle association binaire semble être, au moins dans de nombreux cas, un parasitisme du champignon par la Phanérogame achlorophyllienne ; cette relation trophique est appelée « mycohétérotrophie » par ces derniers auteurs.

Ce type de parasitisme s'étend parfois à l'exploitation indirecte d'autres plantes à fleurs, par l'intermédiaire du champignon ; mais malgré cette relation à sens unique et à leur profit, ces Phanérogames achlorophylliennes ne répondent pas aux critères définissant le parasitisme au sens strict.

Mycotrophie et parasitisme indirect : le mycoparasitisme

Le *Monotropa*, plante hétérotrophe sans chlorophylle, vit dans la litière de feuilles mortes, sans aucune relation directe avec une Phanérogame : elle présente toutes les caractéristiques d'une plante saprophyte. Un champignon (*Armillaria mellea*) lui est associé ; ce champignon participe aux mycorhizes des arbres environnants (*Abies*, *Pinus*, *Fagus*). L'utilisation d'un marqueur radioactif a permis de démontrer (BJÖRKMANN 1960) que l'*Armillaria* prélève des nutriments à l'arbre puis les redistribue au *Monotropa* : on observe une chaîne trophique à trois termes : arbre-hôte — *Armillaria* — *Monotropa*. Ce dernier exploite nutritionnellement l'arbre, son comportement est donc clairement parasitaire, bien qu'aucun contact direct ne s'établisse entre les deux Phanérogames. En conséquence, aucune structure de type haustorium ne se développe, aucune interrelation n'intervient entre eux au cours de leur morphogénèse.

Ce type de parasitisme, appelé « mycoparasitisme » par CRONQUIST (1981) et « épiparasitisme sur les arbres » par BJÖRKMANN (1960), a été de

longue date reconnu chez une Polygalaceae (*Salomonina*, PENZIG 1901) et chez quelques Orchidaceae (*Gastrodia* par exemple, KUSANO 1911) ; en 1979, WEBER mettait ce phénomène en évidence dans cette même famille, chez *Corallorhiza*. Plus récemment, et chez une espèce sans chlorophylle de Gentianaceae, une relation à trois termes (un *Voyria* – un champignon – une autre plante à fleurs) a été mise en évidence (IMHOF & WEBER 1997) ; au niveau des contacts entre la racine du *Voyria* et celle d'une autre Phanérogame, on observe une infestation fongique particulièrement dense de la racine de *Voyria* ; on constate en outre le passage direct d'hyphes d'une racine à l'autre.

Le progrès de la compréhension du fonctionnement des populations végétales a amené à considérer qu'un même mycélium, dans le sol, établit des connections mycorrhiziennes avec diverses Phanérogames. Ce mycélium fonctionne alors comme un intermédiaire transmettant les nutriments d'une Phanérogame à une autre (WHITTINGHAM & READ 1982 ; FRANCIS et al. 1986 ; IMHOF & WEBER 1997) ; le cheminement des produits de synthèses va, par mycélium interposé, depuis les plantes les plus riches en composés carbonés vers les moins riches (FRANCIS & READ 1984). À l'évidence, les plantes sans chlorophylle ont un besoin impérieux de composés carbonés : elles attirent donc à elles, via le champignon, les ressources contenues dans les Phanérogames autotrophes environnantes.

S'il est démontré que certaines plantes mycotrophes peuvent se nourrir aux dépens d'autres Phanérogames par l'intermédiaire d'un champignon qui leur est associé, il semble bien qu'elles puissent également se nourrir, toujours via le champignon, d'organes végétaux morts (HEAP & NEWMAN 1980). Elles auraient donc un comportement mycoparasitaire facultatif.

L'éventuelle relation avec un hôte associé au champignon étant discrète et facultative, le mycoparasitisme n'est-il pas plus fréquent, chez les plantes mycotrophes sans chlorophylle, qu'il ne le semble ? le phénomène n'a été démontré que chez peu d'espèces (le nombre total peut être estimé à environ une trentaine). Qu'en est-il par exemple chez les *Gymnosiphon* ou les *Thismia* (Burmanniaceae) ou chez les *Sciaphila*

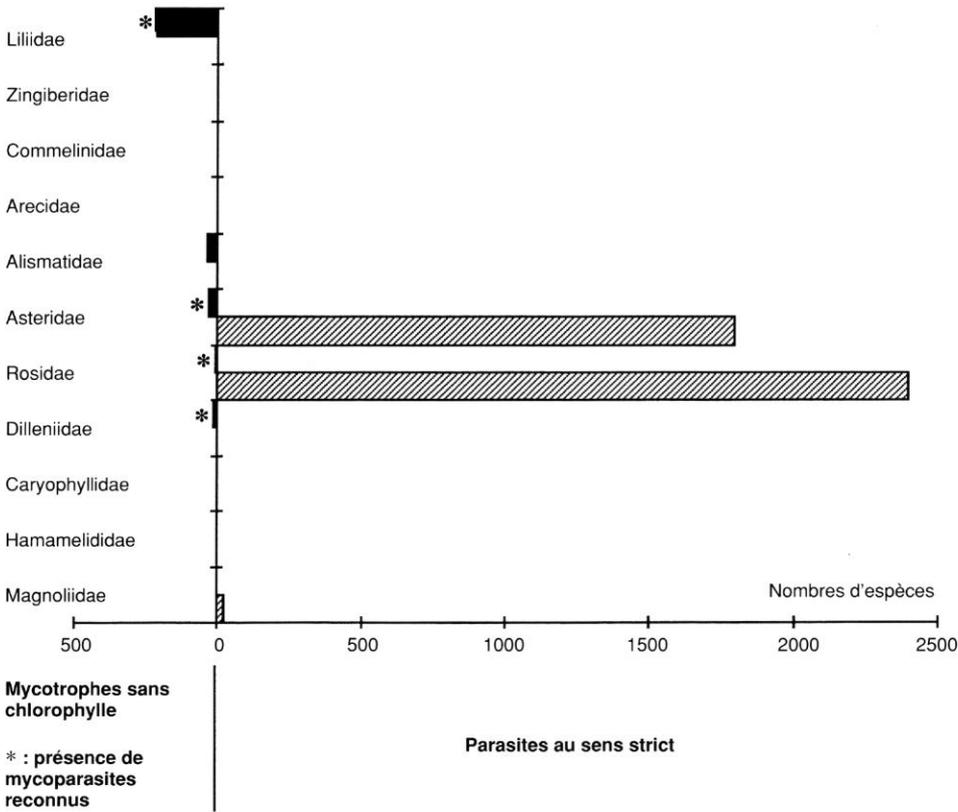


Fig. 6. —Répartition des plantes parasites et des mycotrophes sans chlorophylle dans la classification de CRONQUIST (1981). Les sous-classes sont énumérées dans l'ordre de la classification, des Magnoliidae aux Asteridae (Dicotylédones) et des Alismatidae aux Liliidae (Monocotylédones).

(Triuridaceae) ? Cette question peut même se poser à l'égard d'autres espèces : la suspicion de mycoparasitisme pourrait peut-être s'étendre à des plantes mycotrophes plus ou moins chlorophylliennes, telles que certaines espèces de *Burmannia* (Burmanniaceae) ou de *Sebaea* (Gentianaceae) ; les observations de terrain montrent que, chez ces plantes, les individus d'une même espèce peuvent être, selon les circonstances, d'un vert plus ou moins pâle, voire totalement blancs. Enfin d'autres Gentianaceae, toujours chlorophylliennes mais présentant des mycorhizes particulières et du même type que celles des *Voyria* (IMHOF & WEBER 1997), seraient-elles susceptibles de mycoparasitisme occasionnel ? cette question n'a pas de réponse ; mais elle suggère qu'on puisse, à titre d'hypothèse, se demander si le mycoparasitisme

ne n'est pas plus largement représenté chez les Phanérogames qu'il ne le paraît, au vu des rares exemples connus.

L'élargissement du cadre taxonomique sur lequel porte notre réflexion nous amène à rappeler : 1) que ce mode de nutrition, accessoire et facultatif, est nécessairement lié à la mycorhizie ; 2) que des plantes appartenant à des espèces différentes sont interconnectées par l'intermédiaire d'un « canal » fongique commun (FRANCIS et al. 1986) ; dans ce cas, existerait un « mycoparasitisme accessoire » caractérisé par un afflux de nutriments majoritairement orienté vers un partenaire plus que vers les autres ; ce phénomène pourrait intervenir chez de nombreuses espèces, régulièrement, occasionnellement, ou en période de stress par exemple.

Mycotrophie et parasitisme direct

Le rare *Parasitaxus ustus* (Vieill.) Laubenf. (Podocarpaceae) néocalédonien parasite une autre espèce de Gymnospermes (*Falcatifolium taxoides* (Brongn. & Griseb.) Laubenf.) à l'intérieur de laquelle il développe des cordons vascularisés (KÖPKE et al. 1983) : le parasite et son hôte sont en relation directe. Tous deux sont infestés dans toutes leurs parties par un champignon ; des filaments mycéliens sont toujours présents au niveau des contacts entre les cellules du parasite et de son hôte (WOLTZ 1994). Ici encore, il s'agit d'un parasitisme impliquant trois partenaires ; on peut supposer que le parasite exige la présence simultanée de l'hôte (réservoir de nutriments) et du champignon (vecteur facilitant le passage des nutriments vers le parasite). Le *Parasitaxus ustus* serait le seul mycoparasite ayant un contact direct avec l'appareil vasculaire de son hôte.

Place des mycoparasites dans la classification systématique

Bien que rarement démontré, le parasitisme indirect à trois partenaires est connu dans l'ensemble de la classification systématique : chez les Gymnospermes, chez les Dicotylédones et chez les Monocotylédones (Fig. 6). Il faut le considérer comme une extension, facultative et peut-être rarement réalisée, de la mycotrophie sans chlorophylle.

Si les Monocotylédones ne contiennent aucun parasite au sens strict (KUIJT 1969 ; VISSER 1981 ; WEBER 1993), les mycotrophes sans chlorophylle y sont bien représentés : on peut les évaluer à environ 220 espèces, réparties dans six familles : Petrosaviaceae, Triuridaceae, Geosiridaceae, Burmanniaceae, Corsiaceae, Orchidaceae ; parmi elles, seules quelques Orchidaceae sont connues pour être mycoparasites.

Les Dicotylédones mycotrophes sans chlorophylle sont au nombre d'environ une soixantaine, en trois familles : Polygalaceae, Monotropaceae, Gentianaceae. Le mycoparasitisme est connu chez de rares représentants de ces trois familles ; de nouvelles investigations seraient souhaitables pour montrer le caractère exceptionnel,

ou au contraire général ou presque, de ce phénomène dans ces groupes.

Enfin les Gymnospermes présentent un cas très particulier de mycoparasitisme. Le *Parasitaxus ustus* néocalédonien est le seul exemple connu de mycoparasite en relation directe avec la vascularisation de son hôte. Le champignon endophyte préside au contact cellule à cellule entre le parasite et l'hôte : les trois partenaires sont toujours associés (WOLTZ 1994).

Le phénomène mycorrhizien, sous la forme d'endomycorhizes, a présidé à l'élaboration des premières formes végétales terrestres ; l'association entre plantes vasculaires et champignons endophytes est connue depuis le Dévonien, voici plus de 400 Ma (LE TACON & SELOSSE 1994) ; sous des formes plus diversifiées, les mycorhizes sont très répandues chez les végétaux terrestres : 70% des espèces actuelles en présentent (WEBER 1993).

La mycotrophie des plantes sans chlorophylle représente un développement optimal de l'endomycorhizie. Bien que toujours rare, ce mode de vie se rencontre dans des groupes répartis dans l'ensemble de la classification des plantes à graines ; il est relativement bien représenté chez les Monocotylédones.

Le mycoparasitisme apparaît comme une spécialisation dérivée de la mycotrophie, résultant de l'exploitation par le champignon de la sève d'un hôte vivant. Le nombre d'espèces connues pour pratiquer ce type de parasitisme dans lequel interviennent trois partenaires associés est très faible, mais il est possible que d'autres mycotrophes sans chlorophylle soient des parasites discrets, occasionnels et non encore identifiés comme tels.

On observe une séquence progressive continue entre les mycorhizes et l'holoparasitisme très original du *Parasitaxus*.

CONCLUSION

Le parasitisme d'une Phanérogame par une autre Phanérogame correspond à deux phénomènes profondément différents, le parasitisme direct dans lequel les deux partenaires sont seuls en contact, et le mycoparasitisme dans lequel

intervient un troisième partenaire, un champignon endophyte. Ces deux modes de parasitisme doivent être considérés comme étant apparus indépendamment l'un de l'autre ; comme le souligne KUIJT (1969), le parasitisme direct ne peut pas dériver de la mycotrophie.

Les mycoparasites se rencontrent parmi les Gymnospermes et dans l'ensemble des Angiospermes. Ce type de parasitisme, directement dérivé de la symbiose entre plantes vasculaires et champignons endophytes, est certainement très ancien (BOULLARD & LEMOIGNE 1971). Le nombre total d'espèces connues pour le pratiquer est faible : c'est peut-être un indice de son caractère relictuel ; mais on ne peut exclure l'hypothèse que ce phénomène soit, sous des formes diverses et instables, beaucoup plus fréquent. On l'observe dans des groupes systématiques très divers quant à leurs affinités et leurs caractéristiques évolutives ; il se rencontre dans des familles modernes comme les Orchidaceae aussi bien que, sous une forme très élaborée, chez le *Parasitaxus* qui appartient à un groupe ancien de Gymnospermes (DE LAUBENFELS 1972).

Les parasites au sens strict sont reliés à leur hôte par un haustorium démuné d'endophyte ; ils ne se trouvent que chez les Dicotylédones les plus évoluées, qui semblent seules susceptibles de développer cette adaptation. Ce parasitisme paraît être relativement récent et semble encore à un stade juvénile de son développement ; si les espèces de certains groupes (Rafflesiaceae, Balanophoraceae, par exemple) ont atteint un très haut niveau de spécialisation morphologique et biologique, elles sont peu nombreuses, comparées à celles qui pratiquent un parasitisme partiel et sont relativement peu modifiées par ce mode de vie (Scrophulariaceae par exemple). Il est probable que le nombre d'espèces parasites et le degré d'adaptation au parasitisme soient susceptibles de s'accroître encore notablement. Les Phanérogames parasites pourraient alors devenir un phénomène d'une ampleur insoupçonnable aujourd'hui.

RÉFÉRENCES

- BJÖRKMAN E. 1960. — *Monotropa hypopitys* L. an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant.* 13 : 308-327.
- BOULLARD B. 1990. — *Guerre et paix dans le règne végétal*. Ellipse, Paris.
- BOULLARD B. & LEMOIGNE Y. 1971. — Les champignons endophytes du *Rhynia Gwynne-Vaughanii* : étude morphologique et déductions sur leur biologie. *Le Botaniste* 54 : 49-89.
- CRONQUIST A. 1981. — *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New-York.
- FRANCIS R., FINLAY R.D. & READ D.J. 1986. — Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. IV. Transfer of nutrients in inter- and intra-specific combinations of host plants. *New Phytol.* 102 : 103-111.
- FRANCIS R. & READ D.J. 1984. — Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature* 307 : 53-56.
- FRANK B. 1891. — Über die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 9 : 244-253.
- HEAP A.J. & NEWMAN E.I. 1980. — The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizas on phosphorus transfer between plants. *New Phytol.* 85 : 173-179.
- IMHOF S. & WEBER H.Ch. 1997. — Root anatomy and mycotrophy (AM) of the achlorophyllous *Voyria truncata* (Standley) Standley & Steyermark (Gentianaceae). *Bot. Acta* 110 : 127-134.
- KÖPKE E., MUSSELMAN L.J. & LAUBENFELS D.J. DE 1981. — Studies on the anatomy of *Parasitaxus ustus* and its root connections. *Phytomorphology* 31 : 85-92.
- KUIJT J. 1969. — *The biology of flowering parasitic plants*. Univ. Cal. Press, Berkeley.
- KUSANO S. 1911. — *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. *J. College of Agriculture, Univ. Tokyo* 4 : 1-66.
- LAUBENFELS D.J. DE 1972. — Gymnospermes. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 4. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- LEAKE J.J. 1994. — The biology of myco-heterotrophic (« saprophytic ») plants. *New Phytol.* 127 : 171-216.
- LE TACON F. & SELOSSE M.-A. 1994. — La place des symbioses mycorrhiziennes dans l'évolution et la colonisation des continents par la vie. *Acta Bot. Gallica* 141 : 405-419.
- MABBERLEY D.J. 1997. — *The plant-book*. Ed. 2. Cambridge Univ. Press.
- OZENDA P. & CAPDEPON M. 1979. — L'appareil haustorial des Phanérogames parasites. *Rev. Gén. Bot.* 86 : 235-343.
- PENZIG O. 1901. — Beiträge zur Kenntniss des

- Gattung *Epirrhizanthes* Bl. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.* 17 : 142-170.
- RAYNAL A. 1967. — Etude critique des genres *Voyria* et *Leiphaimos* (Gentianaceae) et révision des *Voyria* d'Afrique. *Adansonia*, sér. 2, 7 : 53-71.
- RAYNAL A. 1967. — Sur un *Sebaea* africain saprophyte (Gentianaceae). *Adansonia*, sér. 2, 7 : 207-215.
- SALLÉ G., TUQUET C. & RAYNAL-ROQUES A. 1998. — Biologie des Phanérogames parasites. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 192 : 9-36.
- VISSER J.H. 1981. — *South african parasitic flowering plants*. Juta, Cape Town.
- WEBER H.C. 1979. — Die Korallenwurz (*Corallorhiza trifida* Chat., Orchidaceae), ein Saprophyt auf dem Weg zum Parasitismus. *Orchidee (Hamburg)* 30 : 179-184.
- WEBER H.C. 1993. — *Parasitismus von Blütenpflanzen*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- WHITTINGHAM J. & READ D.J. 1982. — Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. III. Nutrients tranfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytol.* 90 : 277-284.
- WOLTZ P., STOCKEY R.A., GONDRAN M. & CHERRIER J.F. 1994. — Interspecific parasitism in the Gymnosperms : unpublished data on two endemic New Caledonian Podocarpaceae using scanning electron microscopy. *Acta Bot. Gallica* 141 : 731-746.

*Manuscrit reçu le 29 mai 1998 ;
version révisée acceptée le 14 septembre 1998.*