PRINCIPES

DE

BOTANIQUE

PAR

R. CHODAT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE

CORRESPONDANT DE L'INSTITUT DE FRANCE

TROISIÈME ÉDITION, REVUE ET AUGMENTÉE



PARIS
J.-B. BAILLIÈRE & FILS
19, RUE HAUTEFEUILLE

GENÈVE
ÉDITION « ATAR »
12, CORRATERIE, 12

1921

IMPRIMÉ EN SUISSE

TOUS DROITS RÉSERVÉS

R. P. R.

BIBLIOTECA CENTRALA

UNIVERSITARĂ

DIN

BUCUREŞTI

Nr. Inventar 7447 Anul

Secţia St. Nat. - II Nr. 103.

5R

PRINCIPES

DE

BOTANIQUE

PAR

R. CHODAT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
CORRESPONDANT DE L'INSTITUT DE FRANCE

TROISIÈME ÉDITION, REVUE ET AUGMENTÉE



PARIS
J.-B. BAILLIÈRE & FILS
19, RUE HAUTEFEUILLE

GENÈVE
ÉDITION « ATAR »
12, CORRATERIE, 12

1921

IMPRIMÉ EN SUISSE

TOUS DROITS RÉSERVÉS

PRINCIPES

DE

BOTANIQUE

PRINCIPES

DE

BOTANIQUE

PAR

R. CHODAT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
CORRESPONDANT DE L'INSTITUT DE FRANCE

Casa Școalelor „Maria M. Brezoianu" BIBLIOTECA FONDUL

TROISIÈME ÉDITION. REVUE ET AUGMENTÉE



BIBLIOTECA CENTRALĂ UNIVERSITARĂ BUCUREȘTI

121

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE & FILS
19, RUE HAUTEFEUILLE

GENÈVE
ÉDITION «ATAR»
12, CORRATERIE, 12

1920

TOUS DROITS RÉSERVÉS

IMPRIMÉ EN SUISSE.

IMP. ATAR S. A., GENÈVE.

C1954 65876

BIBLIOTECA CENTRALĂ UNIVERSITARĂ
BUCUREȘTI
COTA 65876

B.C.U. Bucuresti
C272175

BIBLIOTECA CENTRALĂ UNIVERSITARĂ BUCUREȘTI

65876
Dutilet

PRÉFACE

L'auteur de ce livre a voulu présenter à tous ceux qui, de près ou de loin, peuvent s'intéresser aux théories de la Botanique un résumé aussi concis que possible des principes généraux de cette branche du savoir humain. Cet ouvrage n'est pas strictement élémentaire; il suppose chez ses lecteurs une certaine préparation scientifique, celle que donnent les établissements secondaires en France et en Suisse. On suppose aussi que le lecteur va compléter ces rudiments de sciences naturelles par l'étude parallèle des sciences physiques. C'est pourquoi l'auteur n'a pas craint d'attirer l'attention sur des questions de physique ou de chimie biologiques qui pourront paraître un peu spéciales au premier abord. Mais en y regardant de près on verra qu'il ne s'agit que de cettte physique ou de cette chimie dont la connaissance est devenue absolument indispensable aux biologistes dignes de ce nom.

Le jeune naturaliste ne saurait être averti trop tôt. Biologistes, médecins, chimistes doivent aujourd'hui, plus encore que précédemment, posséder une culture scientifique générale. Sans ces connaissances essentielles, les plus intéressants des problèmes de la biologie moderne seront insondables pour lui. Il faut aussi que l'étudiant s'imprègne bien de cette idée que, même en botanique, en zoologie ou en physiologie, les résultats des expériences doivent pouvoir être exprimés en termes précis, analogues à ceux qu'emploient physiciens et chimistes pour résumer leurs observations et leurs expériences.

Si le lecteur de ce livre consent à suivre l'auteur, de chapitre en chapitre, il aura la satisfaction de voir dans quelle mesure les premiers principes de la biologie physique et chimique trouvent leur application dans l'explication des phénomènes les plus compliqués et quels sont les résultats qui en découlent tout naturellement.

D'autre part, il s'apercevra bien vite que là n'est pas toute la biologie. Le problème de la vie est lié à un matériel donné, actuellement irréductible à de simples données physiques et chimiques. Il y a les faits en apparence si variés et si nombreux de la morphologie et de l'anatomie qu'il faut étudier pour eux-mêmes, mais qu'on ramène assez facilement à quelques types généraux.

Cependant l'étude des formes en fonction du milieu interne ou externe, l'analyse des phénomènes de la sensibilité des végétaux et l'établissement de leurs constantes physiques ou chimiques, la résolution des faits de sexualité à des équilibres variés et parfois interchangeables, les généralisations qui découlent de la comparaison des appareils reproducteurs dans les séries végétales, tout cet ensemble de faits, maintenant coordonnés, doit convaincre que par-dessus l'étonnante diversité des formes il y a les liens constants qui unissent fonctions et manière d'être des végétaux et qu'on peut énoncer dans le langage précis des lois ordinaires.

Et maintenant si, arrivé aux derniers chapitres, le lecteur a compris qu'on ne saurait être trop exigeant en fait de méthodes lorsqu'il s'agit d'élucider les questions complexes qui sont relatives à la Variation et à l'Hérédité, et s'il a saisi que ce n'est pas une explication que de cacher par des vocables sonores comme adaptation, mutation, atavisme, notre ignorance et du mécanisme et des causes de l'origine des espèces, alors l'effort de ce livre n'aura pas été vain.

On dit souvent qu'il ne faudrait présenter aux étudiants que les faits et les théories définitivement acquis à la Science. J'espère que le lecteur pourra se convaincre que chaque question, si bien étudiée soit-elle, peut être remise sur le chantier, et que le nombre des problèmes qui attendent une solution, même provisoire, est plus grand qu'on ne le pense. Il n'y a pas là matière à découragement; un champ d'étude aussi vaste et aussi fertile en découvertes possibles que l'était celui de nos devanciers s'offre à ceux qui voudront et sauront le défricher.

L'auteur de ce livre n'ayant pas eu la prétention d'écrire un Traité complet ou un Dictionnaire de Botanique, il a pu se dispenser d'aborder un certain nombre de questions qui, sans nul doute, sont d'un grand intérêt pour le spécialiste, et dont plus d'une était d'un ordre aussi général que celles dont il a été parlé. Mais il faut se borner, et c'est pourquoi on a choisi dans le champ immense de la Botanique quelques-uns des principes autour desquels il sera facile de grouper les autres.

L'auteur voudrait rendre hommage à tous ceux qui l'ont aidé dans la confection de ce livre. Tout d'abord aux Botanistes ses confrères dont il a mis si largement à contribution les remarquables travaux. Il aurait fallu à chaque ligne citer des noms, attribuer à chacun sa part réelle dans l'élaboration des idées actuelles. Cela n'est pas possible. Une bibliographie quelque peu complète eût pris au moins une cinquantaine de pages. C'est dire que toute œuvre de ce genre ne peut être que le résumé bien incomplet, hélas! du travail de toute une génération. L'étudiant aura donc bien soin de recourir aux sources lorsqu'il voudra approfondir une question. Un livre comme celui-ci est en première ligne destiné à préparer à lire les ouvrages plus spécialisés. C'est pourquoi nous donnons à la fin de cet ouvrage une liste des publications les plus récentes dans lesquelles l'étudiant trouvera les renseignements dont il aurait besoin. Nous avons également fait figurer la liste des journaux botaniques que tout botaniste doit connaître et au moyen desquels il pourra se mettre au courant de la Bibliographie courante.

La majorité des illustrations ont été dessinées d'après nature par l'auteur, un plus petit nombre sont des copies de dessins faits sous sa direction par quelques-uns de ses élèves (MM. Lendner, A. Sprecher, Kniep, Mlle Sergueéff, etc.). Les emprunts à d'autres auteurs sont indiqués par le nom du botaniste qui a fait les recherches.

MM. les professeurs Ernst (Zurich) et Massart (Bruxelles) nous ont prêté les clichés qui figurent sous leur nom. Nous les en remercions bien vivement.

Nous devons en terminant des remerciements tout particuliers à deux de nos amis, M. le professeur Ch.-Ed. Martin, à Genève, et M. H. Junod, à Chêne-Bourg, qui nous ont été d'un grand secours dans la revision des épreuves.

R. CHODAT.

Genève, janvier 1907.



PRÉFACE DE LA SECONDE ÉDITION

La première édition de ce livre ayant été épuisée en moins de trois ans, j'aurais voulu pouvoir publier sans tarder la nouvelle édition. Malheureusement empêché par diverses circonstances, et désireux de mettre au point la nouvelle rédaction, je n'ai pu la terminer qu'au printemps de 1910. Je n'ai pas fait de modifications essentielles. La disposition du livre s'est justifiée dans la pratique. Cependant, les chapitres relatifs à l'anatomie et à la sporogénèse ont été profondément remaniés pour donner plus de cohésion aux matières traitées. Le chapitre sur l'hérédité a été complété. Le nombre des figures a passé de 829 à 913 et celui des pages de 744 à 842. Cette augmentation est surtout due à l'introduction d'un chapitre nouveau sur les plantes parasites et saprophytes. Partout où cela m'a paru nécessaire j'ai fait des modifications; on a également corrigé quelques erreurs.

Cette fois encore je dois remercier M. le professeur Massart de l'Université libre de Bruxelles, M. le Dr A Sprecher, la maison C. Heinrich, à Dresde-N., éditeur des *Beihefte zum Bot. Centralblatt*, lesquels m'ont prêté quelques clichés. Comme précédemment, mon ami M. Henri Junod, pharmacien à Genève, a bien voulu revoir les dernières épreuves. Je lui en suis particulièrement reconnaissant.

Je dois également les mêmes remerciements à M. le professeur Bateson, de l'Université de Cambridge, qui m'a autorisé à faire copier la belle double planche qui orne ce volume.

Genève, 10 juillet 1910.

L'AUTEUR.

PRÉFACE DE LA TROISIÈME ÉDITION

Ce livre était épuisé en 1914 lorsque éclata la guerre mondiale. On ne pouvait songer alors à une nouvelle édition. Actuellement encore, les conditions de publication ne sont pas favorables. Il faut donc savoir gré à la Maison Atar d'avoir accepté d'éditer ce livre. D'autre part, désireux de lui conserver dans les pays de langue française et autre part aussi l'accueil sympathique qui a été réservé dès le début à la première édition, tout en ne modifiant pas l'essentiel qui est dans la disposition et dans l'enchaînement des matières, je me suis efforcé de le rajeunir en modifiant ce qui était vieilli et en ajoutant les découvertes récentes qui peuvent entrer dans le cadre de cet ouvrage. Cela m'était d'autant plus facile que le plan adopté pour la première édition des *Principes de Botanique* s'est trouvé conforme au développement de la science des végétaux et de la Biologie générale dans ces vingt dernières années.

Genève, 12 décembre 1919.

L'AUTEUR.

CASA DE CETIRE
Casa Societatea
Culturii Poporului
MARIA N. BREZEANU

I

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER

CONSTITUTION DE LA MATIÈRE VIVANTE

La matière vivante et l'unité biologique.

Les plantes, comme les animaux, sont composées, en dernière analyse, d'eau, de carbone, d'azote et de matières salines, les cendres. En effet, si on étudie la composition du végétal, on voit tout d'abord que, par dessiccation, il perd une quantité considérable d'eau. On distingue alors le poids total du poids sec, c'est-à-dire le premier diminué de la quantité d'eau qui s'en va par évaporation.

La plante sèche est ensuite brûlée, c'est-à-dire oxydée.

Les produits de cette combustion sont :

1° Un gaz qui est l'anhydride carbonique (CO_2) ;

2° Un gaz, l'azote (N) ;

3° De la vapeur d'eau (H_2O) ;

4° Des cendres.

Ces dernières contiennent ordinairement les métalloïdes suivants : Phosphore, Soufre, Chlore. Les métaux y sont principalement contenus sous la forme de Calcium, Magnésium, Potassium, Sodium, Fer.

On peut donc considérer tous les végétaux comme construits de matériaux qui sont : l'eau, le carbone, l'azote et les cendres. C'est là un caractère général.

Ces substances y sont disposées d'une manière particulière, en un assemblage très complexe, pourvu de propriétés qu'on appelle vitales.

Les cristaux, qu'on a souvent comparés aux végétaux, sont eux aussi constitués par un arrangement particulier de la matière. La minéralogie s'occupe de définir en quoi consiste cet arrangement de la matière cristallisée qu'on suppose à la matière brute, solide, liquide ou gazeuse. Mais, dans le cristal, le plus petit fragment est semblable, comme composition et structure, à la masse cristallisée totale, tandis que les diverses parties du végétal n'ont pas exactement la même composition.

On peut pousser ainsi très loin la divisibilité des minéraux; chaque particule présentera effectivement, ou en puissance, les caractères du tout. Il est donc permis de parler de molécules cristallines.

Peut-on, d'une manière analogue, diviser le végétal? Quelle est la plus petite partie du végétal capable de contenir en elle-même les caractères de l'être tout entier? Beaucoup d'arbres se laissent multiplier par boutures, c'est-à-dire qu'on peut en détacher une branche, la ficher en terre. Là elle développera des racines et, avec le temps, de cette bouture sortira un être semblable au précédent (Saules, Conifères, etc.)

Certaines plantes peuvent être multipliées en détachant des feuilles qui, mises dans des conditions favorables, prennent racine et reproduisent l'ensemble. Parfois il suffit de portions de feuilles et de pétioles, comme dans les *Begonia;* il est même des plantes si divisibles qu'on peut couper leur racine en morceaux, parfois assez menus pour constituer autant de germes susceptibles de développement. Ainsi celle du *Taraxacum officinale* (Pissenlit). Mais ces morceaux détachés sont encore des complexes. Examinés au microscope on les voit composés d'utricules très petits, les cellules, qui semblent associés en une machinerie ou en un édifice savamment ordonné.

Il est facile de montrer que chez les plantes inférieures, la divisibilité peut être poussée très loin. Il suffit souvent d'une seule cellule détachée de l'ensemble, pour reproduire le tout. Or, nous verrons plus tard que, dans la règle, chaque plante supérieure ou inférieure débute par un de ces utricules primordiaux, sorte de sac fermé de toute part qu'on appelle une *cellule.*

Chaque cellule végétale est entourée, quand elle est complète, par une enveloppe appelée *membrane cellulaire ;* à l'intérieur de ce sac on trouve une substance incolore ou grisâtre, visqueuse, inhomogène, qui participe de la nature du blanc d'œuf et qu'on nomme *protoplasma.* Cette masse visqueuse est interrompue par des gouttelettes plus ou moins considérables d'un liquide parfaitement homogène, le *suc cellulaire.* En outre, dans le protoplasma de chaque cellule du type ordinaire, on trouve un corps défini, souvent arrondi ou ellipsoïde, le *noyau.*

On connaît néanmoins des cellules qui n'ont pas de membrane. Ainsi l'œuf de beaucoup de végétaux. Et cependant, cette cellule peut reproduire l'ensemble et en particulier la membrane. Cette dernière n'est donc pas un élément indispensable et fondamental de la matière vivante.

On n'a, jusqu'à présent, pas réussi à obtenir le développement du végétal tout entier à partir d'une cellule qui serait dépourvue de noyau; on n'a pas non plus provoqué le développement d'une plante complète par une croissance du noyau sans protoplasma. Il est donc nécessaire d'admettre que la manière d'être des végétaux, comme des animaux, et qui consiste dans les phénomènes de croissance, de mouvement et de reproduction, est indissolublement liée à l'association d'un noyau et du protoplasma. L'unité fondamentale c'est la cellule nue, l'*utricule primordial*. On nommera donc germes vivants ces plus petites parties qui, en se nourrissant, sont susceptibles de se développer selon un plan et qui, après avoir accompli le cycle ordinaire de l'existence, détachent à leur tour de nouveaux germes munis des mêmes propriétés.

Il suffit souvent d'une cause extérieure très faible pour abolir dans ces germes ou dans l'être vivant tout entier, ce pouvoir de développement (poisons, chaleur, blessures, etc.). On dit alors que l'organisme est mort. L'expérience démontre que, lorsqu'on a tué les germes, aucune vie n'apparaît spontanément. Même dans les milieux fermentescibles la vie n'apparaît que si des germes pénètrent du dehors. Tout ce qui est vivant procède du vivant : *omne vivum ex vivo*. Il n'y a pas de génération spontanée. Sur ce principe est fondée toute la méthode des cultures pures de Bactéries, d'Algues et de Champignons. Depuis bien des années ce principe est à l'épreuve et aucun fait scrupuleusement établi n'est venu l'infirmer. Il faut donc accepter comme donné le phénomène de la vie; le pouvoir de se développer n'appartient qu'aux germes qui ont conservé ce quelque chose qui est puissance de vie. En quoi cela consiste-t-il?

Il faut distinguer deux modes d'existence propre aux êtres vivants.

Le premier est celui qui correspond à ce qu'on nomme *vie active ;* pendant cette période de l'existence, des changements incessants interviennent, tantôt durant le phénomène de croissance, par le développement des organes, tantôt pendant cette même période et après, par le chimisme d'échanges continuels, tant à l'intérieur du protoplasma vivant qu'entre celui-ci et le monde extérieur (assimilation, respiration, excrétion, etc.).

Mais il n'en faudrait pas conclure que toute plante ou organe de plante qui ne manifeste pas ce perpétuel changement est mort.

De la vie active telle qu'on la rencontre dans les plantes en voie de croissance, on passe à la *vie ralentie*, celle des arbres en hiver, après la chute des feuilles, puis à la *vie latente*, des graines au repos, des

organes desséchés de plusieurs végétaux. Si une désorganisation n'intervient pas dans le plasma vivant, on peut, par l'abaissement de la température, amener l'organisme à l'état de vie ralentie, puis de vie latente (moisissures). Durant cette dernière période aucun échange ne se fait; la vie réelle est suspendue. Mais le *pouvoir de vivre* n'a pas été aboli.

Des semences refroidies aux plus basses températures cessent de respirer mais conservent leur pouvoir germinatif. Les Bactéries, les Algues emprisonnées dans la glace refroidie, reprennent leur vitalité quand on les ramène à une température convenable. Des cellules desséchées de beaucoup de plantes (spores de Champignons, des Bactéries, des Algues, etc.), et même des tissus devenus friables par la sécheresse (Fougères, *Selaginella*, etc.), reprennent leur vitalité si on les met dans des conditions d'humidité favorables. On en conclut que le pouvoir de vivre est lié à une certaine organisation. Tant que cette organisation est conservée, la machine est susceptible de puiser dans l'environnement la force nécessaire à sa mise en marche, à son fonctionnement. En ceci, un organisme vivant est semblable à une machine compliquée, telle une montre ou un moteur à vapeur. Une faible altération dans l'organisation peut en empêcher le fonctionnement. Mais une montre arrêtée, parce qu'elle a fini son cycle diurne, est encore une montre intacte qu'il est aisé de remettre en mouvement. De même les germes microscopiques de beaucoup de plantes cryptogames, les semences sèches des plantes supérieures peuvent se maintenir longtemps intacts en vie latente. On peut même les dessécher complètement, par exemple en leur enlevant toute trace d'humidité par l'action d'une substance hygroscopique comme l'acide sulfurique anhydre ou le chlorure de calcium (dans un exsiccateur); elles paraissent alors inertes ; elles n'absorbent aucune nourriture et n'émettent aucune sécrétion. Mais dès que les conditions d'humidité et de chaleur sont rétablies, ces germes manifestent leur activité vitale par des échanges liquides ou gazeux et leur développement recommence ou se poursuit.

Dans les considérations qui vont suivre, on a tout d'abord envisagé la matière végétale comme unique. Par une abstraction permise, on n'a voulu, tout d'abord, retenir de ce machinisme que ce qu'il est nécessaire de savoir pour saisir le principe des fonctions élémentaires.

La première partie de cet ouvrage traite ainsi de la physique et de la chimie des végétaux. C'est un chapitre de la *physiologie générale.* Ensuite, dans une seconde partie, on étudie la *cellule* en général puis les diverses catégories de cellules, c'est-à-dire les éléments de structure. Le quatrième chapitre traite de la *morphogénèse*, autrement dit de la différenciation externe du corps des végétaux telle qu'on peut la suivre

sans l'aide d'un microscope. C'est en somme, en raccourci, une étude d'*organogénie*. Les appareils étant connus dans leur apparence extérieure, on étudie leur différenciation interne, l'arrangement des cellules en tissus et en systèmes, en commençant par le centre du végétal, pour aboutir à la périphérie. C'est l'objet du chapitre V, qui comprend l'*anatomie des végétaux*. Puis vient l'étude des fonctions de transpiration, de circulation, de croissance et de relation. C'est, par un enchaînement naturel, toute l'histoire de la *physiologie* proprement dite, considérée au point de vue biologique (chapitre VI). On se trouve ainsi tout naturellement amené aux fonctions intimes du végétal, celles de la reproduction tant gemmaire que sexuelle (chapitre VII). L'histoire de la reproduction, de la fécondation et du développement de l'œuf conduit nécessairement au problème de la transmission des caractères. C'est le chapitre de la *variation* et de *l'hérédité*. On y étudie les procédés modernes d'investigation, les résultats qu'ils sont susceptibles de fournir et les vues qui ont été émises au sujet de *l'origine des espèces*.

Propriétés des substances vivantes.

Les matières qui jouent le rôle principal dans l'organisme y sont à un état physique auquel on a donné le nom de colloïdal. Les colloïdes diffèrent des cristalloïdes, qui sont des matières solubles ou insolubles, parce qu'ils n'entrent jamais en vraie solution dans l'eau. Les substances comme le protoplasma, les albumines, les gommes, les mucilages, l'amidon, les celluloses et les gelées qui en dérivent, absorbent de l'eau d'une manière progressive et gonflent dans ce milieu. Dans l'organisme vivant elles sont plus ou moins imbibées; parfois elles semblent se dissoudre en partie dans l'eau (fausses solutions, dispersion). C'est ainsi qu'une partie des albumines de la cellule végétale, les gommes, les mucilages et l'amidon soluble entrent en solution apparente dans l'eau et peuvent en être précipités par divers réactifs. Une solution de gélatine est précipitée par des solutions salines concentrées; il en est de même des autres substances albuminoïdes. Ces fausses solutions présentent toutes ce caractère d'être louches, c'est-à-dire de disperser la lumière incidente comme le font les solutions des substances fluorescentes. Souvent ces solutions ont un reflet bleu provenant de la polarisation de la lumière. C'est ce qu'on appelle le phénomène de Tyndall. Pour l'expliquer, on suppose que les substances dont il est question, lorsqu'elles entrent en solution apparente, ne sont pas désagrégées jusqu'à la molécule simple, mais qu'elles se séparent en corpuscules trop petits pour être

distingués mais qui, en suspension, arrêtent et réfléchissent en partie la lumière et qui, fonctionnant comme de petits miroirs, la dispersent. Les colloïdes, qui présentent ce phénomène, n'entreraient donc point en vraie solution dans l'eau mais seraient en fausse solution. Les corpuscules, agrégats de molécules, auxquels on a donné le nom de *micelles* seraient ainsi suspendus dans l'eau.

Cette supposition a été vérifiée par la méthode de la vision des particules ultra-microscopiques. On peut, en effet, éclairer sous le microscope les particules en suspension par la lumière réfléchie. Ces corpuscules, invisibles avec le dispositif ordinaire, se détachent alors comme des points brillants sur un fond sombre. Leur éclat scintillant ne permet pas de reconnaître exactement leur forme, mais décèle seulement leur existence. Ils sont doués d'une agitation appelée mouvement Brownien.

Or, il y a tous les passages entre les colloïdes qui ne font que gonfler dans l'eau sans qu'ils y entrent en fausse solution et ceux qui s'y dissolvent facilement. Dans le premier cas, l'eau n'arrive pas à rompre l'état d'agrégation du colloïde.

Le protoplasma qui, en plus ou moins, remplit les cellules vivantes, participe à cette nature des colloïdes; il peut exister à l'état sec, anhydre, ou, absorbant plus ou moins d'eau, devenir visqueux, ou même simuler un vrai liquide lorsqu'il entre en fausse solution. On trouve le plasma anhydre dans les états hibernants (c'est-à-dire à l'état de vie ralentie) des spores à vie latente de beaucoup de végétaux inférieurs, Algues, Champignons, etc., les états enkystés des Myxomycètes, les semences de plantes supérieures. Mais lorsqu'il est en activité, le plasma vivant est plus ou moins visqueux ou en fausse solution. De même, on connaît des substances ternaires (composées de C. H. O.) comme les gommes dont les unes sont insolubles dans l'eau et ne font qu'y gonfler (bassorine), d'autres, comme celle des cerisiers qui se dissout faiblement, celle de l'Astragale (la gomme adragante), qui est plus soluble, et enfin, la gomme des Acacias (gomme arabique), qui est plus soluble encore.

Les fausses solutions des colloïdes sont d'ailleurs très instables. Souvent une faible variation des conditions du mélange détruit l'état d'équilibre dans lequel se trouvait la fausse solution. On a quelques raisons de penser qu'il peut exister, d'ailleurs, tous les passages entre une vraie et une fausse solution dans le cas de certains colloïdes.

Pour expliquer la suspension de ces particules, on suppose que les granules en suspension possèdent une charge électrique de signe contraire à celle du milieu. Il y aurait donc des colloïdes positifs et des colloïdes négatifs. Ceci se vérifie en faisant passer un courant électrique à travers ces fausses solutions. Les particules émigrent vers la cathode ou vers l'anode. Tant que la différence de potentiel entre le colloïde et

le dissolvant est considérable, il y a suspension; lorsque cette différence de niveau électrique tend vers zéro il y a *coagulation*. D'ailleurs, d'autres causes que des actions physiques peuvent modifier l'état d'un colloïde en fausse solution. Les colloïdes ont les uns sur les autres des actions réciproques (adsorption).

Les substances salines ont un pouvoir coagulant qui dépend du fait que ce sont des électrolytes. Dans le phénomène de la coagulation les particules ultra-microscopiques nommés *granules* ou *micelles*, suspendues par le liquide dont les molécules les soustrayaient à l'action de la pesanteur en vertu de leur état physique vis-à-vis du corps en fausse solution, reviennent les unes vers les autres en raison de l'adhésion moléculaire. Par l'énergie de surface, qui redevient libre, elles se soudent en micelles plus volumineux qui, à leur tour, adhèrent les uns aux autres en formant une masse plus ou moins élastique, qui est la gelée, le *coagulum*.

La coagulation des fausses solutions, qu'il faut nettement distinguer du phénomène de la précipitation, sera étudiée à propos de l'action des ferments. Il suffit de dire dès maintenant que la rupture d'équilibre qui fait passer une fausse solution à l'état de coagulum est souvent produite par l'action de quantités très petites de divers corps qui accélèrent énormément cette réaction. Comme exemple de coagulum nous rappellerons celui bien connu des gelées végétales. Le suc de groseilles non fermenté se prend très facilement en une gelée compacte. Il en est de même du suc de plusieurs autres fruits. Dans ce phénomène de la coagulation provoquée qui aboutit à la gelée, le colloïde (dans le cas des gelées de fruits, c'est la pectose) emprisonne de l'eau. Cette eau est d'ailleurs retenue plus ou moins mécaniquement en ce sens que le coagulum se constitue en un réseau qui emprisonne dans ses mailles des gouttelettes de liquide. Lorsque dans la coagulation de la caséine suspendue dans le lait, telle qu'on la pratique dans la fabrication du fromage, la masse totale de ce liquide s'est prise en une gelée, il suffit de découper ce coagulum pour en voir sortir peu à peu la majeure partie de l'eau qui y était emprisonnée. On dit alors que le coagulum se contracte. Dans certains cas il est possible de reconnaître au microscope cette structure alvéolaire des gelées. Parfois il se forme simplement un réseau à mailles ouvertes. Ces variations dépendent de circonstances souvent peu différentes. L'un des états remplace l'autre graduellement (gélatine). C'est probablement avec raison qu'on a considéré que le plasma vivant, qui possède les propriétés d'un colloïde, emprisonne d'une manière analogue le liquide dont il est imbibé. D'après cette théorie, les alvéoles du protoplasma contiendraient un liquide dans lequel peuvent se passer diverses réactions chimiques.

En réalité, dans le phénomène des gelées, il faut distinguer deux

phases : l'une, comprenant le colloïde gélatineux coagulé, tient en dissolution le liquide; l'autre, la phase liquide, représentée par le liquide emprisonné dans les mailles du colloïde gélatineux et qui est expulsé lorsque le coagulum se rétracte.

Toutes les fois qu'on mettra un colloïde en présence de l'eau, il pourra se produire deux phases si les quantités en présence le comportent. S'il y a peu d'eau une seule des phases est réalisée, celle du gonflement du colloïde qui augmente le volume jusqu'au point où le liquide commence à dissoudre le colloïde. Si la quantité de liquide augmente beaucoup, toute la masse du colloïde passe parfois à la phase fausse solution.

Cette question des états colloïdaux est, d'ailleurs, encore peu avancée. Quoi qu'il en soit, il résulte des études déjà faites que des substances identiques, au point de vue de leur composition centésimale, peuvent exister à l'état insoluble, mais capables de gonflement, à l'état de gelée ou de fausses solutions et que ces dernières peuvent revenir par le phénomène de la coagulation à leur phase initiale.

Enfin, l'action de l'eau sur les colloïdes peut être telle que les micelles, sous l'action des substances comme les ferments, sont finalement complètement dissociés en molécules et passent à l'état de cristalloïdes en formant de vraies solutions. (Voir *Ferments)*. D'autre part, il n'y a pas de limite bien nette entre les colloïdes et les cristalloïdes. Certaines substances, comme l'albumine, la cellulose et la dextrine, peuvent cristalliser dans des circonstances données.

Du suc cellulaire et des solutions contenues dans le plasma des végétaux.

Il a été dit plus haut que les colloïdes à l'état de gelée emprisonnent souvent dans leurs mailles ou leurs alvéoles un liquide, de l'eau, qui tient en fausse solution une certaine proportion du corps qui constitue le colloïde lui-même. Dans la cellule végétale le plasma vivant, lorsqu'il la remplit tout entière, retient dans l'eau qui le pénètre, qui l'imbibe, non seulement les colloïdes, mais aussi des cristalloïdes en vraie solution. Toutes ces minuscules vacuoles, à peine visibles au microscope, sont en puissance l'origine de vacuoles plus grandes; le liquide qui constitue la phase aqueuse, c'est-à-dire qui, ne pouvant plus être dissous par le plasma, s'en sépare tout en entraînant avec lui une partie des éléments chimiques, colloïdes ou cristalloïdes, qui y étaient dissous.

On appelle *vacuole* centrale ou suc cellulaire la goutte de liquide ou

les gouttes de liquide, très visibles au microscope, qui sont entourées par l'utricule protoplasmique *(fig. 3)*. Dans ce liquide peuvent se trouver en dissolution tous les corps qui concourent à l'édification du végétal. Il y a là comme un réservoir dans lequel la cellule peut puiser, ou dans lequel elle peut déposer les substances dont elle a besoin ou celles qui doivent être expulsées définitivement ou pour un temps. On y trouve des albumines, des gommes, des sucres, des sels, des substances organiques variées, des matières colorantes, des acides végétaux, des tanins, etc. Il est très probable que dans l'immense majorité des cas le suc cellulaire est une vraie solution.

Quand un corps se dissout dans l'eau, les molécules qui le composaient tendent à se répandre uniformément dans tout le liquide. Ce phénomène s'appelle la *diffusion*. Il est parfois très lent. De là la nécessité, pour accélérer le mélange, d'agiter la solution. Lorsque toutes les molécules sont réparties uniformément dans le dissolvant, il y a équilibre, la solution est parfaitement homogène.

Les phénomènes dont il va être question dépendent de la diffusion.

Lorsqu'on place dans de l'eau pure une cellule comme un grain de pollen et qu'on l'examine sous le microscope, il arrive souvent qu'on la voit éclater après avoir augmenté de volume. Il y a donc eu pression interne; la paroi n'était pas assez solide, elle a été rompue avec force. Si, au lieu d'employer de l'eau pure ou de l'eau de fontaine, on a pris une solution saline neutre ou sucrée (on emploie généralement le nitrate de potasse) à une concentration suffisante, on observe bientôt un phénomène inverse. La cellule qui était distendue par la pression qu'exerçaient sur sa paroi le contenu protoplasmique et la vacuole, se détend, elle se ride et diminue donc de volume. En même temps on observe sous le microscope que le sac, l'utricule protoplasmique, s'est détaché de la membrane de la cellule à mesure que la vacuole centrale diminuait de volume *(fig. 1)*. Le plasma est entraîné par la vacuole en contraction.

Le phénomène, dans lequel le plasma primitivement apprimé contre la membrane cellulosique se détache de cette dernière et forme un sac isolé dans la cellule, a reçu le nom de *plasmolyse*. Ces phénomènes extrêmement importants pour la vie du végétal peuvent s'expliquer par les lois de l'*osmose*.

Dans l'osmose il s'agit des mouvements qui se passent entre deux liquides, par exemple deux solutions aqueuses *séparées par une membrane colloïdale*. Les membranes dont on s'est servi autrefois et dont on se sert encore aujourd'hui sont le parchemin, la vessie de porc, le collodion, etc. On sait que ces substances ne laissent pas filtrer les solutions aqueuses; de là leur emploi comme outre, comme récipient lorsqu'on n'en possède pas de meilleur.

Tous les colloïdes ne peuvent constituer des membranes imperméables. En effet, la cellulose, qui est un colloïde, laisse parfaitement filtrer l'eau et les solutions salines. On verra plus loin avec quelle facilité certains liquides filtrent à travers les membranes cellulosiques. Tout à l'heure il sera démontré que le plasma végétal réalise le type d'un colloïde qui ne laisse pas filtrer l'eau (en temps ordinaire) et que l'on peut comparer aux membranes dont il a été question.

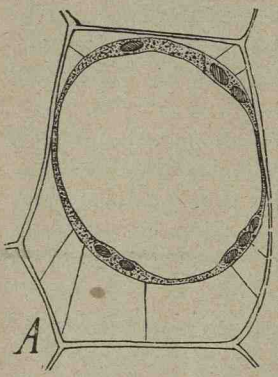


Fig. 1. — Cellule plasmolysée de la feuille d'*Elodea canadensis* On voit dans le sac protoplasmique quelques grains de chlorophylle. De la périphérie du plasma partent des filets qui l'unissent à la paroi.

Plusieurs cas peuvent se présenter :

1° La membrane qui sépare deux liquides est imperméable quant aux corps dissous, mais perméable au dissolvant;

2° La membrane de séparation est peu perméable au corps dissous mais très perméable au dissolvant;

3° La membrane est très perméable au corps dissous et également perméable au dissolvant.

Le premier cas doit nous occuper tout d'abord. C'est celui d'une cellule végétale soumise à nos expériences. Nous pouvons l'imiter en réalisant les cellules artificielles de Traube.

Au moyen d'une pipette capillaire on laisse couler lentement une goutte d'une solution concentrée de sulfate de cuivre à la surface d'une solution diluée de ferro-cyanure de potassium. Cette goutte s'entoure immédiatement d'une membrane de ferro-cyanure de cuivre. Il se forme ainsi un utricule rempli de la solution bleue de sulfate de cuivre. La membrane brune qui s'est formée au contact des deux solutions est un colloïde imperméable à la fois au ferro-cyanure de potassium et au sulfate de cuivre. Si cela n'était pas, on verrait peu à peu le contenu de l'utricule se troubler par formation nouvelle de ferro-cyanure de cuivre, ou le liquide extérieur faire de même. Le liquide à l'intérieur du sac formé, reste clair; mais le volume augmente de plus en plus parce que de l'eau pure pénètre de la solution extérieure vers le liquide de la cellule artificielle.

On peut aussi procéder de la manière suivante : introduire dans une solution diluée de sulfate de cuivre, une goutte d'une solution *fortement sucrée* de ferro-cyanure de potassium. On substitue ici partiellement au ferro-cyanure le sucre comme substance principale osmo-active.

La membrane en question est donc une membrane semi-perméable, c'est-à-dire imperméable au corps dissous, mais perméable au corps

dissolvant, l'eau dans ce cas particulier. On a montré que pour expliquer des phénomènes semblables qui se passent dans les cellules vivantes, on est forcé d'admettre que le plasma fonctionne comme le sac de la cellule artificielle de Traube. On analysera plus loin le détail de ce phénomène dans la cellule vivante.

De ce qui précède, il faut surtout retenir ceci: que la membrane semi-perméable étant formée, la solution concentrée de sulfate de cuivre incluse semble attirer à elle l'eau du liquide dilué dans lequel elle est plongée et dont elle n'est séparée que par la mince couche de ferro-cyanure de cuivre colloïdal. Il y a donc un mouvement, c'est-à-dire une énergie dépensée. La force avec laquelle un corps est attiré à travers une membrane semi-perméable dans une cellule artificielle ou naturelle a reçu le nom de *force osmotique*. Comme cette force joue un rôle excessivement considérable dans la plupart des phénomènes de la vie des végétaux, il convient de connaître les procédés par lesquels on peut en étudier la valeur.

Les membranes décrites dans l'expérience précédente sont si délicates qu'on ne saurait les utiliser pour des expériences quantitatives. Guidé par cette observation que dans les végétaux les membranes semi-perméables (protoplasma) sont soutenues par un squelette, une enveloppe cellulosique, on a imaginé de faire reposer la membrane artificielle de ferro-cyanure de cuivre sur une résistance de terre de pipe, laquelle, par sa perméabilité, correspond à la cellulose qui entoure le protoplasma végétal. A cet effet on fait se déposer dans les pores d'un élément de Daniel le ferro-cyanure de cuivre colloïdal. Cela étant réalisé on peut utiliser l'appareil comme *osmomètre*. Il suffit de remplir le cylindre d'une solution de sulfate de cuivre ou de toute autre solution pour laquelle le ferro-cyanure de cuivre est imperméable : on ferme l'appareil au moyen d'un bouchon traversé par un tube manométrique. Ce cylindre étant placé dans l'eau, cette dernière traverse non seulement l'enveloppe poreuse mais aussi la substance colloïdale qui l'imprègne et vient, attirée par la solution interne, diluer le suc de la cellule artificielle. L'énergie avec laquelle l'eau est attirée dans cette cellule est mesurée en pression barométrique. On se sert à cet effet de manomètres très étroits pour diminuer le volume et éviter des corrections.

Il s'agit ici de phénomènes particuliers de diffusion. En effet, on a mis en présence deux liquides miscibles; il n'y a pas d'équilibre puisque l'un est de l'eau pure et l'autre une solution concentrée. Mais, comme la membrane semi-perméable ne laisse pas passer les corps dissous, il n'y a que les molécules de l'eau qui pénètrent.

Il ne s'agit cependant pas ici que d'une question de dilution, car il est facile de démontrer que la pression exercée sur la colonne de mercure

varie avec la nature des substances dissoutes, alors même que l'on utiliserait des solutions de même concentration absolue. Les expériences ont montré d'ailleurs qu'ici comme dans beaucoup d'autres phénomènes de la chimie physique il s'agit d'effets relatifs au *nombre des molécules* du corps dissous et que la pression que peuvent exercer ces molécules dans les conditions indiquées est celle qu'elles exerceraient si elles étaient à l'état gazeux. On a donc été amené à imaginer que dans le dissolvant les molécules qui sont les corpuscules ultimes du corps dissous tendent à s'éloigner les unes des autres comme le font les molécules d'un gaz. Cette force vive de translation s'exerce contre les parois de la cellule artificielle ou naturelle ou, dans le cas de l'expérience citée, contre la colonne de mercure.

L'anhydride carbonique qui a pour formule chimique CO_2 a pour poids moléculaire $44 (C = 12, O_2 = 2 \times 16)$; à la pression de 760 mm. et à T O°C, 44 gr. de CO_2 occupent le volume de 22,4 litres. Si on vient à comprimer ce volume à 1 litre, ce gaz en se dilatant fournira une pression de 22,4 atm. De même si on dissout dans un litre d'eau 342 gr. de saccharose ou sucre de canne ($C_{12} H_{22} O_{11} = 12 \times 12 + 22 \times 1 + 11 \times 16 = 342$), cette solution dans l'osmomètre exercera une pression osmotique équivalant à 22,4 atm.

En effet, l'expérience démontre qu'une solution de saccharose à 1 % exerce une pression de 0,655 atm. — Soit $342 \times 0{,}655 = 22{,}4$ atm.

Les expériences ont montré que la pression osmotique d'une solution correspond à la pression qu'exercerait la substance dissoute au même état moléculaire, sous forme de gaz ou de vapeur, sous le même volume et à la même température. Par conséquent, pour obtenir la pression d'une atmosphère, il suffit de dissoudre d'un corps, une quantité exprimée en grammes par son poids moléculaire, dans 22 litres d'eau. Ceci revient à dire que des solutions équimoléculaires sont équivalentes au point de vue de l'osmose.

Ces notions ont une valeur capitale dans l'étude des échanges, des pressions, de la croissance et des mouvements des végétaux inférieurs ou supérieurs.

Il convient de citer ici une méthode biologique qui permet d'évaluer le dynamisme végétal dû à cette cause : La cellule des végétaux, à l'état nécessaire pour la démonstration que nous allons faire, contient, dans son milieu, une grande vacuole remplie d'une solution. Si cette cellule a été plongée dans l'eau elle est gonflée par la pression osmotique, car son plasma étant semi-perméable n'a laissé passer que l'eau, et l'énergie de volume développée par la solution qu'elle renferme s'exerce tout d'abord sur l'utricule protoplasmique qui est très peu élastique et indéfiniment extensible. Laissé à lui-même, ce dernier finirait, comme les

cellules artificielles de Traube au ferro-cyanure de cuivre, par éclater sous la pression interne, comme crève une bulle de savon sous la pression du gaz qui se dilate. Mais la pression exercée sur l'utricule protoplasmique vient s'appliquer contre la membrane cellulosique qui est élastique et résistante; tout d'abord distendue, cette membrane, en vertu de la cohésion de ses parties constituantes, résiste à cette pression comme le fait la paroi d'une chaudière lorsque la pression n'excède pas une limite. A ce moment la cellule est rigide. La cohésion de la membrane est assez forte pour résister à la pression osmotique qui tend à la dilater.

Tout ceci ne peut être réalisé qu'à condition de supposer que la membrane plasmique est semi-perméable, c'est-à-dire qu'elle est imperméable aux corps dissous à ce moment dans son suc cellulaire. On démontre facilement que tel est le cas en laissant dans l'eau des morceaux lavés de carotte dont les cellules sont remplies de glycose, ou de betterave rouge dont les vacuoles sont colorées par un pigment rouge. Ces substances organiques, qu'il est très facile de déceler dans l'eau de macération, ne diffusent nullement dans le liquide ambiant.

On peut encore s'en rendre mieux compte en faisant l'expérience suivante : On détache de la face inférieure d'une feuille de *Tradescantia* colorée en rouge un lambeau d'épiderme; on peut prendre à la place des lambeaux des pétales de fleurs rouges *(Dahlia, Rosa,* etc.) ou, mieux encore, les poils colorés en rouge orangé du pétiole ou du pédoncule d'une Gesnéracée, le *Sciadocalyx.*

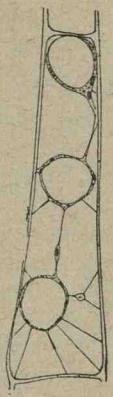


Fig. 2. — Cellule plasmolysée d'un poil du pédoncule de *Sciadocalyx.*

Si on vient à placer ces objets frais dans une solution assez concentrée de saccharose ou d'un sel neutre, comme le nitrate de potasse, on voit au bout de peu de temps le sac protoplasmique se détacher de la membrane cellulosique de la cellule et bientôt former au milieu de la cavité un utricule clos qui renferme encore le suc coloré mais dont le volume a diminué. La coloration du suc est devenue plus intense *(fig. 2);* il y a donc eu extraction d'eau hors de ce suc; cette eau est venue se répandre tout d'abord à la périphérie du sac protoplasmique dans l'espace compris entre l'utricule rétracté et la membrane cellulosique, puis à travers la membrane cellulosique dans le milieu extérieur. Mais la matière colorante dissoute dans le suc cellulaire ne s'est pas répandue en même temps, car on ne voit pas l'eau périplasmique colorée, et le suc s'est concentré. Par conséquent le protoplasma se comporte comme une membrane semi-perméable.

Ce phénomène a reçu le nom de plasmolyse. Il permet de mesurer la valeur approchée de la pression osmotique du suc cellulaire. Il suffira, en effet, de connaître la concentration de la solution qui produit un commencement de plasmolyse pour savoir que la solution du suc cellulaire est un peu moins concentrée. Par cette méthode, on arrive à déterminer non seulement la pression interne du suc cellulaire mais aussi à établir ce qu'on a nommé le *coefficient isotonique*. Pour avoir une détermination exacte, absolue, il faudrait aussi tenir compte de l'imbibition protoplasmique et de la tension superficielle de l'ectoplasma.

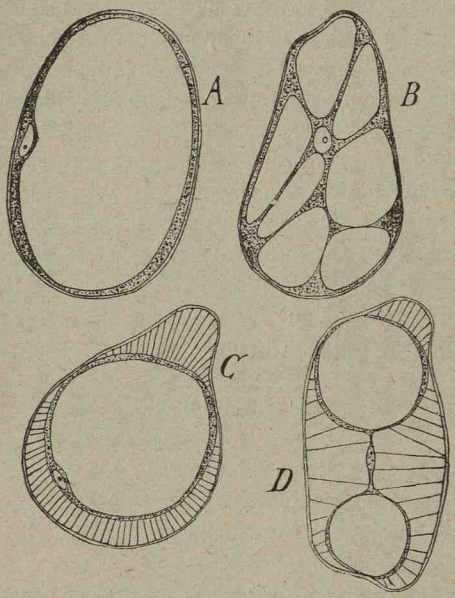


Fig. 3. — Cellules de la pulpe de la baie du *Symphoricarpus racemosus*. *A*. La vacuole centrale unique (suc cellulaire) a refoulé le sac protoplasmique contre la paroi ; on y voit le noyau en blanc. — *B* Il y a plusieurs vacuoles ; le plasma est en réseau et le noyau central. — *C*. Cellule du type *A* plasmolysée dont le sac protoplasmique reste uni à la membrane par une infinité de fils d'ectoplasma. — *D*. Dans cette plasmolyse on voit deux vacuoles unies par une anastomose protoplasmique.

D'après ce qui a été dit plus haut, les solutions équimoléculaires seraient équivalentes, par conséquent *isotoniques* ou *isosmotiques*. On peut alors se demander pourquoi établir des coefficients puisqu'ils sont donnés par le poids moléculaire des corps considérés. Or, il s'est trouvé que la loi qui se vérifie le plus souvent pour les substances organiques les plus répandues dans les végétaux souffre de nombreuses exceptions quand on substitue à ces substances des sels minéraux.

Si on exprime par le chiffre 2 la pression exercée par une molécule-gramme dissoute dans un litre d'eau, quand il s'agit de la saccharose,

$$\left.\begin{array}{l} 342\ C_{12}\ H_{22}\ O_{11}\ \text{saccharose}\ldots \\ 180\ C_{6}\ H_{12}\ O_{6}\ \text{glycose}\ldots\ldots \end{array}\right\} \text{cœfficient isotonique : 2}$$

on trouve que, tandis que le sucre de raisin a un pouvoir osmotique exprimé par le coefficient 2, des quantités équimoléculaires de sels inorganiques divers dissoutes dans le même volume ont un coefficient plus fort.

Ainsi :

174	K_2SO_4	Sulfate de Potassium	4
101	KNO_3	Nitrate de Potassium	3
226	$K_2C_4H_4O_6$	Tartrate de Potassium	4
58,5	NaCl	Chlorure de Sodium	3

Donc 5,13 % de saccharose équivaut à 1,01 % de nitrate de potassium.

Pour expliquer cette anomalie et d'autres fonctions des solutions salines, on a eu recours à une théorie, selon laquelle les molécules salines seraient, dans les solutions diluées, totalement ou en partie dissociées. De même que des micelles complexes peuvent être dissociés en micelles plus simples et finalement en molécules ordinaires qui entrent en vraie solution, de même ces substances auxquelles on donne le nom d'électrolytes voient leur molécule brisée en acide d'une part, et en base d'autre part (ions).

Presque toute la chimie analytique est basée sur cette propriété des solutions qui permet de rechercher d'une part les bases et, d'autre part, les acides. Si cela est, les propriétés des solutions sont celles d'un mélange, ce qu'on exprime en disant que cette solution jouit de propriétés additives. Les acides en solution et les alcalis jouissent également des mêmes propriétés additives, c'est-à-dire sont plus ou moins dissociés. Tous ces corps sont, en solution, des électrolytes, c'est-à-dire qu'ils conduisent l'électricité en se décomposant en ions positifs ou négatifs. On croyait autrefois que le courant électrique produisait cette dissociation $\left(\overset{+}{Na} \text{ et } \overset{-}{Cl}\right)$. Mais on a montré qu'en réalité le courant ne fait que polariser les ions préformés. On peut se servir de cette découverte, c'est-à-dire de la variation de la conductibilité électrique, pour déterminer le degré de dissociation (ionisation) et aussi la composition des solutions et, en particulier, celles des végétaux et des solutions nutritives.

Connaissant les lois de la pression osmotique et la valeur des coefficients isotoniques, on pourra, à chaque instant, déterminer par la méthode de la plasmolyse, la concentration du suc cellulaire exprimé soit en % du sel plasmolysant soit en gramme-molécule. Le plus souvent on se sert de solutions de nitrate de potassium à 1, 2, 3, 4, 5, 10 %. Chaque 1 % équivaut à 3,36 atmosphères de pression. La température influe peu sur le pouvoir osmotique.

La pression d'une solution de saccharose peut être exprimée par la formule

$$P = n.\ 0{,}652\ (1 \times \alpha t)$$

P = pression, n la concentration exprimée en %, t la température et α un facteur de température qui est le même que celui déjà connu depuis

longtemps pour la pression des gaz. L'analogie entre les propriétés des solutions et des gaz se vérifie ainsi jusque dans les moindres détails.

La connaissance précise des lois de la dissociation et de la théorie des ions est d'une grande importance en biologie. Tout d'abord elle permet d'entrevoir les réactions qui peuvent se passer dans l'organisme lorsque des solutions diluées jouent un rôle chimique. Elle permet d'analyser le problème de l'action des substances chimiques dans les phénomènes de la croissance, de la morphogénèse, des poisons ou des excitants, de la fermentation. Ainsi, lorsque dans un problème de biologie on constate qu'un sel comme le chlorure de sodium a une action déterminée, le problème actuel est de savoir s'il faut l'attribuer au ion Cl ou au ion métallique. En outre, les propriétés des acides tant minéraux que végétaux en solution diluée dépendent, comme on le sait maintenant, de l'activité des ions Hydrogène à charge positive, et, d'une manière analogue, les propriétés des bases sont déterminées par l'activité de leurs ions hydroxyles OH. La puissance relative des acides et des bases dépend par conséquent du nombre des ions H ou OH contenus dans l'unité de volume de la solution, et ce nombre dépend du degré de dissociation de l'électrolyte considéré. Il ne faut donc pas oublier que les substances différentes sont ou peuvent être, aux différentes concentrations, inégalement dissociées. Ces notions ont une importance capitale dans l'étude du mode d'action des ferments.

Ainsi l'action nocive des acides sur la germination des semences dépend de la concentration des ions Hydrogène. Cette action nocive commence aux concentrations suivantes :

	Zea Mays	Pisum
HCL, HNO_3, H_2SO_4	$1/3200$	$1/22800$
$C_2H_4O_2$ (acide acétique)	$1/400$	$1/3200$

Les valeurs sont exprimées en concentration moléculaire.

On le voit, les semences d'espèces différentes sont inégalement sensibles, mais la proportionnalité reste approximative.

Dans les expériences et les considérations précédentes nous n'avons considéré que le cas strictement théorique de cellules limitées par des membranes parfaitement semi-perméables, c'est-à-dire qui sont perméables au dissolvant et imperméables au corps dissous. En réalité, le plasma ne saurait être absolument imperméable aux substances dissoutes. Si cela était, il ne pourrait se faire aucun échange de cellule à cellule et, par conséquent, l'organisme ne pourrait se nourrir. Quelques exemples montreront que parfois le corps dissous passe à travers la membrane avec la même facilité, donc la même vitesse que le dissolvant et même quelquefois plus vite.

Si on vient à mettre des lentilles d'eau *(Lemna sp.)* ou les poils radicaux du *Triana bogotensis* ou des filaments de *Spirogyra* sur une solution très diluée de bleu de méthylène (0,001 — 0,0005 %) on voit que dans le suc des cellules s'accumule en grande quantité la matière colorante (qui s'y combine avec le tanin), de telle manière que les cellules en deviennent presque noires. On peut se servir pour démontrer cette perméabilité du plasma vis-à-vis de certaines substances, de matières colorantes artificielles comme la cyanine, le violet de méthyle ou le Neutral-rot. Dans mes études sur les oxydases j'ai montré que le pyrogallol traverse avec facilité les membranes plasmiques et vient colorer certaines granulations de la cellule pendant que celle-ci est encore vivante. Il en est de même de l'iodure de potassium, qui, en concentration suffisante, force l'entrée si bien gardée du protoplasma et, décomposé par les peroxydes des cellules actives, vient colorer l'amidon dans la cellule vivante, plasmolysable.

Très probablement, dans toutes les expériences de plasmolyse, les sels en solution modérément concentrée passent à travers le protoplasma, mais en quantité si petite en comparaison de celle qui reste dans le liquide qui baigne l'objet d'expérience que, dans ces conditions un peu sommaires, la membrane plasmique paraît parfaitement semi-perméable.

La perméabilité du sac protoplasmique varie d'ailleurs beaucoup selon les substances. Si au lieu d'utiliser une solution concentrée de saccharose de 10 à 12 % on lui substitue une solution équimoléculaire de glycérine, on obtient au début et en se servant des mêmes cellules, une plasmolyse tout à fait semblable. Mais, tandis que l'état plasmolysé se maintient pendant plusieurs heures dans le cas où l'on emploie de la saccharose, dans la glycérine la plasmolyse diminue peu à peu et la cellule reprend finalement sa rigidité primitive. Pour que cela ait pu se faire il faut nécessairement qu'une certaine quantité de glycérine ait passé du milieu plasmolysant à travers le protoplasma dans le suc cellulaire. On ne peut imaginer en effet que l'eau extraite tout d'abord en vertu de la concentration plus grande du liquide extérieur ait de nouveau pénétré dans la cellule, car on ne voit pas la modification qui aurait pu se faire dans la cellule pour attirer de nouveau l'eau. Il est bien plus indiqué d'admettre, ce qui est, que la glycérine, en vertu de la diffusion à travers une paroi plus perméable à ce corps qu'à la saccharose, a pénétré peu à peu dans le suc cellulaire dont la concentration s'équilibre ainsi vis-à-vis du liquide extérieur. La plasmolyse par la glycérine est donc pour nous l'exemple de ce qui a généralement lieu dans une plus faible mesure. Le protoplasma n'est pas parfaitement semi-perméable, il est simplement beaucoup plus perméable au dissolvant qu'au corps dissous.

BIBLIOTECA CENTRALĂ UNIVERSITARĂ BUCUREȘTI

On sait depuis longtemps que les colloïdes passent difficilement à travers les membranes de cette catégorie. On est allé jusqu'à croire qu'aucun colloïde ne pouvait dialyser à travers les membranes animales ou végétales. Ceci est trop absolu et on citera dans la suite plusieurs colloïdes qui traversent les membranes.

En ce qui concerne les alcools, il s'est trouvé que la membrane plasmique est plus perméable à la glycérine qu'à la saccharose, et beaucoup plus perméable aux alcools simples. Il en est de même de l'urée.

Si l'alcool éthylique en solution aqueuse n'a aucune action plasmolysante comparé à une solution équimoléculaire de glycose ou de saccharose, c'est que la membrane plasmique est aussi perméable, dans ce cas, au corps dissous qu'au dissolvant. Les deux cheminant avec la même vitesse il ne peut y avoir plasmolyse. Beaucoup de corps chimiques se comportent de même: les alcools mono-atomiques, les éthers, les cétones, les aldéhydes, caféïne, antipyrine, acétamide, carbonate d'ammonium. La facilité avec laquelle certains de ces corps traversent la membrane (corps perméants) leur confère des propriétés narcotiques pouvant s'exercer rapidement; quelques-uns, qui sont des poisons, passent avec vitesse, tuent le protoplasma avant qu'il n'ait eu le temps de se plasmolyser ou de se contracter. L'alcool, l'aldéhyde formique sont d'excellents fixatifs, comme on dit, c'est-à-dire qu'ils tuent le plasma sans plasmolyse.

Constitution physique du protoplasma et de ses enveloppes.

Il a été dit plus haut que le plasma participe de la nature des colloïdes, c'est-à-dire qu'il peut être, selon les circonstances, à l'état de fausse solution, par conséquent semblable à un liquide, à une fausse solution d'albumine (blanc d'œuf), à l'état de colloïde visqueux, gélatine, et finalement solide.

Lorsqu'on plasmolyse une cellule de plante quelconque, même de celles dont le plasma se meut avec rapidité, on voit le plasma se détacher de la membrane cellulosique. A supposer que le plasma soit en fausse solution lorsque l'eau pénètre dans la cellule, il devrait s'y dissoudre. En réalité il reste suspendu comme un sac dans le liquide qui le baigne. C'est donc qu'à sa périphérie il y a une membrane qui empêche le mélange de se faire. En employant un grossissement suffisant on remarque à la périphérie du plasma une zone hyaline homogène bien différente de la masse grise et finement granuleuse plus profonde. On a donné le nom d'*hyaloplasme* à cette zone. Les observateurs peu attentifs n'ont pas remarqué que dans l'immense majorité des plasmolyses la zone

hyaline ne se détache pas nettement mais qu'en se retirant elle reste, au moins pour un temps, en communication avec la membrane de la cellule par une infinité de filets hyalins. L'image que l'on obtient est identique à celle qu'on verrait se former en essayant de détacher deux feuillets unis par une substance de nature visqueuse. Il y a donc à la périphérie de chaque protoplasme une zone bien caractérisée de nature visqueuse. C'est cette zone à laquelle nous avons donné le nom d'*ectoplasma*, ne voulant pas la considérer comme un membre de la cellule mais seulement comme une formation transitoire. On l'a aussi nommée plus tard *plasmoderme*.

Certains ont été jusqu'à lui attribuer une véritable individualité, c'est la *membrane plasmique* des auteurs. Mais la difficulté de la définir est grande, car nous avons vu que du côté de la membrane elle ne se détache qu'imparfaitement; elle adhère au *plasma granuleux* vers lequel elle ne présente jamais de contour défini. D'autres y ont vu simplement l'expression de la tension superficielle faisant naître à la périphérie une zone de plus grande résistance comme il s'en forme autour de tous les liquides en gouttes. Ainsi, lorsqu'on exprime dans de l'eau le contenu protoplasmique des boyaux d'algues non cloisonnées telles que *Vaucheria*, on voit que chaque goutte de plasma reproduit autour d'elle-même un nouvel ectoplasma. Ceci montre mieux que toute autre chose que la dite membrane plasmique est un appareil transitoire dû en partie à la tension superficielle. Mais les curieuses propriétés de cette couche, dont quelques-unes seront étudiées dans la suite, montrent qu'elle est sous la dépendance du plasma vivant qui, par le jeu de son autorégulation, en modifie la perméabilité selon les circonstances.

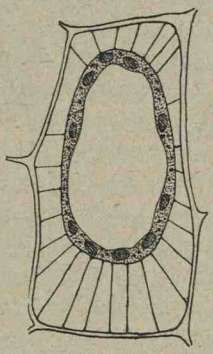


Fig. 4. — *B.* Cellule plasmolysée de la feuille d'*Elodea canadensis* (v. *fig. 1*).

Le plasma est limité de la même manière au contact des vacuoles et du suc cellulaire. On appelle souvent cette membrane plasmique interne *tonoplasma*.

Laissons de côté ce que cette zone, l'ectoplasma, a de commun avec le plasma vivant quant à sa sensibilité et sa faculté de s'adapter aux diverses circonstances, pour ne retenir que ce qui est plus abordable à l'investigation.

Quelque variables qu'elles soient, ces membranes plasmiques possèdent cependant quelques propriétés générales constantes. Il a déjà été question de leur grande perméabilité vis-à-vis de l'alcool, de l'éther, de divers narcotiques, des alcaloïdes, etc. On peut se demander ce qui détermine la plus grande vitesse de perméabilité de ces substances à tra-

vers l'ectoplasma. Si l'on se souvient de l'analogie parfaite qui existe entre les propriétés des gaz et des solutions, on ne sera pas étonné de voir citer comme explication une expérience de physique relative à la perméabilité du palladium.

Que l'on prépare une cellule (ampoule) de ce métal, remplie du gaz azote et munie d'un tube en relation avec un manomètre, et qu'on plonge cet appareil dans une atmosphère d'hydrogène, on verra peu à peu la pression dans l'ampoule augmenter. C'est que l'azote ne peut passer à travers le palladium tandis que l'hydrogène le traverse ; l'enveloppe métallique fonctionne donc comme une membrane semi-perméable. Quant à la raison qui fait que l'hydrogène traverse la paroi métallique, raison qui nous intéresse ici spécialement, c'est que le gaz se dissout dans ce métal comme le charbon dans le fer.

Une autre expérience a été donnée comme exemple classique des conditions de perméabilité de l'ectoplasma : dans un osmomètre formé par de la vessie de porc imbibée d'eau, on verse un mélange d'éther et de benzol; on plonge l'appareil dans l'éther pur. Dans ces conditions le niveau monte dans l'osmomètre, l'éther, par conséquent, passe à travers la membrane mouillée. Ceci trouve son explication dans le fait que l'éther est un peu soluble dans l'eau, tandis que le benzol ne l'est pas. Ces expériences nous donnent l'image de ce que doit être l'état de l'ectoplasma vis-à-vis des substances pour lesquelles il est perméable. Ces corps perméants doivent être solubles dans la substance qui imprègne cette couche limite. De leur plus ou moins grande solubilité dans la substance imprégnant l'ectoplasma dépend la rapidité de leur pénétration.

Parmi les substances qui imprègnent l'ectoplasma, on a placé des corps gras comme la cholestérine et la lécithine et d'autres corps gras analogues (Protagon et Cérébrine) qui semblent ne faire défaut à aucune cellule. Dans ces graisses phosphorées imbibées d'eau (jusqu'à 40 %) se dissolvent un grand nombre de substances étrangères à la vie de la cellule et qui, cependant, passent à travers les membranes plasmiques. Ce sont, en particulier, les bases de beaucoup de matières colorantes dont on se sert en technique microscopique pour colorer le plasma vivant, tandis que leurs sels, qui sont insolubles dans ces graisses, sont incapables de traverser l'ectoplasma. Cette théorie est d'ailleurs insuffisante, car il faudrait enfin expliquer pourquoi les électrolytes dissociés en ions finissent par passer et dans quelles circonstances. En outre, plusieurs expériences récentes montrent que la perméabilité de l'ectoplasma varie selon les mélanges de substances en question. Ainsi, dans une expérience, on a pu constater que des concentrations élevées de cristalloïdes additionnés d'alcools de la série grasse ou de la série aromatique ne conservent pas leurs propriétés plasmolysantes et que, par conséquent,

elles sont devenues diffusibles (saccharose 7 %, alcool méthylique 3 %).

Les sels d'alumine modifient également la perméabilité des membranes plasmiques.

Pour expliquer la permeabilité conditionnelle de l'éctoplasma on a recours aussi à la théorie de la tension superficielle. On a en effet remarqué que certaines substances qui facilitent la perméabilité, comme les matières grasses, sont justement celles qui diminuent la tension superficielle de l'eau. De tous les liquides, l'eau a la tension superficielle maximum à la température ordinaire. La loi de Gibbs-Thompson nous dit que toute substance qui tend à abaisser la tension superficielle, de l'eau par exemple, doit s'accumuler dans la couche surface, couche limite, et cette accumulation se continuera jusqu'à ce que le travail exercé contre la pression osmotique égale celui gagné par la diminution de surface. Les substances qui tendent à augmenter cette tension superficielle sont refoulées de la surface et y sont donc moins concentrées que dans la masse générale de la solution; les substances colloïdales qui ont peu d'action osmotique s'accumulent plus fortement à la surface que de vrais électrolytes ; les sucres ont seulement un faible effet sur la tension superficielle; les sels qui augmentent la tension sont refoulés de cette surface, les protéides et les graisses qui la diminuent, de même que certains sels, s'accumulent à la surface et tendent à y former une couche plus concentrée. Dans des recherches récentes, on a montré que les alcools de la série grasse, par exemple l'alcool éthylique, établissent pour le plasma un état de perméabilité remarquable pour autant qu'on les ajoute à l'eau dans une proportion qui est celle dans laquelle ils diminuent la tension superficielle de l'eau de 1 à 0,68. Ces proportions sont: pour l'alcool méthylique 15 %, éthylique 10 %, propylique 4,5 %, etc. Si on met des cellules normales dans de l'eau qui tient de ces alcools en solution, non seulement l'alcool pénètre dans les cellules mais l'ectoplasma, étant devenu plus perméable, laisse diffuser les matières qui étaient précédemment retenues dans le suc cellulaire; on voit alors diffuser dans le liquide extérieur les tanins, les matières colorantes roses ou bleues. On a également montré par un autre procédé que l'addition de substances qui diminuent la tension superficielle facilite à la fois l'endosmose et l'exosmose ; c'est le procédé de la conductibilité électrique : on se sert pour cette démonstration de gros morceaux d'une algue marine le *Laminaria saccharina;* on place ces morceaux dans de l'eau de mer de façon à empêcher la communication de l'eau de mer d'un côté et de l'autre par un bouchon vivant. A ce moment et dans l'eau de mer la résistance au passage du courant électrique était égale à 1020 Ohm.; si maintenant on remplace l'eau de mer par une solution équimoléculaire de sel marin (Na Cl), au bout de cinq minutes la résis-

tance descend à 830 Ohm. En replaçant l'appareil dans l'eau de mer la résistance reprend sa valeur primitive, mais si l'on ajoute à la solution de chlorure de sodium une petite quantité de chlorure de calcium, la résistance se maintient normale. On doit comprendre ceci de la façon suivante: le chlorure de sodium à cette concentration est un décoagulant de l'ectoplasma, il se disperse, il abaisse la tension superficielle: dès lors les ions de chlorure de sodium sont capables comme d'autres électrolytes de cheminer à travers les membranes semi-perméables du tissu vivant. L'addition du chlorure de calcium qui est un coagulant, qui, par conséquent, augmente la tension superficielle, empêche le passage des ions; la conductibilité est donc diminuée. Il en est de même des narcotiques, comme l'éther et le chloroforme qui modifient aussi beaucoup cette semi-perméabilité.

On a aussi considéré la perméabilité de l'ectoplasma comme dépendant de sa nature de filtre, à mailles ultra-microscopiques, réseau qui serait susceptible de se dilater ou de se rétrécir selon les circonstances extérieures. On voit dès lors que toutes ces recherches tendent à montrer que, dans la perméabilité, c'est la couche ectoplasmique qui joue un rôle par les substances qui s'y accumulent et qui, soit en faisant varier la tension superficielle de cette couche, soit en permettant aux substances qui cherchent un passage à se dissoudre, soit enfin en modifiant le réseau du filtre ultra-microscopique, facilite ainsi les échanges. Il est donc clair que ces théories, qui semblent au premier abord s'opposer les unes aux autres, amènent exactement aux mêmes résultats puisque dans la théorie du filtre les substances qui augmentent le diamètre des mailles sont justement celles qui diminuent la tension superficielle et celles dans lesquelles on a constaté que les matières perméantes se dissolvent sont aussi celles qui diminuent la tension superficielle. Une expérience illustre bien cette manière de voir. Nous avons vu plus haut que le bleu de méthylène passe facilement à travers l'ectoplasma. On peut se servir, pour la démonstration de ce fait, des cellules d'une Algue *(Spirogyra)*. Le contenu de cette algue se colore très rapidement en bleu intense dans une solution aqueuse; mais si on ajoute à l'eau une petite quantité d'éther, la pénétration du bleu de méthylène cesse, l'éther s'accumulant dans la couche ectoplasmique, et, cet éther ne dissolvant pas le bleu de méthylène, celui-ci ne peut traverser cette limite; mais si, au lieu de bleu de méthylène, dans cette dernière expérience, on utilise la vésuvine, soluble dans l'éther, la pénétration se continue comme si l'on n'avait pas ajouté d'éther.

La perméabilité de l'ectoplasma des différentes plantes varie. La question de la pénétration des matières salines dans l'intérieur des cellules n'est donc pas uniquement réductible, pour le moment, à une

question de physique moléculaire. La nature donnée des plasmas avec leurs propriétés spécifiques est à prendre en considération dans chaque cas. Chaque sorte de plante paraît posséder une perméabilité spécifique de son plasma par laquelle elle est apte à faire un triage, une sélection des substances dissoutes qui lui sont offertes. L'analyse des cendres de plantes inférieures qui, plongées dans un milieu de composition uniforme comme l'eau de mer et cependant laissent pénétrer des proportions diverses de sels dissous, nous renseigne d'une manière éloquente sur le pouvoir actif des membranes plasmiques. On sait depuis longtemps que les varechs, ou grandes algues marines appartenant à l'ordre des *Algues brunes*, accumulent une forte proportion d'iodures, tandis que l'eau de mer en contient seulement des traces (0,000001 %) ; d'autres plantes accumulent de la silice (Graminées, Equisétacées, etc.), d'autres de l'alumine (Lycopodiacées, Cyathéacées) alors que le plasma de la grande majorité des plantes est relativement imperméable pour ces combinaisons.

Les grandes Algues brunes suivantes, qui vivent souvent côte à côte dans l'Océan et que la tempête rejette mélangées sur le rivage, présentent cependant des différences notables quant à la composition de leurs cendres.

	Fucus vesiculosus.	F. nodosus.	F. serratus.	Laminaria.
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
FeO	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_2	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,36
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
I	0,31	0,46	1,13	3,08

Un autre exemple frappant du pouvoir d'élection nous est fourni par le *Viscum album* (Gui) dont on a comparé les cendres avec celles de la plante hospitalière. On sait en effet que ce semi-parasite élit son domicile sur des végétaux très variés :

				Viscum sur		
	Peuplier.	Robinia.	Sapin.	Peuplier.	Robinia.	Sapin.
Cendres	3,037	2,063	1,609	3,401	2,132	3,139
P_2O_5	4,769	3,458	7,887	26,229	12,025	13,109
SiO_2	5,813	11,773	2,033	4,791	6,413	1,219
CaO	66,467	75,038	67,429	332,555	45,392	27,133

GRANDEAU et BOUTON.

Ce pouvoir électif ressort tout aussi clairement des chiffres suivants relatifs à des plantes de marécages vivant côte à côte.

	Stratiotes aloides.	Nymphæa alba.	Chara sp.	Phragmites communis
Potasse	**30,82**	14,4	0,2	8,6
Soude	2,7	**29,66**	0,1	0,4
Chaux	10,07	18,9	**54,8**	5,9
Silice	1,08	0,5	0,3	**71,5**

CHAPITRE II

CAPTATION ET TRANSFORMATION DE L'ÉNERGIE

Dans le présent chapitre on veut surtout considérer la plante comme une machine dont le mécanisme compliqué est donné et qui varie suivant les espèces considérées, comme il y a variation dans les divers moteurs d'une catégorie, par exemple les moteurs à vapeur qui, tous, utilisent la même forme d'énergie, mais effectuent une qualité de travail différente.

Il s'agit donc ici exclusivement ou principalement de physique biologique et non de physiologie biologique.

Il est tout d'abord utile de déterminer grossièrement quels sont les matériaux au moyen desquels s'édifie la plante, car l'énergie, telle que nous pouvons l'observer, est toujours liée à des modifications de la matière.

Les éléments chimiques qu'on rencontre dans tous les végétaux sont en première ligne :

les éléments de l'air, Azote, Oxygène, Carbone;

» de l'eau, Hydrogène, Oxygène.

Parmi les substances minérales qui entrent comme partie intégrante dans tous les végétaux, il faut énumérer :

le Soufre, le Phosphore, le Chlore, et les métaux : Potassium, Magnésium, Calcium, Fer;

parfois Sodium, Silicium, Manganèse, rarement Aluminium.

L'analyse d'un végétal se fait par combustion. Tout d'abord se dégage l'eau non combinée qui était contenue dans la plante à cet état, puis l'oxygène s'emparant du carbone des combinaisons organiques, s'il est en quantité suffisante, donne de l'anhydride carbonique et, en s'emparant de l'hydrogène, forme de la vapeur d'eau.

Les autres combinaisons se retrouvent à l'état de cendres dont on peut déterminer la composition par l'analyse chimique. Après un grand nombre d'analyses on élimine les corps chimiques qui n'apparaissent que dans quelques organismes et on retient ceux qui ne manquent à aucun. Une analyse plus soignée nous montre que le végétal, dans ce qu'il a d'essentiel, est constitué par des combinaisons organiques, c'est-à-dire des combinaisons dans lesquelles le carbone entre comme corps principal

et grâce aux propriétés duquel sont possibles le grand nombre de dérivés de ce corps.

Ces combinaisons sont de deux catégories :

les corps ternaires comprenant : Carbone, Hydrogène, Oxygène;

les corps plus complexes azotés, comprenant : Carbone, Hydrogène, Oxygène et Azote; et les corps dits Albuminoïdes, qui comprennent, en outre, le Soufre et le Phosphore.

Pour bien saisir toute l'importance des considérations qui vont suivre, des notions sérieuses de chimie végétale sont nécessaires, l'étudiant fera bien de revoir ce chapitre lorsqu'il aura terminé son cours de chimie organique.

On distingue l'*énergie cinétique* ou force vive, c'est-à-dire celle des masses en mouvement, de l'*énergie potentielle*, c'est-à-dire de la capacité de produire du travail. Chacun reconnaît facilement l'énergie cinétique, mais l'énergie potentielle n'apparaît que dès qu'elle cesse d'être potentielle, c'est-à-dire emmagasinée. (Voir les cours de physique.)

Il y a diverses qualités d'énergie :

l'énergie calorifique (et lumineuse) ;

l'énergie électrique;

l'énergie chimique.

Les physiciens nous ont appris à mesurer ces formes d'énergie; l'énergie cinétique s'exprime par la vitesse, le calorique par la température, l'énergie électrique par le pouvoir électromoteur, etc.

On admet en principe que ces diverses formes d'énergie sont capables d'être transformées les unes dans les autres. On peut les comparer comme puissance et établir des équivalents, c'est-à-dire exprimer le travail auquel correspondent des quantités définies de ces divers modes d'énergie.

La mieux étudiée est la chaleur, dont on connaît d'une manière très approchée l'équivalent mécanique, c'est-à-dire le déplacement de masses connues qu'elle peut effectuer. Aussi rapporte-t-on le plus souvent presque toutes les manifestations de l'énergie au calorique. On admet que la quantité d'énergie dans l'Univers est constante. Lorsque l'énergie, par exemple la chaleur, disparaît à nos sens, c'est qu'elle est transformée en une autre manifestation. Ainsi un morceau de fer chauffé, en se refroidissant dans une vapeur ou un gaz en vase clos, dilate ce gaz, qui peut actionner un piston.

Pour obtenir la combinaison des éléments chimiques, le chimiste dépense de la chaleur; dans d'autres réactions, comme dans les oxydations, les explosions, etc., de la chaleur se dégage. Cette chaleur n'apparaissait point, elle était latente, c'est-à-dire remplacée par la force qui maintenait associées les molécules que l'oxydation ou l'explosion a disloquées.

L'imbibition.

Il a été dit plus haut que presque toutes les matières qui constituent la partie essentielle de l'être vivant, sont susceptibles d'imbibition, c'est-à-dire qu'elles absorbent plus ou moins avidement de l'eau. Les corps colloïdes, tels que les membranes des cellules, qu'elles soient cellulosiques ou non, le plasma et ses dérivés, l'amidon, tous retiennent l'eau avec une grande force. Pour les dessécher, il faut une action prolongée de la chaleur. L'eau d'imbibition n'y est pas retenue simplement, mécaniquement, comme le serait celle d'une éponge. Les pressions les plus fortes suffiraient à peine pour exprimer l'eau qui imprègne en dernier ressort toutes les substances végétales.

On connaît les effets puissants que peuvent exercer des morceaux de bois sec qu'on mouille dans la fissure d'une roche et qu'ils font éclater. Le gonflement des semences sèches, mises dans l'eau, a souvent été cité comme preuve de l'énergie qui peut être développée pendant l'absorption de l'eau : Un appareil fort simple est en usage dans les laboratoires : dans un cylindre on verse quelques semences sèches; sur ces semences repose un piston terminé à son sommet par un plateau sur lequel on peut mettre des poids. Si on vient à verser de l'eau sur les graines, on les voit par leur gonflement soulever des poids considérables. Il suffirait de déterminer le poids qui empêcherait les semences de gonfler pour connaître la force avec laquelle l'eau est absorbée durant l'imbibition des colloïdes végétaux.

La quantité d'eau qui peut être absorbée varie d'ailleurs avec les substances; la cellulose lignifiée du bois en retient généralement 48 à 51 %; la membrane gélifiée d'un Nostoc peut absorber jusqu'à deux cents fois son poids d'eau.

Or, comme il sera démontré plus loin, cette propriété d'imbibition varie avec l'état micellaire du colloïde ; celui-ci peut se modifier par le chimisme du végétal. Telle membrane, ou portion de membrane, qui était peu capable d'imbibition, le devient souvent brusquement par l'action des ferments. Si l'eau arrive au contact de cette substance, elle est absorbée avec énergie, il y a augmentation de volume et, en se gonflant, ce corps, s'il vient à rencontrer une résistance, développe un effort mécanique considérable.

Qu'on se garde cependant de confondre l'énergie avec laquelle l'eau est retenue et absorbée et la quantité d'eau qui peut ainsi entrer en solution dans le colloïde, car il se peut que la phase gélifiée ou imbibée soit brève, mais qu'elle se passe avec dépense énorme d'énergie.

Il faut, pour empêcher le gonflement de l'amidon sec, une pression de 2073 kg. par cm. L'énergie avec laquelle cette eau est retenue, diminue assez rapidement avec l'augmentation d'imbibition. Tandis qu'il suffit d'une faible pression pour exprimer une partie de l'eau absorbée dans l'imbibition totale d'une Laminaire, il faut déjà, à 170 % d'eau d'imbibition, une pression de 16 atmosphères ; à 93 %, 200 atmosphères suffisent à peine.

Durant l'imbibition, c'est-à-dire lors de la pénétration des molécules d'eau entre les complexes moléculaires des colloïdes, il se dégage de la chaleur. Ceci ne peut provenir évidemment que de la désagrégation de l'édifice moléculaire complexe des micelles secs.

Mais il suffit pour nous de savoir que les actions moléculaires par lesquelles l'eau est retenue par les colloïdes sont mesurables et atteignent une valeur considérable. On conçoit, dès lors, que dans la germination des semences, l'imbibition de l'embryon, suivie du gonflement, puisse suffire pour briser la résistance des téguments et les faire éclater.

A propos de l'ascension de l'eau dans le végétal et des forces qui interviennent dans ce phénomène, il sera également question de l'imbibition. Ces notions trouveront, en outre, leur application dans l'étude des conditions de déhiscence de certains fruits et des semences.

Turgescence.

On a vu précédemment dans quelles conditions l'eau et les substances dissoutes traversent les membranes semi-perméables ou plus ou moins perméables. Il a été question alors de la pression osmotique. Nous ne parlerons ici que des effets mécaniques de cette pression. Si la cellule n'était entourée que d'une membrane plasmique, la pression osmotique n'aurait pour effet que de dilater indéfiniment la cellule jusqu'à ce qu'elle éclate. Mais ordinairement, le sac protoplasmique distendu vient s'appliquer contre la membrane cellulosique résistante; cette dernière est tout d'abord dilatée, mais, en vertu de sa cohésion, elle résiste à une pression modérée. La pression osmotique interne venant s'arc-bouter sur la résistance fournie par la cohésion de la membrane, l'appareil devient rigide.

On ne saurait mieux comparer cette rigidité qu'à celle d'un ballon de gutta-percha rempli d'un gaz. Tant que le gaz ne remplit pas absolument le vide du ballon, celui-ci est flasque et sans rigidité, mais si on insuffle une plus grande quantité de gaz, la membrane est distendue et l'appareil devient rigide.

On appelle ce phénomène de la rigidité des cellules végétales *turgescence;* les cellules, à cet état, sont dites turgescentes.

Parfois, la pression osmotique atteint une valeur telle que la membrane ne peut résister et que la cellule éclate. Des cellules qu'on a fait végéter dans des solutions concentrées de glycérine ou de tout autre aliment en excès, transportées brusquement dans l'eau, éclatent avec force. Souvent les grains de pollen chargés de sucre éclatent lorsqu'on les examine dans l'eau sous le microscope.

La rigidité ne peut se manifester que s'il y a antagonisme entre deux forces; ici, l'une est donnée par la pression du suc cellulaire, l'autre, par la résistance de la membrane élastique.

Dans le phénomène de la tension des tissus, le même principe se retrouve. La rigidité de la plupart des organes herbacés dépend principalement de la turgescence. Cette dernière est inégale, selon les tissus ou les régions. Lorsque ainsi des tissus de tension inégale sont unis, celui qui exerce la plus forte pression étire l'autre qui résiste, il y a rigidité. L'exemple le plus connu est la hampe du pissenlit. Lorsqu'elle n'est pas fendue, elle forme un cylindre creux, rigide, capable de supporter un gros capitule. Fendue en quatre lanières, chacune d'elles s'enroule vers l'extérieur en raison de la pression maximum des tissus internes; alors chaque lanière a perdu la majeure partie de sa rigidité.

Tout ceci est comparable à l'état d'un ressort de montre dans sa boîte. Le ressort est comprimé à l'intérieur d'une résistance. Cette compression a exigé un travail; si, pour une raison ou une autre, par exemple par un déplacement, le ressort arrive à se libérer, il donne d'un coup toute l'énergie qui y était contenue à l'état potentiel.

De même une chaudière sous pression; si on vient à ouvrir un robinet, la pression de la vapeur, qui était appliquée contre les parois de la chaudière, se porte autre part et peut, par exemple, venir actionner le piston d'une machine. Par conséquent, toute turgescence, toute tension de tissus, est un état dynamique, susceptible de fournir l'énergie quand il y a détente.

La détente peut être fournie, par exemple, à l'intérieur d'un tissu lorsque l'élasticité de la membrane, qui est l'appareil de résistance, vient à diminuer. Si la cellule est entourée de toute part, la pression osmotique ne s'applique plus contre la membrane mais contre la nouvelle résistance qui est l'environnement.

Il importe peu, en ce qui concerne le travail à effectuer, à quelle substance chimique est due la pression osmotique. Aussi voyons-nous chez les différentes plantes, la turgescence être produite par les corps les plus variés.

La fermeté de l'oignon, la rigidité des pétales d'une rose, sont dues au

dextrose; l'acide malique joue le rôle osmotique principal dans les Crassulacées (plantes grasses); les pétioles des *Rheum* (Rhubarbes), qui peuvent soutenir d'immenses limbes, doivent leur rigidité pour au moins 60 % à l'acide oxalique; dans la moelle de l'*Helianthus annuus* (Grand Soleil), le salpêtre (KNO_3) fournit près de 50 % de l'énergie, et, dans les *Gunnera scabra*, cette dernière est due pour la moitié au chlorure de potassium. La saccharose dans le *Beta vulgaris* (Betterave), établit également plus de la moitié de la rigidité.

Comme le fait de la turgescence repose sur la présence des membranes semi-perméables, il est évident que si cette propriété vient à être détruite la rigidité cesse immédiatement. C'est pourquoi les organes herbacés des végétaux tués par la vapeur n'ont plus aucune rigidité.

La valeur de la pression osmotique dans les végétaux varie selon les plantes et les organes des plantes. Cette pression qu'on détermine ordinairement par le procédé de la plasmolyse ne peut être parfaitement évaluée dans ces conditions. Il faudrait tenir compte en outre de l'imbibition protoplasmique et de sa tension superficielle. L'analyse des sucs et les déterminations physico-chimiques indirectes (abaissement du point de congélation ou de la tension de vapeur des solutions incriminées) permettront d'évaluer la différence.

En moyenne, cette pression atteint 5-10 atmosphères; mais on la voit descendre à 3 ou monter à 20 atmosphères, ce qui correspond à 1,5-3 % de KNO_3 ou 7-15 % de saccharose. Cependant, dans les organes de réserve, par exemple dans les bulbes de l'*Allium Cepa* (Oignons), les tubercules, les rhizomes ou les racines *(Beta vulgaris)*, qui sont bourrés de sucres (glycose ou saccharose), cette pression peut atteindre 15 à 20 atmosphères, c'est-à-dire qu'il faut une solution de nitrate de potassium supérieure à 5 % pour amener la plasmolyse. Dans plusieurs fruits cette pression est également énorme.

Il faut cependant remarquer que très souvent la pression osmotique dépasse de beaucoup celle qui est nécessaire pour maintenir le système en rigidité. Dans beaucoup de feuilles la pression dépasse 20 atmosphères; celle qui serait nécessaire ne dépasse pas 10 atmosphères.

On conçoit dès lors que si cette énergie peut être dérivée elle pourra effectuer un travail mécanique considérable. La variation de pression est facilitée chez les végétaux par plusieurs actions chimiques. Par exemple, si un corps à poids moléculaire élevé comme la saccharose ($C_{12} H_{22} O_{11}$) se dédouble pour former deux molécules d'hexose ($C_6 H_{12} O_6$), en vertu du principe des solutions équimoléculaires, la pression devient deux fois plus forte. Si la saccharose s'oxyde pour former 6 molécules d'acide oxalique ($C_2 H_2 O_4$) la pression devient six fois plus élevée, trois fois plus lorsque l'oxydation se porte sur le glycose ($C_6 H_{12} O_6$).

La plante règle en effet sa turgescence selon le lieu : rochers secs, sables du désert où elle l'élève; elle la diminue dans les lieux humides.

D'autre part, lors de la condensation de molécules simples en molécules plus complexes, comme dans le cas bien connu de l'union de deux molécules d'hexose ($C_6 H_{12} O_6$) en une de saccharose ($C_{12} H_{22} O_{11}$), la pression s'abaisse de moitié.

Enfin la pression peut disparaître si le corps soluble devient brusquement insoluble. Par exemple si le glycose ou la saccharose sont remplacés par l'amidon, poudre insoluble et, par conséquent, inerte à ce point de vue. Tout aussi souvent ces substances servent à épaissir la membrane, et cette insolubilisation diminue la pression. Partout où doivent s'accumuler des réserves on voit les substances génératrices simples, les sucres du type $C_6 H_{12} O_6$ se condenser, par exemple, en saccharose, en inuline, en amidon, en cellulose, dont le poids moléculaire est beaucoup plus élevé.

D'autre part, une partie des substances qui fonctionnent comme matières osmotiques peuvent subir des transformations par lesquelles une partie de leur substance est éliminée sans que leur puissance osmotique soit diminuée. C'est ainsi que les sucres de la formule $C_6 H_{12} O_6$ peuvent voir, au cours de la respiration, une partie de leur carbone et de leur hydrogène brûlés en devenant des acides de la formule $C_4 H_6 O_6$ (acide tartrique) ou de l'acide citrique $C_6 H_8 O_7$, ou de l'acide malique $C_4 H_6 O_5$. Cela se comprend aisément, une molécule de glycose fournit une molécule d'acide; le pouvoir osmotique ne varie pas. Il se fait ainsi, dans le chimisme des cellules des divers organes du végétal, des modifications incessantes suivies parfois de variations lentes ou brusques de la turgescence. On verra dans la suite de nombreux exemples de cette variation.

Ainsi en précipitant l'acide oxalique par un sel de calcium. (Ex. *Tradescantia* mis dans des solutions hypotoniques.)

Production d'énergie

(Respiration, Aérobiose et Anaérobiose).

Les plantes en activité ont besoin, en chaque point de leur masse, d'avoir à leur disposition une certaine quantité d'énergie à utiliser pour les diverses réactions et travaux qui se passent dans la profondeur des tissus. C'est l'énergie qui entretient la vie, et toute plante ou organe de plante dans lesquels des modifications chimiques incessantes n'ont pas lieu, sont morts ou à l'état de vie latente. Un organe mort est incapable

de développement; l'organisme à l'état de vie latente peut reprendre son chimisme et se développer de nouveau selon la loi morphologique, à condition que les circonstances combinées, qui sont nécessaires pour mettre en jeu l'énergie potentielle emmagasinée dans ses réserves, soient réalisées. Le phénomène par lequel l'énergie emmagasinée ou potentielle est mise en liberté au profit de réactions qui se passent dans l'être vivant, reçoit le nom de *respiration.*

Les combinaisons chimiques accumulées dans le végétal ont nécessité, pour pouvoir se constituer, la dépense d'une certaine quantité d'énergie. Cette énergie, et nous ne considérons pour un instant que les combinaisons organiques, peut être mise en évidence, soit par le phénomène de la combustion, par lequel ces corps complexes reviennent à un état moléculaire plus simple, état sous lequel ils ne peuvent plus être brûlés, comme l'eau et l'acide carbonique, soit par un phénomène de dislocation semblable à celui qui s'observe dans la décomposition d'un explosif.

Les physiciens mesurent l'énergie mise ainsi en liberté en tenant compte de la chaleur dégagée. Une réaction chimique de cet ordre est dite *exothermique ;* elle met en liberté une certaine quantité de chaleur qu'on peut mesurer au calorimètre. Ces réactions exothermiques ne sont pas toujours des phénomènes de dislocation ou de rupture de molécules. Durant la combinaison du Fer au Soufre il y a également dégagement d'énergie :

$$Fe_2 + S_2 = 2\,FeS + 23800 \text{ calories.}$$

(Les symboles chimiques employés représentent toujours une quantité exprimée en grammes et correspondant au poids moléculaire.) Il ne faut pas oublier que la quantité de chaleur dégagée ne représente pas toujours exactement la chaleur de formation du composé, mais peut provenir aussi en partie du changement d'état physique du produit résultant. Ainsi, en se comprimant, un gaz dégage de la chaleur.

Dans toutes les réactions du végétal, la chaleur dégagée n'est pas une mesure de l'énergie mise à la disposition du végétal, mais seulement de celle qui n'a pas été utilisée et qui se perd comme chaleur. Aussi voit-on dans les respirations bien menées, la chaleur dégagée n'être qu'insignifiante, alors que la combustion a pu être énergique ou la dissociation profonde. Chaleur dégagée signifie donc le plus souvent, pour la plante, énergie gaspillée. Il y aura donc lieu de connaître dans chaque cas le ou les composés chimiques qui sont oxydés ou dissociés, déterminer les quantités qui entrent en réaction et connaître la chaleur qui serait dégagée en dehors de l'organisme par la combustion des mêmes substances.

Ainsi chacun sait qu'un moyen de se procurer de la chaleur consiste

dans l'oxydation de combustible d'origine organique comme le bois, la tourbe, le charbon, le pétrole. En brûlant complètement, les matières organiques fournissent de l'anhydride carbonique et de l'eau. 1 gr. des substances suivantes dégage, par combustion :

Huile d'olive	9328 calories.
Protéine	5000 calories.
Dextrose	3992 calories.
Amidon	4123 calories.

(Ici 1 calorie est = à l'échauffement d'un gramme d'eau de 0° — 1°.)

Dans la série organique, la chaleur de formation d'un corps, qui est égale à la chaleur de combustion du composé, moins la chaleur de combustion de ses éléments, augmente avec la complexité de la molécule.

Ainsi :

CH_4	2119
C_2H_6	3704
C_3H_8	5292
C_4H_{10}	6872
C_5H_{12}	8471
C_6H_{14}	9992

Des molécules complexes retiennent donc à l'état potentiel de l'énergie dont la valeur augmente régulièrement à mesure que s'élève le poids moléculaire. Les combinaisons chimiques qui constituent les aliments de réserve représentent, par conséquent, un capital d'énergie constamment à la disposition du végétal. On comprend que cela étant, la respiration, qui est l'ensemble des phénomènes chimiques par lesquels de l'*énergie* qui avait été utilisée pour souder entre eux des corps chimiques *devient libre*, constitue, pour le végétal comme pour l'animal, la principale dépense d'entretien de la machine vivante; c'est le combustible qui est brûlé pour mettre en jeu l'organisme.

On peut distinguer deux catégories de respiration : la première se fait sans intervention de l'oxygène atmosphérique, c'est la respiration sans oxygène, la vie sans air, l'*anaérobiose*. La seconde nécessite l'intervention de l'oxygène, c'est la respiration à l'air, c'est l'*aérobiose*.

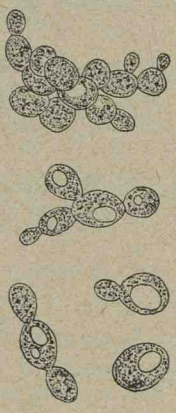


Fig. 5. — Cellules bourgeonnantes du *Saccharomyces vini*.

L'anhydride carbonique est le plus souvent le produit gazeux dégagé, ce qui a permis aux anciens physiologistes de dire que la respiration consiste en une combustion des réserves végétales avec émission d'anhydride carbonique. Mais on sait, depuis Pasteur, que cela n'est que l'une des formes de la respiration, mais que le schéma est insuffisant à exprimer l'allure de la respiration dans tous les organes et chez tous les êtres.

Le type d'une respiration anaérobie est celle du *Saccharomyces vini* (levure du vin), qui produit la fermentation du suc de raisin.

Lorsqu'elle est en train, l'action de la levure sur le milieu nutritif peut être exprimée par la formule suivante :

$$\underset{\text{glycose}}{C_6H_{12}O_6} = 2\,\underset{\text{alcool}}{C_2H_5OH} + 2\,\underset{\text{anhydride carbonique}}{CO_2}$$

c'est-à-dire que le glycose se dissocie en deux fractions sans intervention de l'air, en alcool et en anhydride carbonique. Il y a, en même temps, de la chaleur dégagée.

D'ailleurs, la levure n'est pas tenue de ne respirer que de cette façon. Sur les fruits, à l'air, sa respiration est aérobie comme il sera indiqué plus loin.

Cette respiration sans air, durant laquelle les produits formés sont l'alcool et l'anhydride carbonique, est aussi celle de beaucoup d'organes végétaux quand ils sont soustraits à l'action de l'atmosphère. Ainsi des graines amylacées en germant sous l'eau produisent beaucoup d'alcool. Les racines des arbres qui arrivent à être inondées, produisent, dans ce stade d'asphyxie relative, de l'alcool et de l'anhydride carbonique. Il y a, comme dans la fermentation alcoolique citée plus haut, dégagement d'une certaine quantité d'énergie. En effet, la théorie et l'expérience démontrent que la formule de fermentation peut être exprimée par :

$$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_5OH + 2\,CO_2 + 57\,500 \text{ cal.}$$

Cette chaleur dégagée est celle qu'on sait se produire dans les cuves dans lesquelles on fait fermenter le moût. En général, cette réaction se fait avec perte considérable d'énergie, sous forme de chaleur émise. Il y a là une forme de respiration qui rappelle la respiration normale aérobie en ce qu'il y a dégagement d'anhydride carbonique. Mais la quantité d'énergie libérée est douze fois moins forte. Pour obtenir le même travail il faut donc dans cette forme de respiration la destruction d'une beaucoup plus grande quantité de sucre que dans le phénomène de la respiration aérobie, où la combustion est complète.

Plusieurs savants ont émis l'opinion que l'oxydation se fait quand même, mais qu'elle est interne, c'est-à-dire qu'elle se passe à l'intérieur de la molécule par une transposition d'atomes. Si cela était, il y aurait

une grande analogie entre cette forme de la respiration anaérobie et la respiration aérobie. Mais tel n'est pas nécessairement le cas. On connaît des micro-organismes qui, à l'abri de l'air, ou tout au moins sans son intervention proportionnée, font subir à des composés chimiques des dégradations accompagnées d'émission d'énergie sans que de l'anhydride carbonique soit dégagé.

Ainsi les bactéries lactiques, qui jouent un si grand rôle dans toute l'industrie laitière et qui pullulent dans le fromage en maturation, décomposent activement le lactose ou un sucre plus simple en quatre ou deux molécules d'acide lactique.

$$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3 + x \text{ calor.}$$

De même dans la fermentation butyrique, celle qui se passe dans le lait aigri, à l'abri de l'air, les micro-organismes qui y vivent et se multiplient sans air, dégradent le sucre de la façon suivante :

$$\underset{\text{glycose}}{46\,C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{acide butyrique}}{38\,C_4H_8O_2} + \underset{\text{acide acétique}}{15\,C_2H_4O_2} + \underset{\text{anhydride carbonique}}{94\,CO_2} + \underset{\text{hydrogène}}{224\,H} + \underset{\text{eau}}{18\,H_2O}$$

$$\text{ou aussi } C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 4\,H.$$

D'autres organismes désagrègent la cellulose dans la profondeur de la vase des marécages en respiration anaérobie, les uns *(Bacillus cellulosæ)* selon la formule :

$$\underset{\text{cellulose}}{C_6H_{10}O_5} \longrightarrow \underset{\substack{\text{hexose}\\(\text{sucre}).}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{méthane}}{3\,CH_4} + \underset{\text{anhydride carbonique}}{3\,CO_2}$$

les autres en dégageant de l'hydrogène et de l'anhydride carbonique.

On a cru pendant longtemps que la mesure de chaleur dégagée par une réaction ou absorbée exprimait réellement la libération ou l'enchaînement de l'énergie durant les réactions.

Tel n'est pas nécessairement le cas. Certaines réactions, qui sont endothermiques, produisent un travail mesurable par la pression exercée.

Ainsi :

$$PH_4Cl = PH_3 + ClH$$

Ce procès absorbe de la chaleur, mais fournit une pression d'à peu près 20 atm., et fournit donc du travail. Il y a sans doute quelque chose d'analogue dans le phénomène de la dislocation du sucre.

On voit que l'entretien de la vie, chez plus d'une plante microscopique, se fait sans intervention de l'oxygène et sans dégagement d'anhydride

carbonique. Le rôle de ces micro-organismes dans la nature est d'ailleurs évident; ils peuvent pulluler là où ceux qui sont construits de manière à ne pouvoir vivre à la longue sans air ne sauraient exister. Ainsi dans la vase compacte des marécages, sous l'eau, où se sont accumulés des détritus organiques. Ce sont les agents de la décomposition des matières organiques à l'abri de l'air. On connaît les quantités considérables de méthane, ou gaz des marais (CH_4), qui se dégagent à la suite de ce travail actif. En hiver on voit ce gaz combustible s'accumuler sous la glace qui recouvre les étangs.

Très probablement, dans la profondeur des tissus végétaux, là où l'oxygène arrive difficilement, se font constamment de semblables dégradations ou d'autres, selon les agents de catalyse présents. Les respirations anaérobies ne sont donc pas limitées aux micro-organismes, mais doivent nécessairement toujours se produire là où l'accès de l'air est entravé. Ainsi les pommes privées d'oxygène, les semences de pois ou de lupin germant sous l'eau. Seulement il ne faut pas oublier que la nature de ces dégradations *dépend de la réserve* qui est à disposition et des actions chimiques qui sont possibles dans des circonstances données. Il serait puéril de vouloir ramener toutes ces catalyses anaérobies à un seul schéma. En particulier il faut se garder de croire que dans la respiration anaérobie il doive nécessairement se produire de l'alcool. Cela dépendra tout d'abord de la nature des réserves (combustible) puis du mode de dislocation. (V. p. 35.)

Les respirations anaérobies des végétaux supérieurs ne sont jamais que temporaires; à la longue leur vitalité souffre de cette asphyxie.

S'il existe de grandes variations quant au chimisme des respirations anaérobies, elles ne sont pas moins importantes si on examine celles qui se passent en présence de l'oxygène de l'air. Lorsque l'action de l'oxygène n'est pas amoindrie et que la réaction atteint son maximum, les produits finaux sont ordinairement l'anhydride carbonique et l'eau.

Lorsque, comme c'est le plus souvent le cas, c'est le sucre qui est oxydé, la réaction se passe selon la formule :

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O + 684{,}000 \text{ cal.}$$

et le rapport entre le volume d'oxygène qui entre en réaction et l'anhydride carbonique qui est exhalé est égal à l'unité. On dit que le quotient respiratoire se rapproche de l'unité

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1$$

Il s'en faut de beaucoup que ce quotient exprime la marche réelle du phénomène dans tous les cas. Bien souvent ce quotient est inférieur

ou supérieur, c'est-à-dire que la quantité d'anhydride carbonique dégagée est inférieure ou supérieure au volume d'oxygène absorbé.

Si on exprime le quotient respiratoire par le rapport

$$\frac{CO_2}{O_2} = \varkappa$$

et qu'on compare ce rapport en ce qui concerne le *Sterigmatocystis nigra* avec la combustion chimique des mêmes substances que celles qui servent de combustible à ce champignon, on aura les chiffres suivants :

	Combustion chimique		Combustion physiologique	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2
Glycose	100	100	100	95
Glycérine	100	85	100	75
Mannite	100	92	100	65
Acide lactique	100	100	100	85
Acide tartrique	100	160	100	162

(D'après PURIEVITCH.)

On voit qu'une partie de l'oxygène est retenue par le végétal.

D'une manière générale, on remarque, tant pour les végétaux inférieurs que pour les végétaux supérieurs, que les phénomènes de l'absorption de l'oxygène et de l'émission du gaz CO_2 sont distincts. Il se produit, par l'oxydation, des corps oxygénés variés, tandis que ces derniers, ou d'autres, fournissent, par décomposition, de l'eau et de l'anhydride carbonique.

Lorsqu'on supprime aux cultures du champignon *Sterigmatocystis nigra* toute nourriture sucrée, la respiration continue cependant mais aux dépens du plasma; le quotient

$$\frac{CO_2}{O_2}$$

diminue insensiblement et tend vers 0,50. C'est dire qu'une grande partie de l'oxygène sert à transformer les corps protéiques en substances oxygénées, et que l'anhydride carbonique provient d'une autre source.

Chez les levures, dans les mêmes conditions, il y a autolyse, c'est-à-dire dégradation des matières protéiques.

Chez beaucoup de plantes l'oxydation fournit, à côté d'une quantité très faible d'anhydride carbonique, des quantités variables d'acides fixes organiques, tels que les acides citrique, tartrique, malique, isomalique, oxalique; c'est, en particulier, le cas de plantes grasses de l'ordre des Crassulacées. Ces plantes accumulent des acides pendant la nuit et en perdent pendant le jour. Sous l'influence de la lumière, l'oxygène devient

capable d'effectuer une oxydation plus énergique; il y a alors dégagement correspondant d'anhydride carbonique. On sait que la température favorise les oxydations. On diminue par conséquent facilement le titre de l'acidité de ces plantes en élevant la température. Les fruits charnus se comportent d'une manière analogue.

Il est donc clair que, dans les conditions données, l'oxydation s'arrête dans une certaine mesure au stade intermédiaire des acides organiques (acide isomalique chez les Crassulacées, malique chez les Cactus, oxalique, malique et citrique chez les Mésembryanthémées), lorsque la lumière ou l'élévation de température n'interviennent pas pour pousser la réaction plus loin.

D'ailleurs, cette production d'acide a lieu un peu partout, et, en particulier, dans les feuilles à cuticule épaisse.

Ce que sera l'intensité de l'oxydation dépendra d'un concours de circonstances à déterminer dans chaque cas. Parmi ces circonstances, on doit signaler la spécificité de chaque catégorie de végétaux; le rapport de la surface à la masse, facilitant ou gênant la pénétration de l'oxygène; les actions secondaires de la lumière et de la température, etc.; la nature des réserves qui peuvent être oxydées (sucres, graisses, albumines, etc.).

On sait depuis longtemps que, lorsque les sucres ou l'amidon des semences sont remplacés par des corps gras, le quotient respiratoire de ces semences est inférieur à l'unité. Tant que le corps gras n'a pas fixé une quantité d'oxygène à peu près semblable à celle qui est contenue dans une combinaison sucrée, le quotient respiratoire s'abaisse jusqu'à 0,3 — 0,6 *(Linum)*.

Plus tard, lorsque les graisses ont disparu, ou qu'il n'y en a plus beaucoup, la production d'acide carbonique se relève et la dissociation de la réserve s'accentue. Les graisses ne représentent qu'une des catégories des réserves hydrocarbonées contenues dans les végétaux. Il faudrait déterminer, dans chaque cas, la nature du corps oxydé et la quantité qui entre en réaction.

Il ne faut pas perdre de vue que, lorsqu'on mesure l'intensité de la respiration aérobie par le quotient

$$\frac{O_2}{CO_2}$$

on n'établit que le rapport de deux termes qui ne sont pas certainement liés. En effet, rien ne démontre que l'oxygène de l'acide carbonique expulsé résulte de l'oxydation de la matière sucrée. L'acide carbonique peut provenir de la dislocation des molécules sucrées ou d'acides, tandis que l'oxygène se porterait sur d'autres combinaisons.

Il n'est pas non plus certain que toute respiration aérobie soit tou-

jours précédée d'une catalyse anaérobie de la forme $CO_2 + C_2H_5(OH)$ à la suite de laquelle l'alcool naissant serait oxydé. On verra, à propos des ferments, les hypothèses auxquelles a donné lieu l'étude des fermentations des sucres.

On ne connaît pas actuellement la succession des phénomènes chimiques qui se déroulent entre l'absorption de l'oxygène et l'émission de l'anhydride carbonique, mais on a quelques bonnes raisons de penser que dans son essence, le phénomène de la respiration, tant aérobie qu'anaérobie n'est pas, comme l'ont pensé les vitalistes, capable seulement de s'effectuer dans l'organisme vivant, c'est-à-dire aux dépens de cellules vivantes. Ainsi la découverte d'un ferment, la zymase, qui en dehors de l'organisme décompose les sucres selon le même schème que les levures en anaérobiose, avec production de CO_2 et d'alcool, a ramené ce phénomène soi-disant vital à une dislocation chimique qui se passe à l'aide d'un catalysateur, le ferment. On a en outre montré qu'en utilisant le froid pour tuer les végétaux on peut maintenir, dans une certaine mesure, une partie des phénomènes de la respiration aérobie.

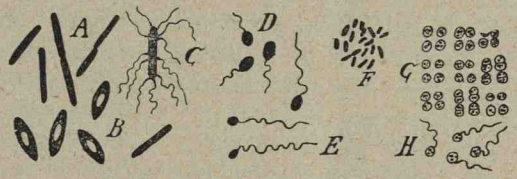


Fig. 6. — *A.* Ferment butyrique : *Bacillus amylobacter;*
B. » *Id.* avec spores (Clostridium);
C » *Id.* cellule migratrice ciliée;
D. Ferment nitreux : *Pseudomonas europœa* (Nitrosomonas);
E. » *Pseudomonas javanensis;*
F. Ferment nitrique : *Bacterium nitrobacter* (Nitrobacter);
G. Sulfo-bactérie : *Planococcus roseus* (bactérie pourpre à grains de soufre);
H. *Id.* zoospores.

Il est à peine besoin d'insister sur l'importance du phénomène de la respiration ansi défini. C'est le moyen le plus actif dont dispose le végétal pour fournir l'énergie nécessaire à un ensemble de réactions qui se passent dans la profondeur de ses tissus. De là aussi la nécessité d'avoir à sa diposition des réserves disponibles sous forme de combinaisons chimiques variées, susceptibles de fournir de l'énergie par leur dissociation ou leur oxydation. Ainsi conçue, la respiration devient le phénomène par lequel la vie est entretenue, comme le feu est entretenu par le combustible. On conçoit, dès lors, la nécessité non seulement pour tous les êtres d'avoir une respiration, mais l'inéluctable obligation dans laquelle se trouvent tous les organes, toutes les cellules, de respirer

sous une forme ou une autre s'ils veulent effectuer un travail quelconque.

Quelques micro-organismes respirent d'une manière qui peut paraître aberrante, mais qui, sans doute, se retrouvera finalement aussi plus ou moins dans les organes de végétaux supérieurs.

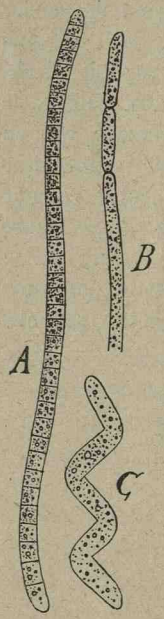


Fig. 7. — Bactéries sulfureuses: A, *Beggiatoa alba;* B, *Thiothrix nivea* des sources sulfureuses; C, *Spirillum sanguineum.* Toutes avec granulations de soufre.

Je veux parler des bactéries nitrifiantes répandues dans toutes les terres arables et dont le rôle, dans la nature, est d'oxyder le carbonate d'ammonium qui est l'un des produits ultimes de la décomposition des matières organiques.

Ce sont des aérobies qui, en oxydant le carbonate d'ammoniaque, développent l'énergie nécessaire à l'entretien de leur existence. Il en est parmi eux qui ne vont que jusqu'au stade acide nitreux (N_2O_3), d'autres, spécifiquement distincts, oxydent les nitrites formés en nitrates. Cette respiration est d'une importance capitale pour l'agriculture, car on lui doit l'enrichissement naturel des terres de labour dans lesquelles on enfouit les engrais ammoniacaux sous forme de fumier de ferme, d'eau de vidanges ou de sels ammoniacaux de l'industrie.

$$(NH_4)_2O + 3O_2 = N_2O_3 + 4H_2O \quad | \quad N_2O_3 + O_2 = N_2O_5.$$

On verra plus loin la manière dont ils s'y prennent pour utiliser l'énergie mise en liberté dans cette réaction exothermique *(Pseudomonas europæa; P. javanensis).*

D'autres micro-organismes qui vivent dans les eaux sulfureuses oxydent le gaz hydrogène sulfuré, délétère pour beaucoup d'organismes, selon l'équation

$$H_2S + O = H_2O + S. + 61000 \text{ cal.}$$

Ce sont des plantes, dans le plasma desquelles se dépose du soufre. *(Planococcus roseus, Sarcina rosea, Planosarcina roseo-persicina, Beggiatoa sp.).* Les *Beggiatoa* peuvent ensuite oxyder le soufre

$$S + 3O + H_2O = H_2SO_4 + 142,500 \text{ cal.}$$

S'il y a beaucoup d'hydrogène sulfuré, le soufre se dépose dans le protoplasma; s'il y en a moins, ces granulations disparaissent par oxydation.

Enfin, dans tous nos marécages, on voit d'autres micro-organismes

(Crenothrix) oxyder les sels ferreux qui sont en dissolution dans l'eau et produire de l'hydrate ferrique selon l'équation :

$$2\,Fe\,CO_3 + 3\,H_2O + O = Fe_2(OH)_6 + 2\,CO_2$$

Chez plusieurs de ces végétaux, l'hydrate de fer se dépose dans la membrane, à laquelle elle communique une couleur brune. L'hydrate ferrique déposé finit par former des couches minérales qui peuvent atteindre une importance considérable.

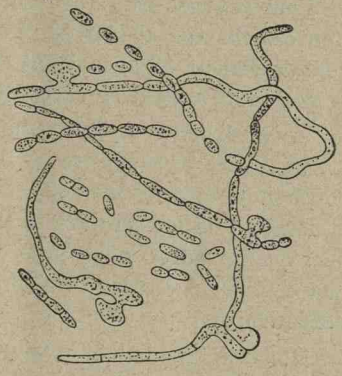


Fig. 8. — Bacterium oxydans. Diverses formes à cellules isolées, disposées en chaînettes et en filaments. (D'après HENNEBERG.)

Dans ces deux dernières respirations, la réserve oxydée n'est plus une substance dite organique; la respiration aérobie aboutit à un déchet qui n'est pas l'acide carbonique. Dans le premier cas c'est le soufre et l'eau, dans le second cas l'hydrate ferrique.

Les bactéries de la fermentation acétique, le *Bacterium aceti*, le *Bacterium oxydans* et les autres bactéries acétiques oxydent l'alcool et produisent de l'acide acétique selon la formule :

$$C_2H_6O + 2\,O = C_2H_4O_2 + H_2O + 113\ cal.$$

Le *Mycoderma vini* brûle directement l'alcool en dégageant de l'anhydride carbonique

$$C_2H_6O + 6\,O = 2\,CO_2 + 3\,H_2O + 323\ cal.$$

Il appartient donc à la catégorie des organismes qui brûlent des réserves organiques et dégagent de l'anhydride carbonique.

Le *Sterigmatocystis nigra* brûle directement le sucre en eau et en acide carbonique

$$C_6H_{12}O_6 + 12\,O = 6\,CO_2 + 6\,H_2O.$$

Les gaz des marais dégagés au cours de la respiration anaérobie des bactéries du groupe butyrique, servent eux-mêmes de combustible à des microbes aérobies *(Bacillus methanicus, B. hydrogenomonas)* qui, à la surface des eaux, brûlent le méthane en CO_2 et H_2O et oxydent l'hydrogène (H_2O).

Nombreuses sont les variantes de la respiration des micro-organismes. Il nous suffit d'avoir montré, par quelques exemples, que l'énergie

dégagée dans le phénomène de la respiration provient le plus souvent d'oxydations de matières organiques avec dégagement d'anhydride carbonique, mais qu'elle peut provenir de réactions très différentes. C'est, en somme, un phénomène assez complexe.

Pour préciser cette étude de la mise en liberté d'énergie, on s'est servi d'un calorimètre, au moyen duquel on déterminait, durant la germination, la chaleur dégagée. Dans des expériences comparatives, on évaluait la quantité d'anhydride carbonique dégagée.

Le calorimètre employé est le thermo-calorimètre de Regnault modifié. La boule du thermomètre est un manchon qu'on peut fermer par un bouchon de verre et dans lequel on introduit les graines en germination. L'élévation de température se transmet au mercure. Par cette méthode, on a pu comparer la quantité de chaleur calculée, en se basant sur la quantité d'anhydride carbonique dégagée, avec celle obtenue par l'expérience.

Quantité de chaleur dégagée en une minute par un kilogramme d'orge :

	Chaleur observée	Chal. calculée d'après l'oxygène absorbé	$\frac{CO_2}{O_2}$
Graines gonflées dans l'eau	5	3	1
Apparition des racines	62	45	0,65
Racine principale de 3 mm.	40	31	0,80
Fin de la germination	15	12	0,95
Parties adultes des tiges portant des feuilles	0	3	1

(D'après Bonnier.)

De ces expériences, il y a tout d'abord à retenir que c'est au début de la germination que la quantité de chaleur dégagée est maximum; cette quantité va en diminuant et, vers la fin de la germination, on ne peut plus constater de chaleur dégagée. Et cependant, à ce moment, la plante continue à dégager de l'anhydride carbonique; par conséquent, théoriquement on devrait constater l'émission de trois calories par minute. Mais, ainsi qu'il a déjà été dit plus haut, cette énergie est utilisée pour un travail; elle n'apparaît donc pas sous forme de chaleur. Il en sera ainsi pendant presque toute la durée de la phase végétative de la plante.

D'autre part, l'expérience montre que la quantité de chaleur dégagée au début est supérieure à celle que prévoit le calcul.

Dans des calculs de ce genre, il ne faut pas oublier qu'en ne tenant compte que de la chaleur de formation de l'anhydride carbonique, on ne mesure pas la quantité totale de la chaleur émise. Il faut ajouter à cette quantité la chaleur dépensée dans la combinaison du carbone avec l'eau

qui entre dans la constitution des combinaisons hydro-carbonées. Lorsque, comme dans le cas qui nous occupe, le corps oxydé est l'amidon ou le sucre, le calcul basé sur la quantité d'oxygène absorbée ou la quantité d'anhydride carbonique dégagée, ne fournit que les 6/7 de la chaleur observée. En tenant compte de cette cause d'erreur on voit que, dans les germinations, la plante dégage un surplus de chaleur qui ne peut provenir du phénomène de combustion; cet excès est dû, apparemment, à la dislocation des molécules complexes en molécules plus simples, comme, par exemple, la transformation de l'amidon et des celluloses en sucres.

Dans les considérations précédentes, on a toujours considéré la respiration aérobie des plantes supérieures comme se faisant aux dépens de substances hydro-carbonées. Mais, quand ces dernières sont épuisées, les matières protéiques sont disloquées. Lorsqu'on cultive des champignons ou des algues sur des milieux dépourvus d'hydrates de carbone mais riches en peptone, on voit ce corps protéique se disloquer et fournir de l'ammoniaque.

Les phénomènes d'oxydation (respiration aérobie) dépendent chez beaucoup d'organismes de la tension partielle du gaz oxygène. Mais la proportion de ce gaz, dans l'air, étant constante, il n'y a pas à tenir compte de ce facteur dans la majorité des cas. On a aussi remarqué que pour la plupart des plantes le quotient respiratoire $\frac{CO_2}{O_2}$ reste sensiblement le même aux différentes concentrations d'oxygène. Il en est tout autrement des plantes anaérobies. Nous avons vu qu'il en est qui respirent selon les deux manières (aérobiose et anaérobiose facultatives). (*Saccharomyces*, Bactéries) selon l'oxygène à disposition. D'autres, comme les Bactéries sulfureuses qui sont cependant des aérobies, sont tuées ou altérées par l'oxygène à la tension où il se trouve dans l'atmosphère; il faut une pression moindre. Aussi les voit-on se tenir dans les eaux de marécage au-dessous de la surface. Si on vient à les cultiver dans des vases, on les voit, selon leur appétence pour l'oxygène, former des accumulations qui se traduisent souvent par des lignes ou niveaux se déplaçant selon la tension de l'oxygène. (Voir Aérotropisme.)

Comme on l'a vu dans les organes adultes, la respiration aérobie se fait sans qu'on constate une émission notable de chaleur. Cependant dans certaines fleurs et notamment dans la spathe ou cornet des Aroïdées on a remarqué une élévation de température qui atteint souvent 15-20° au-dessus de la température ambiante.

La chaleur.

Certaines réactions chimiques se passent à une basse température; il faut parfois refroidir un mélange pour obtenir une combinaison donnée. Souvent, au contraire, il faut élever la température pour permettre à deux corps de réagir l'un sur l'autre.

Lorsqu'il s'agit de substances cristallisables, leur point de fusion est situé à un degré fixe et invariable pour l'espèce chimique. Il faut donc fournir à un système chimique une quantité définie de chaleur pour que ses éléments commencent à réagir les uns sur les autres.

A ce point de vue, la chaleur ambiante joue un rôle comme réservoir d'énergie pour le végétal. De même que, pour amorcer la combustion d'un corps oxydable, il faut tout d'abord amener ce corps à une température convenable, de même les plantes ont besoin d'être exposées à une température convenable. On sait que le phosphore s'allume à une basse température, tandis que pour le soufre, le bois, le charbon, il faut des températures plus élevées.

Toutes les réactions du végétal sont, de manière analogue, amorcées par une température donnée (*seuil* de température).

Les algues des neiges *(cryoplancton)* qui, parfois, colorent ce milieu en rouge, en vert ou en brun, manifestent toute leur activité à des températures qui ne s'élèvent jamais au-dessus de zéro. De grandes Algues brunes effectuent toutes leurs fonctions dans les mers arctiques, dont l'eau, probablement, ne s'élève jamais au-dessus de zéro et dont la température s'abaisse jusqu'à — 1,8°. Tout autour des flaques de neige du Jura et des Alpes, même dans la neige, se développent de nombreuses Phanérogames : *Ranunculus glacialis, Soldanella alpina, Scilla bifolia,* fleurissent au contact de la neige; d'autres: *Primula elatior, Polygonum viviparum, Veratrum album, Alchemilla pentaphylla,* etc., poussent leurs bourgeons à travers la neige ou l'eau glacée.

Un certain nombre de semences germent déjà à la température de la glace fondante. Pour d'autres, il faut un minimum plus élevé :

Triticum vulgare	0 — 5°
Sinapis alba	0°
Cannabis sativa	0 — 1°
Hordeum sativum	0 — 1°
Viola tricolor	0 — 1°
Linum usitatissimum	1 — 5°
Allium Cepa	1 — 5°

Pisum sativum	1 — 5°
Zea Mays	5 — 11°
Cucumis sativus	15 — 18°
Cucurbita pepo	14°
Theobroma Cacao	11 — 16°

Pour d'autres organismes, il faut élever la température plus haut encore pour amorcer leur développement. C'est ainsi que les microbes, qui sont adaptés à des milieux ordinairement échauffés, comme l'intestin, le fumier en fermentation (35°-70°), c'est-à-dire les bactéries thermophiles, ne commencent à se développer qu'à partir de 35°-50°, températures qui peuvent être mortelles pour beaucoup de végétaux. Les bacilles pathogènes nécessitent souvent une température minimum de 30°.

On appelle 0° spécifique ou *seuil* la température à laquelle il est nécessaire d'amener un organisme pour amorcer son développement; les végétaux sont donc comparables à un thermomètre qui ne marquerait les températures qu'à partir de son 0° spécifique. Des semences, mises dans l'eau, gonflent, mais se refusent à germer tant que cette température n'a pas été atteinte. On les voit pourrir dans l'eau, attaquées par les microbes et les champignons adaptés à des températures plus basses, alors que, en temps normal, c'est-à-dire si la température est suffisante, le jeu des réactions multiples dont elles sont le siège, suffit pour les préserver de l'atteinte de ces ennemis.

Les réactions chimiques végétales ne commencent à s'amorcer qu'à une température minimum qui correspond au 0° spécifique de germination d'un végétal. Mais on sait que le procès chimique se fait avec le plus d'activité et avec le meilleur rendement à une température qui peut ne pas être égale à celle de l'amorce. On peut dès lors établir une courbe exprimant la marche du phénomène aux différentes températures. Souvent cette courbe est symétrique. Le sommet de la courbe correspond à ce qu'on a nommé l'*optimum*. Enfin, si on continue à élever la température, la réaction cherchée cesse de se faire; il y a un *maximum*.

Il ne faut jamais oublier que le minimum, l'optimum et le maximum, dans un procès vital, comme dans tout autre, sont conditionnés, c'est-à-dire ne sont fixes que dans un ensemble de circonstances déterminé, et se déplacent lorsque les circonstances varient.

D'une manière générale, les procès physiologiques vont, tout d'abord, en s'accentuant avec l'augmentation de la température ; l'optimum étant atteint, l'intensité va en décroissant. L'optimum est souvent marqué par le fait qu'à mesure qu'un des facteurs augmente, il s'établit dans l'organisme une modification correspondante laquelle, en s'accumulant, agit

négativement sur le phénomène, qui va ainsi en décroissant. Toute la question de l'optimum, à laquelle on a donné une valeur mystérieuse et biologique, est à revoir. L'optimum est simplement le point culminant d'une action avant qu'elle ne soit entravée par ses propres effets. On citera plus loin de nombreux exemples de cette règle de l'optimum qu'on a, bien à tort, considérée comme générale.

On appelle coefficient de Van't Hoff le facteur d'accélération qui correspond à une élévation de température de 10° ; il varie de 2 à 3.

Le phénomène de la respiration, c'est-à-dire la combustion aérobie, débute souvent à des températures situées au-dessous de 0°.

	$-2°$	$0° + 5°$	
(Detmer)	7,96	10,1	18,7 mgr. de CO_2 p. heure et p. plantule de Blé.

Le plus souvent les végétaux ne commencent à respirer qu'à une température plus élevée. A partir de ce zéro spécifique de la respiration, de ce seuil de température, l'intensité du phénomène va en augmentant régulièrement, la courbe devient souvent une ligne droite; on a cependant également constaté, dans quelques expériences, une courbe à convexité tournée du côté de l'abscisse (v. Assimilation). Très près de la température mortelle, l'optimum est atteint en même temps que le maximum.

Le phénomène de la respiration, comme tous ceux de la vie active, est une réaction chimique et comme tel susceptible d'être analysé et décrit selon les méthodes de la cinétique chimique. La marche d'une semblable réaction dépend de la nature des corps en présence (affinité chimique ou absence d'affinité et aussi de leur température). Ce dernier facteur accélère la vitesse des réactions; pour une augmentation de 10°, la vitesse, c'est-à-dire le temps qu'il faut pour qu'une même quantité de substance soit transformée, est doublée ou triplée. Cette règle assez générale a aussi été vérifiée par les respirations aérobies.

Dans toute étude bien faite de physiologie, il s'agit d'étudier un phénomène par rapport à une variable, toutes les autres conditions restant les mêmes. Les variations de température ont un effet très remarquable sur l'ensemble des procès physiologiques. Il n'y a pas, ni dans ce domaine ni dans d'autres, de lois générales. Les fonctions des différentes espèces de végétaux sont réalisées à des températures qui varient d'espèce à espèce.

L'*Hydrurus penicillatus*, Algue brune de nos ruisseaux et des torrents des montagnes, commence à se développer à la température de la glace fondante ; l'optimum se trouve certainement au-dessous de 10° et toute végétation cesse dans des eaux dont la température dépasse 15°. Dans la plaine, cette Algue atteint nécessairement son développement

maximum durant l'hiver, tandis que dans les hautes Alpes son développement, dans les eaux qui sortent des glaciers, ne se fait qu'à partir de juillet. Ce maximum, peu élevé, n'est pas même atteint par les algues des neiges, du *cryoplancton*. A l'état actif, des températures de quelques degrés au-dessus de zéro suffisent pour les tuer. Mais, pour l'immense majorité des végétaux, le maximum oscille entre 30 et 45°.

Les Algues des thermes (au Yellowstone, à Lipari, à Carlsbad) supportent des températures de 57-75-90° C et certaines bactéries thermophiles de l'intestin sont encore actives à 75° C. A 51°, la plupart des plantes de nos pays, exposées pendant quelques minutes à cette température, meurent.

Ces chiffres varient, d'ailleurs, selon les plantes ; tels végétaux des dunes maritimes sont exposés à des températures de 60-70°. Au soleil, les *Sempervivum* peuvent s'échauffer jusqu'à 52°. Les Lichens, des rochers de l'Erythrée, subissent, pendant longtemps, un soleil de 58-60°.

Ces chiffres ne se rapportent qu'aux périodes de vie active des organismes. S'ils se sont desséchés lentement, comme le font beaucoup de semences, de spores et même des plantes entières, ils supportent la chaleur sèche; certaines spores de Bactériacées *(Bacillus Tyrothrix)* résistent à des températures de 120-140°. A cet état, ces mêmes organismes supportent les températures les plus basses; parfois même, des Algues et des Champignons se laissent emprisonner par la glace et refroidir pendant longtemps sans perdre leur vitalité.

Les organes desséchés, comme les semences, les spores, les cystes, peuvent supporter une chaleur de 100° pendant quelques minutes sans perdre leur faculté germinative.

Somme des températures. — Chaque organisme, chaque fonction de ces organismes exige non seulement une température d'amorce, mais il leur est nécessaire que cette température persiste pendant un temps donné. Un œuf de poule maintenu pendant trois jours à 35-45° ne peut éclore; il faut qu'il soit maintenu à cette température pendant 20-21 jours.

On n'a, malheureusement, sur ce sujet, que des données approximatives en ce qui concerne les plantes.

A 4,6°, le Pois germe en 5 jours, l'Epinard en 9 jours, le Pavot en 10 jours, la Betterave en 22 jours. Il s'agit évidemment, ici, d'accumulations de faibles actions pendant un temps prolongé. Lorsque la somme des actions nécessaires est atteinte, l'organisme se met à fonctionner d'une manière visible.

On a, autrefois, cherché à déterminer la somme des températures nécessaires au développement des plantes en ne tenant compte que des températures enregistrées par le thermomètre au soleil.

D'intéressants résultats ont été obtenus, mais la méthode employée est grossière et manque de précision.

Si on additionne, à partir du 1er janvier, toutes les moyennes journalières de température au-dessus de zéro, jusqu'au moment de la floraison d'une espèce, on obtient une constante thermique :

Corylus Avellana	226
Daphne Mezereum	303
Galanthus nivalis	311
Prunus armeniaca	843
Acer platanoides	1100°
Castanea vesca	3660°

Cette étude, nommée *phénologie*, manque malheureusement de base physique proprement dite, car il est incertain à partir de quelle date il faut commencer à compter ces sommes de températures. En outre, comme on ne part pas du zéro spécifique de chaque plante, on additionne évidemment des températures inutiles. Cependant, avec tous ses défauts, la phénologie a permis de reconnaître plus d'une régularité dans le temps de feuillaison, de floraison et de fructification en fonction de la température.

Nous ne pouvons ici étudier la climatologie dans ses rapports avec la végétation. Cela fait l'objet de la géo-botanique.

La lumière et l'assimilation du carbone.

Le soleil nous envoie l'énergie qui entretient la vie sur la terre. Cette énergie nous arrive sous forme de radiations. Nous nommons radiations lumineuses celles que notre œil perçoit, mais ces radiations ne constituent qu'une partie de l'énergie totale que le soleil émet et qui nous arrive.

Si, au moyen d'un prisme, nous décomposons la lumière solaire, le spectre coloré que nous recevons sur un écran se trouve limité par le rouge et le violet; mais ces limites visibles ne sont pas les limites réelles du spectre. Celui-ci continue, quoique notre œil ne l'aperçoive pas, en deçà du rouge, d'une part, au delà du violet, d'autre part. Un thermomètre suffisamment sensible, transporté dans les diverses régions du spectre, montre que la température monte à partir du violet jusqu'au rouge et s'élève encore au delà de la limite visible. Cette région du spectre qui, au delà du rouge, se manifeste par des effets caloriques, a reçu le nom d'ultra-rouge.

Si nous photographions convenablement le spectre solaire nous obtenons une image du spectre qui s'étend bien au delà du violet. On reconnaît ainsi que le spectre s'étend bien plus loin que la limite visible du violet. Ces rayons qui affectent les combinaisons chimiques de la plaque photographique sont nommés ultra-violets (actiniques).

Il n'y a pas entre les ondulations qui correspondent à ces trois régions (calorique, lumineuse, actinique) de différences fondamentales. Notre appareil visuel n'est sensible qu'à une partie de ces radiations. On peut imaginer qu'il existe, ou qu'il pourrait exister, des êtres dont les yeux seraient sensibles aux radiations ultra-rouges et qui, dans cette région du spectre, auraient une sensation lumineuse.

Ces radiations ne diffèrent que par leur longueur d'onde; les rayons calorifiques obscurs ont la plus grande longueur d'onde, les ultra-violets la plus courte. Cette énergie rayonnante, chaleur rayonnante, lumière, rayons actiniques, joue un rôle prépondérant dans la vie du végétal. La majeure partie de l'énergie emmagasinée par la plante a cette origine.

A l'encontre des animaux, qui ne savent utiliser la lumière pour des synthèses, les plantes s'en servent pour édifier les combinaisons organiques dont devront se nourrir les animaux. Dans les abîmes de la terre, comme dans ceux de la mer, les végétaux habituels ne descendent qu'à la profondeur où pénètre encore une lumière suffisante. Dans les lacs et la mer, la lumière qui traverse l'eau plus ou moins limpide, perd de plus en plus son énergie (elle se transforme en chaleur) et, à une certaine profondeur, l'énergie lumineuse a cessé d'exister : il y a obscurité absolue. Selon la limpidité des eaux, la lumière pénètre plus ou moins profondément. On a déterminé, au moyen de plaques photographiques immergées, l'épaisseur de la couche d'eau illuminée dans le lac de Genève. Elle est de 250 m. en avril et au mois de septembre de 170 m. Ce sont tout d'abord les radiations les moins réfrangibles (rouges) qui sont absorbées, puis, successivement, les plus réfrangibles. Les plantes vertes qui ont besoin, comme il sera montré plus loin, de radiations rouges pour leurs synthèses ne peuvent pénétrer trop profondément dans les eaux; dans le lac de Genève, jusqu'à 25 m. pour les *Cladophora* et 60 m. pour la mousse d'Yvoire [1]. Aux Algues vertes des bords de la mer succèdent les brunes et les rouges qui savent s'accommoder de radiations plus réfrangibles, c'est-à-dire de celles qui traversent de plus épaisses couches d'eau.

L'intensité lumineuse à laquelle se sont accommodés les divers végétaux est très variable. Il y a des plantes de lumière vive, de lumière atténuée et d'ombre. Pas plus dans ce domaine que dans d'autres de la

[1] *Thamnium Lemani* Schnetzl.

biologie, on ne peut établir de lois générales. La spécifité des organismes joue un rôle aussi considérable qu'en acoustique la spécifité des résonateurs qui ne vibrent qu'en concordance à un ton donné. Il y a donc, théoriquement, une grande probabilité qu'au point de vue de la lumière, comme à celui de la chaleur, il existe des végétaux ou des organes de végétaux accordés à des longueurs d'ondes différentes et que, selon les circonstances, le maximum d'effet de la lumière se trouve déplacé, tantôt du côté des radiations les moins réfrangibles, tantôt du côté des radiations les plus réfrangibles.

La lumière est le plus souvent nécessaire pour la formation de la CHLOROPHYLLE, le pigment végétal par excellence. Cette matière colorante qu'on peut extraire du végétal par l'alcool ou l'acétone, joue, comme il sera indiqué plus loin, un rôle considérable dans le phénomène de la photosynthèse.

Les plantes qui ont crû dans l'obscurité sont étiolées, jaunâtres, exposées à la lumière elles verdissent rapidement. Dans la majorité des cas, le verdissement se fait mieux avec une lumière d'intensité moyenne. Mais il est des plantes, comme les Fougères et beaucoup d'Algues microscopiques, qui verdissent à l'obscurité complète (*Hormococcus*, *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Dictyosphœrium*, *Pleurococcus*, *etc.*). La lumière n'est donc pas nécessaire. Bien au contraire, une lumière trop intense détruit la chlorophylle; à ce point de vue, il y a de grandes dissemblances entre les différentes chlorophylles, sans doute parce qu'à la chlorophylle s'associent des substances catalysatrices diverses. La chlorophylle dissoute dans l'alcool est décomposée plus facilement dans la première moitié du spectre si la lumière est vive.

Si on utilise, pour l'expérience, des plantes supérieures, on remarque qu'à une intensité lumineuse moyenne ce sont les rayons les moins réfrangibles qui provoquent le verdissement le plus rapide; les rayons ultra-rouges n'ont aucune action sur ce phénomène, tandis que les rayons ultra-violets en ont encore une faible. Ce phénomène est conditionné par la température. L'optimum correspond généralement à une température moyenne. Ainsi l'orge ne verdit qu'à une température plus élevée que 4°; l'optimum se trouve vers 25°.

On attribue à l'abaissement de la température, en automne, le jaunissement des feuilles. Les rayons du soleil continuent à décomposer la chlorophylle, mais, par suite de la température peu élevée, il ne s'en forme plus.

Le fer et l'oxygène sont nécessaires au verdissement des plantes. Si on cultive ces dernières à partir de solutions nutritives dépourvues de fer, elles jaunissent et la chlorophylle ne se développe pas. Des traces de sels de fer dans la solution nutritive corrigent cette chlorose. On peut

même chez beaucoup de végétaux chlorotiques provoquer le verdissement local en appliquant par place une solution diluée d'un sel de fer. Le verdissement apparaît alors au-dessous des régions traitées et s'étend ensuite tout autour; l'oxygène est aussi nécessaire au verdissement. Mais on sait aujourd'hui que l'influence de ces deux matières chimiques n'est pas directe, car le verdissement final est un phénomène purement photo-chimique et la chlorophylle est exempte de fer. Ce dernier corps a sans doute une action de catalysateur; on sait que les sels de fer facilitent les oxydations.

La quantité de chlorophylle contenue dans la plante est excessivement faible. Un mètre carré de feuilles de *Ricinus communis* ne contient que 0,38 gr. de chlorophylle; dans ce mètre carré, il y a 5 billions de grains de chlorophylle, ce qui fait pour chacun $\frac{38}{5000000000}$ de centigramme de matière colorante. La puissance tinctoriale de cette matière est énorme : une solution d'une partie de chlorophylle dans 200.000 parties d'alcool est encore verdâtre; à $^1/_{100000}$, la solution est d'un beau vert émeraude (Tschirch).

La quantité de chlorophylle pure calculée pour le poids sec des plantes comme l'Ortie *(Urtica dioica* ou de *Heracleum)* est de 0,6-1,2 %; la plupart des feuilles en contiennent 0,8 %.

C'est une idée très répandue que, seules, les plantes vertes ont besoin de lumière et que les parasites ou les saprophytes peuvent s'en passer complètement. Même dans le grand groupe des Champignons il en est qui ne forment leurs chapeaux qu'à la lumière et plusieurs moisissures sont favorisées par la lumière dans la production de leurs organes aériens *(Mucor Prainii)*. Ces cas seront traités avec plus de détails à propos de la sensibilité des végétaux. Il nous suffit de savoir que, même des plantes non vertes ont besoin, pour arriver à réaliser leurs fonctions, d'une certaine quantité d'énergie lumineuse qui vient amorcer les réactions. Mais il s'agit ici d'une action semblable à celle que nous avons citée à propos de la chaleur qui est nécessaire pour amener le végétal à la température où les réactions deviennent possibles.

Maintenant, nous devons aborder une tout autre face de la question. La lumière est indispensable aux plantes non parasites pour effectuer certaines de leurs synthèses. Quel est le rôle de la lumière, et pourquoi les plantes vertes sont-elles absolument dépendantes de cette forme d'énergie?

Des radiations lumineuses qui atteignent les corps de toute nature, une partie est retenue, l'autre est rejetée. Un corps vert, par exemple, est une substance qui absorbe, à l'exception de ces rayons verts, tous les autres; il ne rejette que les rayons verts. Un corps semblable est incapable de rejeter d'autres rayons; si on vient à l'éclairer d'une lumière

bleue il paraîtra noir, car il ne reçoit aucune radiation qu'il ne puisse absorber. Une substance transparente absorbe une partie de la lumière qui la traverse, et sa couleur est donnée par les rayons qu'elle laisse traverser. Ce qui vient d'être dit est vrai en théorie; mais les milieux transparents dont on dispose dans les laboratoires, tout en paraissant rouges, bleus, verts ou jaunes, laissent passer, outre les radiations principales qui nous donnent l'impression de leur couleur, aussi d'autres radiations quoique en moindre quantité.

Si nous analysons au moyen du spectroscope un extrait alcoolique de feuille fraîche, le spectre fourni, si la couche d'extrait est assez épaisse, se montre interrompu par des bandes noires. Elles correspondent aux radiations absorbées et transformées en une autre qualité d'énergie. C'est ce qu'on appelle un spectre d'absorption. Mais l'extrait alcoolique d'une feuille est un complexe, il vaut mieux tout d'abord étudier le spectre d'absorption des divers pigments qu'on peut extraire d'une feuille verte. Il faut en distinguer trois principaux : la chlorophylle verte, la xanthophylle jaune, la carotine rouge. On peut, par des méthodes appropriées, séparer nettement ces trois matières colorantes (fig. 10, 1-3 et 11).

Très élégamment l'existence de deux pigments, l'un vert et l'autre jaune, se laisse démontrer par l'expérience suivante : On extrait par l'alcool absolu le pigment des plantes vertes; dans cette solution, on met tremper, par l'une des extrémités, une bande de papier à filtrer, suspendue à une barre horizontale. On voit la solution s'élever dans le papier, mais bientôt il se fait un départ entre le pigment vert et la matière colorante jaune; la première est retenue tout d'abord, il y a donc une première zone verte, puis une zone incolore et, enfin, une longue zone jaune.

On appelle lipochromes les solutions de carotines dans les corps gras; on les rencontre sous forme de gouttelettes dans beaucoup de cellules, en particulier dans les Chlorophycées. C'est aussi à ces substances qu'est due la vive coloration orangée des fruits (Tomate, Physalis), celle des spores des Urédinées, des Trentepohliacées, de la neige rouge (*Chlamydomonas nivalis*), de la racine de la carotte. De cette dernière plante on a isolé une carotine de la formule $C_{40}H_{56}$ qui cristallise. A l'air la carotine se décolore en absorbant 10 % d'oxygène. Un de ses produits d'oxydation est la xanthophylle.

Une solution modérément concentrée de chlorophylle traitée par l'hydrogène naissant, est transformée en une substance à peu près incolore ou un peu jaunâtre, mais qui est pourpre quand elle est concentrée. Cette substance ne peut exister qu'en l'absence totale d'oxygène. En présence de l'air elle reprend presque immédiatement sa couleur verte.

Le spectre de ce produit de réduction de la chlorophylle, la protophylline, en solution diluée, est caractérisé par l'absence totale de bandes dans la partie la moins réfrangible du spectre, mais si on concentre cette solution, on voit une bande très distincte correspondant à peu près à la deuxième bande de la chlorophylle et une autre dans la situation IV, mais il n'y a pas de traces de la bande principale et de la première ligne d'absorption.

On a cherché cette protophylline dans des plantules semées dans l'obscurité à l'abri complet de la lumière. On l'a trouvée, mais diluée,

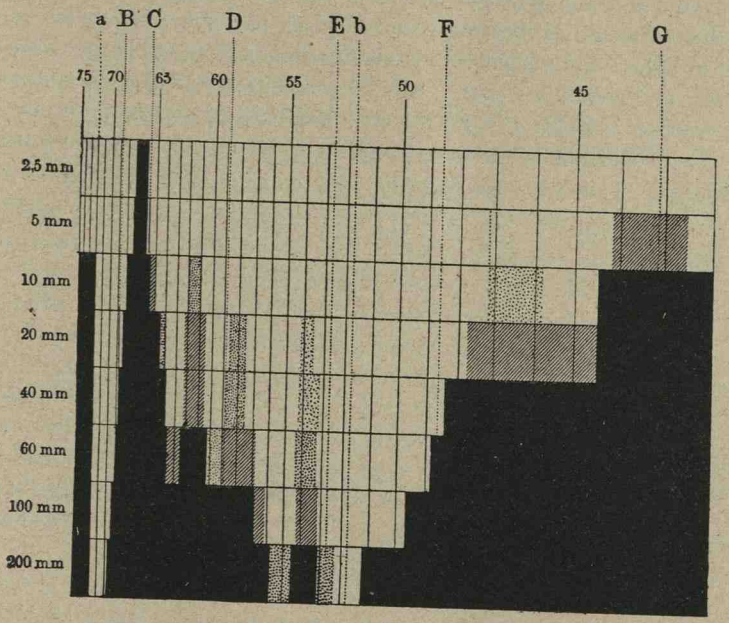


Fig. 9. — Spectre de la chlorophylle cristallisée d'après Willstätter, (0,1 gr. dans 5 litres d'alcool). Dans ce graphique, on a indiqué le spectre correspondant à une épaisseur de liquide coloré exprimé en mm.

dans l'*Helianthus annuus*. Ce serait la substance mère de la chlorophylle. Ce serait elle qui conférerait aux plantes étiolées la propriété de verdir rapidement à la lumière.

La *chlorophylle* est très soluble dans l'alcool; elle y forme une solution verte, à magnifique fluorescence rouge. Ce nom de chlorophylle est un terme collectif pour désigner les pigments verts qui servent à la photosynthèse. Il y a au moins deux chlorophylles différentes et probablement toute une série de modifications de ces deux pigments. La chlorophylle contient du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et toujours de l'azote et du magnésium, mais pas de calcium ni de fer. Elle ne contient

pas de graisses phosphorées (lécithides) ainsi qu'on l'a cru longtemps. Le magnésium y est en combinaison organo-métallique et ne se laisse pas détacher de la molécule complexe par l'action des alcalis. Au contraire, même les acides faibles (acides organiques) dédoublent facilement la chlorophylle native et en détachent le magnésium. Ce pigment est neutre et a les caractères d'un ester. On l'extrait des feuilles vertes desséchées à l'abri de la lumière et à basse température, par différents solvants, alcool, acétone, éther, etc., puis on l'a séparée par le procédé de solvants non mutuellement miscibles, chacun dissolvant de préférence l'un des pigments jaunes ou verts. Séparée par son insolubilité dans l'eau, la chlorophylle pure (Willstätter) est encore un mélange de deux variétés, la fraction *a* $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ de teinte vert-bleu en solution, et la fraction *b* $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ d'un vert très pur en solution alcoolique. La proportion de ces deux fractions est dans les feuilles des plantes supérieures $\frac{a}{b} = 2{,}85$. La chlorophylle contient 2,7 % de magnésium. Cette chlorophylle ($C_{38}H_{42}O_7N_3Mg$.) cristallise et peut être purifiée par cristallisation répétée de l'éther. Son spectre d'absorption ressemble beaucoup à celui de la chlorophylle dans la feuille (v. *fig. 9)*.

Par l'action ménagée des acides (solution alcoolique d'acide oxalique) la solution alcoolique de chlorophylle fournit un corps brun cireux, la *phéophytine*, dont la composition varie d'espèce à espèce ($C_{50}H_{70}O_5N_4$ — $C_{56}H_{76}O_6N_4$). Ces phéophytines se combinent avec les métaux lourds comme Zn, Cu, Fe en donnant naissance à des molécules complexes qui ressemblent à la chlorophylle par leur belle couleur verte et leur fluorescence. Chlorophylles et phéophytines fournissent par saponification, un alcool, le *phytol* ($C_{20}H_{40}O$) huile incolore, et des restes acides, les *phytochlorines* et les *phytorhodines*.

Tandis que le phytol dans toutes les chlorophylles natives est le même alcool, les phytochlorines et phytorhodines varient de plante à plante. Les premières sont vert olive en solution neutre, en solution acide vert-bleu. (Urtica: $C_{28}H_{33}O_5N_3$, $C_{28}H_{33}O_6N_3$, $C_{28}H_{35}O_6N_2$ — Graminées: $C_{30}H_{22}O_4N_4$ — Algues vertes $C_{31}H_{32}O_4N_4$). Les phytorhodines sont vertes en solution acide, en solution neutre d'un beau rouge avec fluorescence magnifique.

Au cours de l'extraction de la chlorophylle de beaucoup de plantes vertes par l'alcool, le phytol qui est un alcool est détaché de la molécule et remplacé par le radical éthyle C_2H_5.

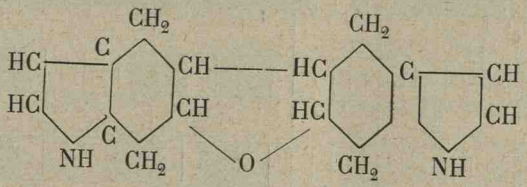
Traitée par les alcalis, la chlorophylle fournit des sels vert foncé, des chlorophyllines, corps à fonction faiblement acide qui retiennent le magnésium en combinaison organique. On appelle *rhodophylline* un corps rouge qui a été obtenu à partir de toutes les chlorophylles ($C_{33}H_{34}O_4N_4Mg$) et qui présente une remarquable analogie avec l'hémine

du sang ($C_{33}H_{34}O_4N_4FeCl$). Les acides faibles en détachent le magnésium et le transforment en porphyrine ($C_{33}H_{36}O_4N_4$), corps analogue à la mésoporphyrine fabriquée à partir de l'hémine.

La chlorophylle cristallisée qui est un produit de saponification de la chlorophylle native, ne se dissout pas dans l'éther de pétrole, tandis que la chlorophylle amorphe s'y dissout. La première ne fournit pas de phytol et ne représente qu'une petite partie de la chlorophylle native (2,4 ‰ dans le *Galeopsis tetrahit* (pds. sec) d'après Willstätter).

La *xanthophylle* est un pigment jaune qui accompagne la chlorophylle et qui caractérise la coloration automnale des feuilles; elle apparaît ordinairement lorsque la chlorophylle disparaît. On la considère comme un oxyde de la carotine; ainsi que ce dernier corps elle est avide d'oxygène dont elle absorbe jusqu'à 35,5 % à la température ordinaire. On la connaît à l'état cristallisé ($C_{40}H_{56}O_2$); elle est soluble dans l'alcool, très peu dans le benzol, insoluble dans l'éther de pétrole. La xanthophylle se trouve aussi dans les végétaux étiolés *(fig. 10)*. Les carotines se dissolvent dans le chloroforme et le sulfure de carbone, les huiles grasses et les graisses, elles sont presque insolubles dans l'alcool.

Quant à la constitution de la chlorophylle, on ne la connaît pas encore exactement; les corps cristallisés obtenus jusqu'ici paraissent être des produits de dédoublement de la chlorophylle native. Elle peut se dissoudre dans l'alcool, l'éther, l'éther de pétrole, les corps gras. Il est intéressant de constater, ainsi qu'on l'a déjà mentionné, que l'un des produits de l'action des alcalis sur la chlorophylle est la phylloporphyrine (solution rouge dans l'éther ($C_{16}H_{18}N_2O$), corps très voisin de l'hématoporphyrine $C_{16}H_{18}N_2O_3$, un dérivé de l'hématine du sang; les deux sont des dérivés d'une chaîne benzène-pyrrol.



L'examen du spectre de la solution de chlorophylle purifiée montre qu'avec une épaisseur suffisante ou lorsqu'on augmente la concentration, il ne passe plus qu'une partie des rayons rouges et une partie des rayons verts. Avec une concentration moyenne, on remarque une bande très nette entre les bandes de Frauenhofer B et C, et une absorption continue de tous les rayons au delà de E, c'est-à-dire qu'une bonne partie des radiations rouges, indigo et violettes sont absorbées. L'observation montre que, tandis que dans la moitié la plus réfrangible l'absorption est continue, dans l'autre moitié on constate quatre bandes *(fig. 9 et 10)*.

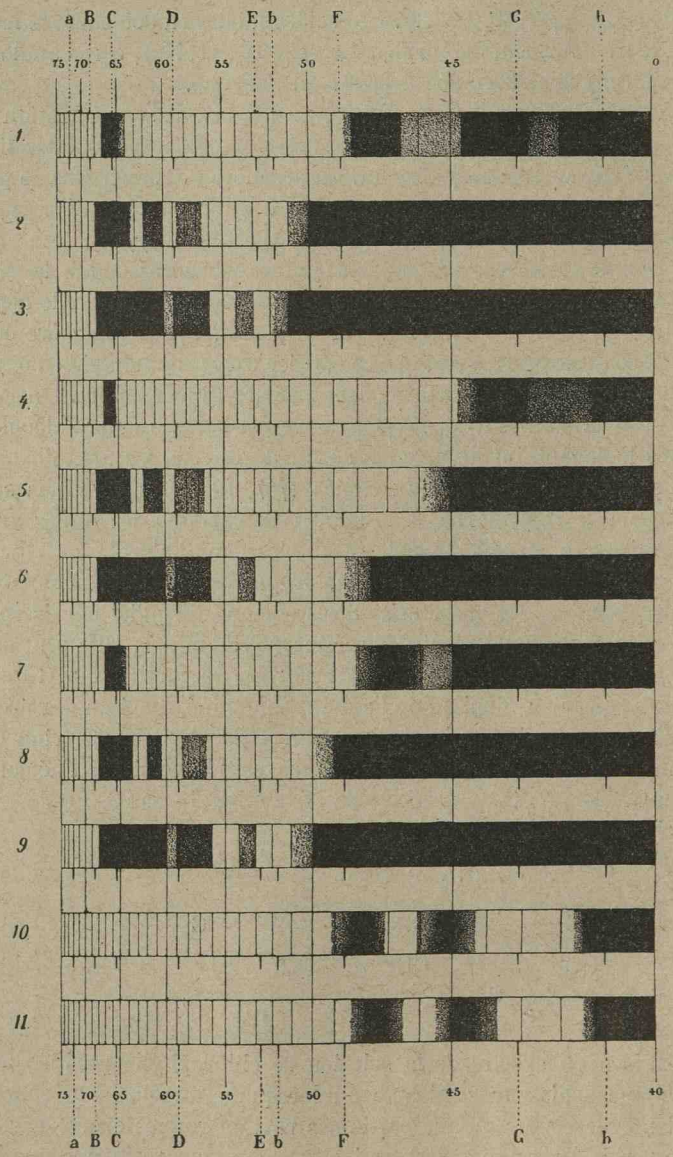


Fig. 10. — Spectres des pigments, chlorophylle, xanthophylle et carotine d'après Monteverde. — *1*, Extrait alcoolique de feuilles d'*Aspidistra elatior*, faible concentration. — 2, Id. concentration moyenne. — *3*. Id. concentration forte. — *4*, Chlorophylle amorphe des mêmes feuilles, concentration très faible. — *5*, Id. concentration moyenne. — *6*, Id. forte concentration. — *7*, Chlorophylle cristallisée de Monteverde. extrait des feuilles du *Dianthus barbatus*, dans l'alcool, faible concentration. — *8*, Id. concentration moyenne. — *9*, Id. forte concentration. — *10*. Spectre de la carotine. — *11*, Spectre d'une solution alcoolique de xanthophylle.

Le spectre d'absorption de la xanthophylle montre des bandes I. λ 482 — 465; II. λ 455 — 437, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de bandes dans la région des rayons les moins réfrangibles, mais que les radiations du bleu au violet sont presque complètement absorbées. Celui de la carotine comprend deux bandes, I. λ 488 — 470 et II. λ 456 — 438. Ceci fait que les deux pigments absorbent, par un temps clair et à la lumière diffuse du ciel bleu, autant d'énergie dans la moitié bleue du spectre que la chlorophylle dans l'autre moitié. Cette coïncidence des trois pigments est donc pour la plante une circonstance avantageuse qui lui permet d'utiliser largement l'énergie lumineuse disponible.

Depuis Sénebier, on sait que dans la lumière les végétaux verts décomposent l'anhydride carbonique en rejetant de l'oxygène. Ce phénomène a été appelé nutrition gazeuse, assimilation de carbone, c'est une photosynthèse : CO_2, d'une part, O_2, d'autre part. On sait également que, pour un volume d'anhydride carbonique absorbé, la plante rejette un volume d'oxygène. (Exception pour les plantes grasses.)

Ce phénomène qui, chimiquement, est l'inverse de celui de la respiration aérobie (v. p. 33), masque cette dernière, quand même la respiration continue à se faire même dans la lumière; seulement la photosynthèse, dans ces conditions, l'emporte tellement comme intensité que l'on observe un excès d'oxygène dégagé.

Pour démontrer l'influence de la lumière sur ce phénomène, on se sert d'un appareil fort simple. Dans une eau chargée d'anhydride carbonique, on introduit, sous un entonnoir renversé, des plantes vertes aquatiques; on renverse au-dessus du bec de l'entonnoir une éprouvette pleine d'eau. Dans cet appareil, à l'obscurité, il ne se dégage pas de bulles; mais si on vient à le transporter à la lumière, on voit des sections des tiges, sortir des bulles d'un gaz qui, peu soluble dans l'eau, s'accumule au sommet de l'éprouvette et fait descendre le niveau de l'eau. Il est facile de s'assurer, et Sénebier l'avait bien vite constaté, que ce gaz est de l'oxygène. Dans l'eau bouillie, c'est-à-dire qui ne contient pas de CO_2, il n'y a pas de dégagement. D'ailleurs, on peut se servir d'un appareil plus précis, un eudiomètre, tel que les chimistes l'emploient pour des mesures de gaz. Dans un appareil dont l'atmosphère est connue (mélange de CO_2, d'O_2 et d'Az), toutes choses étant égales, le volume reste constant, qu'on le mette à la lumière ou dans l'obscurité. On ne peut voir ici, comme dans l'expérience précédente, se dégager l'oxygène. Mais, connaissant le volume du CO_2 introduit au début dans l'appareil, on pourra constater s'il a augmenté ou diminué en absorbant cet acide par un alcali, par exemple une solution de potasse caustique ou de baryte caustique qu'on introduit par-dessus le mercure. On remarque alors, qu'après avoir passé à la lumière, le volume d'anhydride carbonique a diminué,

c'est-à-dire qu'on ne peut plus absorber au moyen de la potasse la quantité introduite. L'analyse montre que ce gaz a été remplacé par un volume sensiblement équivalent d'oxygène. L'azote n'a pas varié de volume durant l'expérience.

Le quotient d'assimilation est donc

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1$$

A l'obscurité, aucune décomposition n'a lieu; les plantes qui ne contiennent pas de chlorophylle sont incapables d'opérer cette réaction chimique.

Dans beaucoup de pétales et de fruits on trouve en grande abondance le pigment rouge qui accompagne la chlorophylle, la carotine (fruits de *Solanum* [tomate], pétales de *Tropœolum* [capucine]); d'autres ont des pigments jaunes, voisins, sinon identiques, à la *xanthophylle*. Or ces organes, colorés par la *carotine* ou la *xanthophylle*, placés dans l'eudiomètre et dans les mêmes conditions que les organes verts sont incapables de décomposer la moindre quantité de CO_2. L'expérience permet donc de les exclure et de ne leur attribuer aucun rôle prépondérant dans le phénomène de la photosynthèse; il ne reste plus que la chlorophylle. Quel est son rôle? Il ne peut être que celui-ci : de rendre actives, au point de vue de la réaction chimique qui nous intéresse, les radiations lumineuses en elles-mêmes incapables d'effectuer ce travail. Une radiation lumineuse qui traverse un corps transparent et qui finit par être absorbée, est transformée en chaleur ou en travail, ou en une autre forme d'énergie. La chlorophylle serait donc un transformateur d'énergie.

Mais il ne faut pas oublier que dans la plante le pigment vert est lié au plasma de corps protoplasmiques définis dont la fonction dans le procès de réduction de l'anhydride carbonique est encore inconnue. Quelques observations semblent parler en faveur d'une intervention du plasma. Ainsi l'éther et divers poisons abaissent considérablement l'intensité de l'assimilation alors que rien ne fait prévoir que par l'action de ces substances le pigment, lui-même, serait altéré.

La valeur des différentes radiations dans ce phénomène a été étudiée, et, depuis Timiriazeff, on sait que ce sont principalement les radiations rouges, qu'absorbe la chlorophylle, qui sont les plus actives. Qu'on vienne par conséquent à placer de petites éprouvettes contenant des végétaux verts et permettant l'analyse des gaz, dans les différentes régions d'un spectre *normal*, on verra que la quantité d'oxygène dégagée atteint son maximum, exactement dans la région du rouge qui correspond à la bande principale d'absorption de la chlorophylle.

Si on divise le spectre en deux parties, on remarque que, dans la moi-

tié la moins réfrangible, l'assimilation se rapporte à celle qui se fait dans la moitié plus réfrangible comme $^{100}/_{54}$ (d'après Timiriazeff). Ce ne sont là que des chiffres approximatifs.

On peut utiliser une méthode plus grossière qui montre déjà suffisamment l'importance prépondérante des radiations rouges, en calculant le nombre de bulles dégagées dans l'unité de temps par une feuille ou tige d'*Elodea* placée sous de l'eau chargée d'anhydride carbonique, dans les diverses régions du spectre.

Lumière blanche	74
» rouge	32
» jaune	9
» verte	14
» bleue	18
» violette	7

(D'après Kohl.)

Enfin, une méthode très élégante, due à Engelmann, a permis de vérifier, d'une manière détournée, la théorie de Timiriazeff.

On sait que certaines bactéries ont besoin, pour vivre, de l'oxygène libre. Ceci étant connu, on dispose sur le porte-objet un filament d'Algue verte, microscopique, on y dépose une goutte d'eau contenant de ces bactéries. Le tout est recouvert d'un couvre-objet et transporté à l'obscurité. Au bout d'un certain temps, l'oxygène venant à diminuer, le mouvement des bactéries cesse. Mais si, ayant placé ce porte-objet sous l'objectif du microscope, on projette, au moyen d'un appareil spécial, la lumière d'un microspectre sur le filament de l'algue, on voit les bactéries se porter et se mouvoir tout autour des régions de l'algue éclairées par la radiation qui correspond aux deux bandes principales d'absorption de la chlorophylle. L'accumulation est surtout énergique dans la région rouge, plus faible dans le bleu. On explique ceci en supposant, ce que l'expérience directe a déjà vérifié, que l'oxygène qui anime les bactéries aérobies est dégagé principalement dans les parties éclairées par ces radiations.

De ce qui précède, il résulte : 1° que la lumière totale produit l'assimilation la plus énergique; 2° que les radiations rouges absorbées par la chlorophylle sont les plus actives. On a voulu expliquer l'activité prépondérante de ces radiations par leur énergie calorifique. En effet, on sait que le maximum d'activité thermique correspond sensiblement à cette région du spectre. Mais cette explication est loin d'être satisfaisante. En effet, les rayons actiniques ultra-violets, qui sont presque sans influence sur le procès d'assimilation, ont, au contraire, une action énergique sur les sels d'argent, qu'ils décomposent, tandis que les rayons rouges qui activent la décomposition de l'anhydride carbonique sont sans effet sur

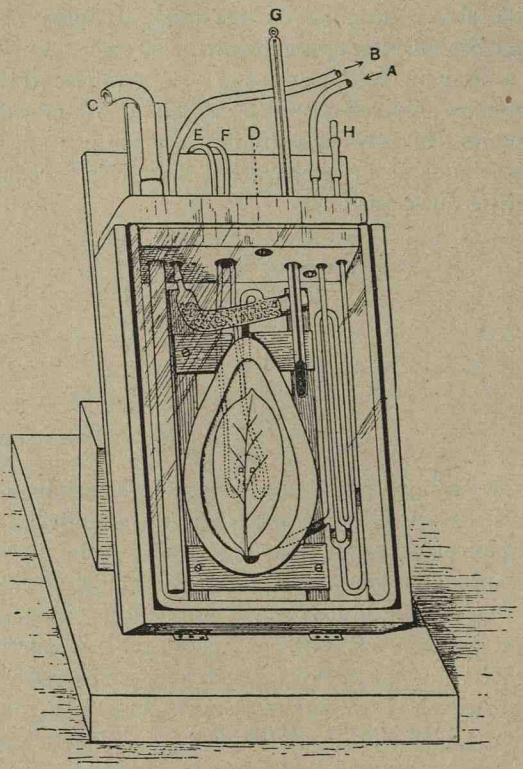


Fig. 11. — **Appareil pour la détermination exacte des échanges gazeux.** — Pour déterminer avec précision les échanges gazeux, on se sert actuellement du dispositif suivant (Blackmann et Matthaei) : On place, dans une chambre en verre formée de deux plaques qui s'ajustent par un rebord circulaire, la feuille sur laquelle on veut expérimenter. Dans cette chambre aplatie on fait pénétrer par le dos les fils d'un appareil thermo-électrique qui, aboutissant à la feuille, permettent de déterminer exactement la température (on voit les tuyaux d'accès indiqués en pointillé en arrière de cette chambre). Fixée à un cadre en bois, cette chambre est submergée dans un récipient en verre plein d'eau. Ce vase est fermé en haut au moyen d'un épais bouchon de liège. Par les trous, pratiqués dans le bouchon, passent : 1° un courant d'air qui, entrant par *A*, passe à travers un tube replié trois fois pour qu'il acquière la température du bain. Ce courant d'air qui entre dans la chambre par la base en sort par le sommet, d'où il accède à un tube contenant une substance desséchante ; il est conduit, par le tube *B*, dans des appareils de Pettenkofer à baryte pour la détermination quantitative de l'acide carbonique ; on peut exposer cet appareil à la lumière puisqu'il est tout en verre. Par conséquent, si par le tube *A* on fait pénétrer un volume connu d'air chargé d'anhydride carbonique dans la chambre on pourra déterminer, par le carbonate de baryum formé, la quantité d'anhydride carbonique absorbé par la feuille. Un thermomètre *G* indique la température du bain. Par le tube *C*, l'eau du bain circule et sort par le trou *D*.

ces combinaisons. Nous retrouvons ici cette même loi : que les diverses réactions ont besoin, pour être amorcées, d'être amenées à un niveau thermique, lumineux, etc., variant selon leur spécificité.

Dans ces dernières années on s'est occupé à serrer de près le problème de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse et de la température (voir appareil *fig. 11)*. Le résultat le plus intéressant a été que, si la lumière est suffisante, c'est-à-dire très vive, l'intensité d'assimilation croît rapidement avec la température jusque vers 38°. Il y a, à partir de ce point, une chute brusque jusqu'à 43° *(fig. 12)*. Cette chute n'est pas l'indice d'une courbe avec optimum car, dans les limites de température de 38-43°, les fonctions sont si fortement altérées que la feuille utilisée ne peut supporter cette température pendant longtemps. Il n'y a donc pas lieu de tenir compte de cette portion de la courbe qui correspond à une altération du plasma. S'il en est ainsi, l'optimum fait défaut et la courbe est continue; elle correspond à une hyperbole du même ordre que celles observées pour l'assimilation totale en fonction du temps.

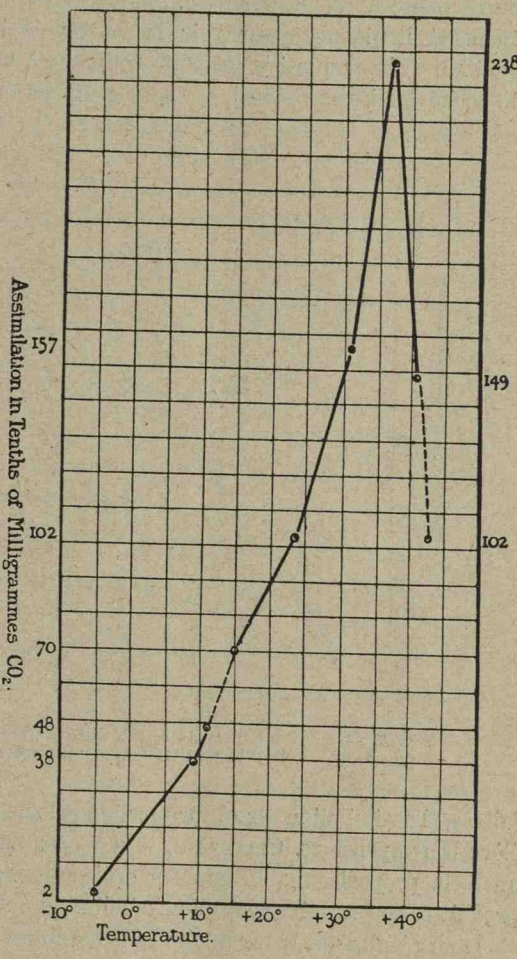


Fig. 12. — (D'après BLACKMANN.)

Si, maintenant, on expose la feuille à des lumières d'intensité crois-

santes, on remarque que, pour une faible intensité, le maximum d'assimilation est atteint à une température plus basse. L'élévation de la température ne produit plus alors d'augmentation d'oxygène dégagé et la courbe passe à un plateau *(fig. 13)*. Il suffit de doubler ou de tripler l'intensité lumineuse pour voir la valeur de l'assimilation s'élever à condition d'élever aussi la température jusqu'à une limite déterminée par l'intensité lumineuse. Ainsi, lorsqu'on utilise des intensités lumineuses

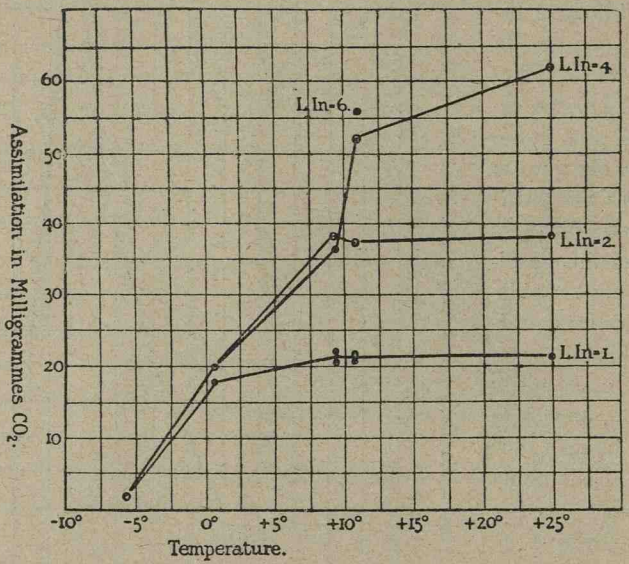


Fig. 13. — L. In = 1, c'est-à-dire Intensité lumineuse I, id. 2, id. 4 ; l'intensité d'assimilation est donnée en milligrammes de CO_2 absorbés.

faibles, l'assimilation croît proportionnellement à condition que l'on élève la température. Cependant, lorsqu'on approche de l'intensité maximum, la proportionnalité ne se maintient plus; une double intensité ne produit pas nécessairement une assimilation double.

Il en résulte que, pour atteindre le maximum d'action sur l'anhydride carbonique, il faut, non seulement élever progressivement la température, mais aussi l'intensité lumineuse. A chaque intensité lumineuse correspond un optimum de température au delà duquel aucune augmentation d'action ne se fait sentir. Il y a un lien entre ces deux facteurs, intensité lumineuse et température.

Ce principe trouve son application dans l'étude des échanges gazeux des organismes marins. Chez les Rhodophycées des profondeurs, qui ne disposent plus que d'une lumière affaiblie la respiration est, elle, diminuée

par l'abaissement des températures à cette profondeur. Ramenées à la surface et mises dans une lumière affaiblie, analogue à celle où elles se trouvent normalement, la respiration l'emporte alors sur l'assimilation. Dans les profondeurs, l'assimilation à cette température abaissée est faible, mais la respiration décroît plus rapidement encore. Il y a donc, néanmoins, dégagement d'O_2.

Un autre fait digne d'attention, c'est que le phénomène de l'assimilation peut se faire à de basses températures. Lorsque l'intensité lumineuse est faible, le maximum est déjà atteint à 3°. Avec le *Prunus Laurocerasus* le minimum est à — 6°. Ainsi, à de basses températures, nos plantes à feuilles persistantes peuvent, pendant l'hiver, assimiler du car-

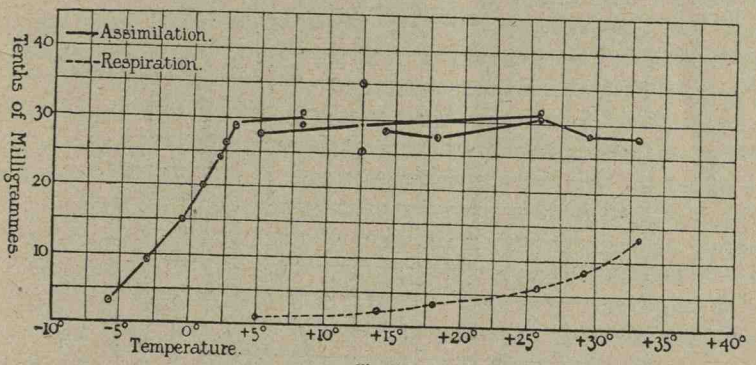


Fig. 14 (D'après BLACKMANN)

bone presque constamment. Comme la respiration est très faible à ces basses températures (*v. fig. 14*), on conçoit que les réserves se maintiennent durant l'hiver sans être consumées.

La composition de l'air étant relativement constante (0,03 % CO_2), il n'y a qu'un intérêt théorique à connaître l'intensité de l'assimilation en fonction de la pression partielle du CO_2, c'est-à-dire de sa concentration. Cependant il est intéressant de savoir que selon les espèces, la concentration favorable va de 1-10 % (*Carpinus Betulus* 1 %, *Glyceria spectabilis* 10 %). Mais pour beaucoup de plantes l'intensité de la photosynthèse atteint en fonction de la concentration du CO_2, rapidement un optimum, dû probablement à l'action inhibitrice du CO_2 sur le phénomène de la respiration.

Il y a sans nul doute ici, dans la fonction de la chlorophylle, plus qu'une simple amorce; il y a réellement absorption d'énergie; cette dernière se retrouve, peut se calculer, par la combustion des corps synthétiques résultant de l'assimilation. Une faible partie de la lumière seulement est utilisée; beaucoup de radiations se perdent par réflexion, ou

traversent la feuille sans être absorbées. Mais ces radiations qui ont traversé une feuille verte sont incapables de provoquer une nouvelle photosynthèse.

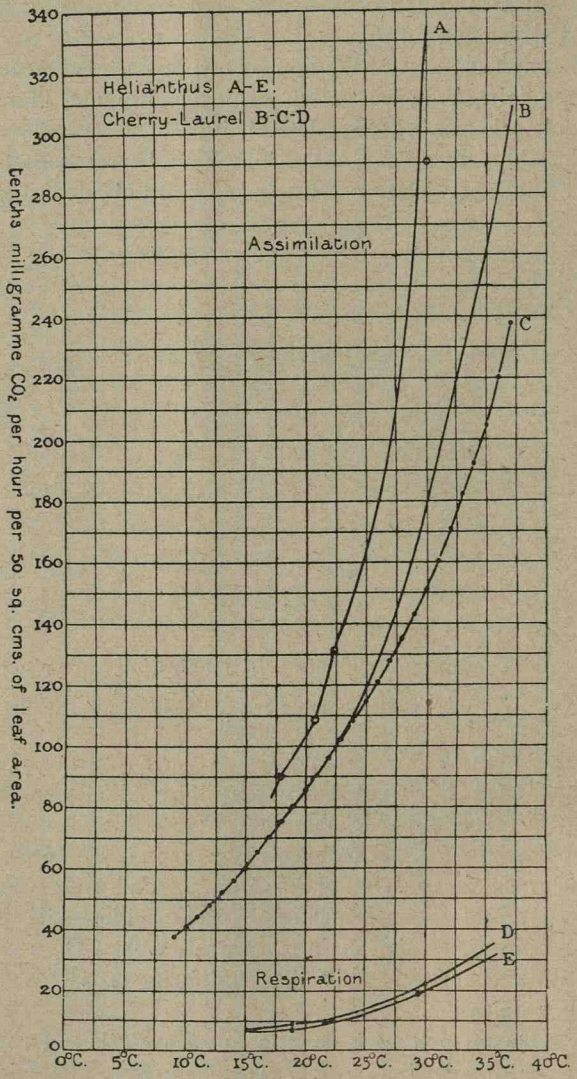


Fig. 15. — Courbes de respiration et d'assimilation de feuille d'*Helianthus* *A* et *E* et de Laurier cerise *B, C, D,* aux diverses températures. L'intensité est exprimée en milligrammes de CO_2 absorbé (assimilation) ou exhalé (respiration) par heure et par 50 cm_2 de surface de feuille.
(D'après BLACKMANN.)

Le maximum d'action des radiations lumineuses peut d'ailleurs être déplacé. Ainsi les Floridées ou Algues rouges, dont la chlorophylle est accompagnée d'un pigment surnuméraire rouge (phycoérythrine), voient leur optimum de photosynthèse être déplacé vers la limite du jaune au vert ; le déplacement est moins marqué pour les Cyanophycées. Ces pigments accessoires, la phycoérythrine et la phyconyanine modifient la tonalité de la chlorophylle à laquelle ils sont associés. Ceci explique que, dans les mers, les Algues rouges puissent descendre jusqu'à 120 mètres de profondeur, ou aussi le fait que ces plantes deviennent exclusives dans les anfractuosités des rochers maritimes peu éclairés.

Chez quelques Algues d'eau douce et les Algues marines surtout, le pigment chlorophyllien vert clair est accompagné par d'autres pigments; la couleur est alors brune, olivâtre ou jaune d'or (Algues brunes, Phéophycées) ; vert livide, violet ou franchement rose (Algues rouges, Rhodophycées) ; bleu verdâtre, olivâtre ou pourpre (Algues bleues, Cyanophycées). Il y a lieu de distinguer tout de suite les modifications qui ne proviennent que d'une variation dans la proportion des pigments habituels (Phéophycées), de celles qui sont le fait de l'adjonction à la Chlorophylle de pigments spéciaux (Rhodophycées, Cyanophycées). Ainsi chez les Algues brunes la proportion de la chlorophylle aux pigments carotiniques est de 1/1. La Fucoxanthine des Algues brunes est un carotinoïde plus riche en oxygène ($C_{40}H_{54}O_6$). Des deux composants chlorophylliens c'est la fraction vert-bleu qui l'emporte chez ces Algues marines. Dans les Flagellées colorées, que je range parmi les Phéophycées, la coloration des cellules varie du jaune au jaune-brun selon les qualités relatives du pigment vert et des pigments jaunes (Chrysomonadées, Diatomacées, Péridiniacées), d'olivâtre au brun livide (Phéophycées proprement dites), du vert livide au vert-bleu (Conferves, Hétérokontes, Euglénoïdes, etc.) ; au contraire, chez les Algues rouges (Floridées), la chlorophylle est masquée par une substance rouge de nature double, partie albuminoïde, partie pigment, un peu comme la matière colorante du sang (Chromoprotéides) ; il en serait de même chez les Cyanophycées. Si on tue la plante, ces pigments accessoires se dissolvent dans l'eau et les pigments chlorophylliens insolubles réapparaissent. Il ne faut pas confondre ces pigments accessoires rouges ou bleus avec les Anthocyanes (roses, violets, bleus) qui sont en dissolution dans le suc cellulaire (couleur des fleurs, hêtre rouge).

Enfin, certains savants pensaient avoir démontré que les Bactéries pourpres assimilent dans les radiations ultra-rouges qui ne produisent sur notre œil aucune impression lumineuse. Mais l'utilisation de cultures pures de purpuro-bactéries a permis d'écarter définitivement cette affirmation. Ces organismes utilisent la lumière pour leurs synthèses mais ils

ne peuvent vivre sans combinaisons organiques et ne décomposent pas le CO_2 comme le font les organismes verts.

On sait, en outre, que les micro-organismes nitrifiants ne peuvent assimiler du carbone que si l'atmosphère dans laquelle ils vivent contient de l'anhydride carbonique. Ces micro-organismes incolores semblent donc pouvoir décomposer le CO_2 et même dans l'obscurité la plus complète. Cela paraît en contradiction avec ce qui a été dit précédemment. Où prendraient-ils l'énergie qui doit être absorbée pendant ce phénomène chimique endothermique? C'est en oxydant le carbonate d'ammonium en $N_2 O_3$ (acide nitreux et $N_2 O_5$ (acide nitrique). Ces réactions exothermiques fourniraient l'énergie nécessaire à l'assimilation du carbone en l'absence de lumière.

En résumé, on connaît aujourd'hui plusieurs catégories de végétaux décomposant l'anhydride carbonique.

A. Dans la lumière (photosynthèse) : les plantes à chlorophylle;

B. En l'absence de lumière : les bactéries nitrifiantes (chimiosynthèse).

On sait en outre que les plantes chlorophyllées utilisent de préférence les radiations rouges, les algues à pigment surnuméraire des radiations plus réfrangibles (les Rhodophycées, jaune-vert, les Cyanophycées, orange-jaune).

Théorie chimique de l'assimilation.

Toute théorie rationnelle de l'assimilation doit procéder de cette constatation que le quotient $\frac{CO_2}{O_2} = 1$, c'est-à-dire que, pour un volume d'anhydride carbonique absorbé, il y a un volume égal d'oxygène dégagé.

La première explication rationnelle du phénomène a été la suivante :

Partant du fait bien connu que les produits de l'assimilation sont des sucres (alcools polyvalents) ou de leurs dérivés, comme l'amidon, on a supposé que l'énergie lumineuse, dans les conditions où se trouve la cellule vivante, est capable de scinder la molécule de CO_2 en deux parties.

$$\underset{\text{oxyde de carbone}}{CO} + \underset{\text{oxygène}}{O}$$

C'est un phénomène de réduction.

D'autre part, comme les sucres et leurs dérivés sont des composés de carbone, d'oxygène et d'hydrogène, il faut faire intervenir un composé hydrogéné. Or, la combustion, qui paraît le phénomène opposé à la photo-

synthèse (oxydation et réduction), fournit, en partant de ces composés, de l'anhydride carbonique et de l'eau ($C_6 H_{12} O_6 + 6 O_2 = 6 CO_2 + 6 H_2 O$).

Pour pénétrer dans la cellule végétale l'anhydride carbonique doit traverser la membrane mouillée et c'est en réalité sous forme de solution qu'il arrive dans le plasma vert.

$$CO_2 + H_2 O = H_2 CO_3$$

C'est en fait non pas l'anhydride carbonique qui est réduit mais l'acide carbonique dissous

$$\left.\begin{matrix} CO\,O \\ \hline H_2\,O \end{matrix}\right\} = HCOH + O_2$$

Selon ce schéma, le premier produit serait donc l'aldéhyde formique HCOH.

Mais l'aldéhyde formique étant toxique, même à faible dose, il faut admettre une condensation immédiate de six molécules de ce corps en une molécule d'un sucre (Formose-Hexose).

$$6\,HCOH = C_6 H_{12} O_6$$

Cette condensation n'est d'ailleurs pas seulement théorique car on la réalise expérimentalement. En présence d'une base faible (hydrate de calcium ou de baryum) la formaldéhyde se condense en un sucre, le formose. Cependant ce sucre est un corps inactif, c'est-à-dire qu'il n'a aucune action sur la lumière polarisée, tandis que les sucres naturels sont des corps actifs. C'est pourquoi on a supposé que l'anhydride carbonique s'unirait dans la photosynthèse au pigment chlorophylle, ce qui permettrait la production de corps actifs. On sait, en effet, que ces derniers se forment surtout au contact de corps eux-mêmes actifs.

On a ensuite imaginé une théorie plus compliquée d'après laquelle il se formerait en présence de la lumière un peroxyde :

1. $3\,H_2 CO_3 = 2\,H_2 CO_4 + CH_2 O$
   acide carbonique — acide percarbonique — formaldéhyde
2. $2\,H_2 CO_4 = 2\,CO_2 + 2\,H_2 O_2 = 2\,CO_2 + 2\,H_2 O + O_2$

(D'après Bach.

Cette théorie n'est malheureusement pas plus prouvée que l'hypothèse de Bayer. Cependant certains faits sont en faveur de cette idée. C'est d'abord qu'on peut provoquer en dehors de l'organisme une photolyse de l'anhydride carbonique, c'est-à-dire sous l'influence de la lumière et de la chlorophylle sur un corps poreux qui l'absorbe (Chodat et Schweizer), provoquer la décomposition avec formation d'aldéhyde formique et de

peroxyde d'hydrogène. Des recherches récentes sembleraient montrer que des organes de plantes vertes tués par l'eau bouillante *(Elodea)*, exposés à la lumière dans une solution saturée de CO_2, fournissent la réaction de H COH, tandis que l'eau oxygénée décolorerait la chlorophylle. S'il en était ainsi le phénomène de la photolyse de l'anhydride carbonique avec formation de O_2 et COH_2 serait nettement distinct de celui par lequel est condensée en sucre et finalement en amidon l'aldéhyde formique formée. On verra plus loin que le peroxyde d'hydrogène peut être éliminé par l'action des catalysateurs ferments (catalase).

L'idée que dans tous les cas il se forme au moins temporairement de l'aldéhyde formique, trouve un appui dans les expériences faites en partant du méthylal.

$$C = \begin{matrix} OCH_3 \\ H_2 \\ OCH_3 \end{matrix}$$

d'après lesquelles des plantes peuvent, en l'absence d'acide carbonique, mais dans la lumière, former de l'amidon *(Elodea, Spirogyra)*.

On a objecté à cette théorie de la formaldéhyde que ce corps étant un poison puissant, il devenait improbable que les plantes puissent supporter sa présence. Nous avons vu cependant que des recherches modernes ont fait connaître des algues qui supportent de faibles doses d'aldéhyde formique. Lorsqu'on est en présence d'une théorie biochimique il ne faut pas oublier que les réactions intermédiaires peuvent être rapides et passagères et, par conséquent, difficiles à mettre en évidence. Dans beaucoup de réactions chimiques ordinaires on est forcé d'admettre des réactions intermédiaires qu'il n'est pas toujours aisé de saisir.

Il y a aussi lieu de se souvenir du fait que la formaldéhyde s'attache aux corps protéiques (ou peptides) en formant un dérivé méthylénique.

Quoi qu'il en soit, il paraît hors de doute que l'un des premiers produits de l'assimilation est un sucre du type $C_6 H_{12} O_6$ (glycose). Dans l'immense majorité des cas il paraît probable que le premier sucre formé est le glycose; il se pourrait cependant que d'autres sucres analogues le remplaçassent dans certaines plantes.

Depuis Sachs on sait que l'amidon est le *premier produit visible* de l'assimilation. L'amidon, si on ne considère que sa formule brute, ne diffère du type d'un sucre $C_6 H_{12} O_6$ que par une molécule d'eau en moins.

Ce corps est très complexe; par des raisonnements tirés d'expériences de chimie physique, on constate que l'amidon est une condensation d'un anhydride du type $C_6 H_{10} O_5$. Mais on multiplie cette formule empirique par une valeur n qui indique que la molécule est plus grosse. Or, cette

formule complexe ne parle pas en faveur de l'idée que l'amidon serait le premier produit d'assimilation. Néanmoins, comme son apparition dans la feuille coïncide exactement avec la décomposition de l'anhydride carbonique, on peut, dans une première recherche, laisser les premiers



Fig. 16. — Feuille d'*Acer* dont les parties protégées contre la lumière n'ont pas produit d'amidon et qui restent incolores après le traitement par l'eau iodée.

produits pour s'en tenir à celui qu'il est le plus facile de déceler. L'amidon, en effet, prend avec l'iode une couleur bleue caractéristique.

Or on sait que les feuilles de beaucoup de plantes accumulent de l'amidon pendant l'assimilation. Si on obscurcit des feuilles d'Erable *(Acer)* pendant plusieurs jours, l'amidon contenu dans les feuilles est utilisé et disparaît. Que l'on vienne à décolorer ces feuilles au moyen de l'alcool, traitées par une solution d'iode après avoir été bouillies pour

gonfler l'amidon supposé, elles ne donnent aucune coloration foncée. Elles sont donc privées d'amidon. Les feuilles exposées à la lumière, au contraire, se colorent dans les mêmes conditions de traitement, en noir plus ou moins intense.

Si, sur une feuille désamidonnée par un séjour à l'obscurité, on place des lettres telles que AMIDON, en papier ou en métal, et qu'on expose ces feuilles à la lumière, on verra, après traitement, comme il a été indiqué plus haut, que les parties qui ne recevaient pas la lumière n'ont pas produit l'amidon et, par conséquent, le mot AMIDON se détachera en blanc sur le fond noirci par l'iode. De ces expériences on peut tirer la conclusion que l'action de la lumière est localisée à la région verte qui reçoit les radiations.

Il n'en faudrait pas conclure que la production d'amidon est en rapport direct avec la lumière et que, par conséquent, l'amidon est un produit direct de l'assimilation, car on a montré qu'on pouvait, dans l'obscurité, provoquer l'accumulation de l'amidon dans les feuilles en leur fournissant les sucres nécessaires. A cet effet, on se sert de feuilles qu'on a privées d'amidon par un séjour prolongé dans l'obscurité, par exemple en entourant d'un papier noir le rameau qui les porte. Lorsqu'on constate que l'amidon a disparu, on coupe une feuille en deux le long de la nervure principale. L'une des moitiés est mise sur une solution qui ne contient pas de sucre, l'autre sur une solution de sucre (selon les espèces: glycose, saccharose, mannite, dulcite). A l'obscurité, il se forme dans la feuille qui repose sur la solution sucrée, des quantités appréciables d'amidon. L'amidon est donc une réserve que les plantes ont insolubilisée. Par ce procès de déshydratation et de condensation l'accumulation des matières dissoutes dans la cellule est évitée. La turgescence se maintient normale et la concentration par conséquent n'a guère varié.

Grâce à ce procédé, on a pu montrer que les plantes capables de fabriquer de l'amidon peuvent partir, pour cette condensation, de sucres divers (glycose, lévulose, sucrose). On a pu également montrer que, selon les familles des plantes, les alcools polyvalents ($C_6 H_{14} O_6$) comme mannite, dulcite, ou comme dans l'*Adonis vernalis*, même une pentite ($C_5 H_{12} O_5$) peuvent être le point de départ de cette synthèse. Qui plus est, un corps tel que l'acroléine, l'aldéhyde du propane ($C_3 H_4 O$) qu'on a dans une synthèse classique des sucres, utilisé comme point de départ, est également susceptible de fournir de l'amidon dans les mêmes conditions.

Pas plus dans le phénomène de l'assimilation que dans d'autres procès physiologiques, une formule unique n'exprime, quelque générale qu'elle puisse être l'ensemble des cas possibles. Ainsi la synthèse organique, qui emprunte l'énergie nécessaire au soleil et utilise l'anhydride carbonique et l'eau, n'aboutit pas nécessairement toujours à la production

du même sucre. Il ne s'accumule pas de l'amidon dans toutes les plantes vertes. Certaines plantes qui n'accumulent pas d'amidon condensent leurs hexoses (v. p. 81) en saccharose. Les MUSACÉES, par exemple, sont ordinairement exemptes d'amidon dans leurs feuilles. Mais si on vient à les cultiver dans une atmosphère chargée d'anhydride carbonique en excès, l'amidon apparaît. Il est intéressant de noter qu'on a pu montrer que les plantes dont les feuilles ne déposent pas d'amidon dans les conditions ordinaires ont une intensité d'assimilation plus faible que les feuilles amylifères. Cette expérience et ces observations montrent bien que l'amidon est une réserve qui correspond à un excès d'assimilation, c'est-à-dire qui est réglée par la concentration des sucres selon la loi des équilibres chimiques; le produit assimilé est insolubilisé sous forme de grains d'amidon.

Assimilation de l'azote.

Le protoplasma vivant est un complexe dans lequel entrent, comme parties constituantes, diverses albumines, corps dont l'étude sera faite plus loin. Ces albumines contiennent, outre le carbone et l'eau, dont nous connaissons l'origine, de l'azote (en moyenne 15 %) en quantités variables.

On sait depuis longtemps que l'azote gazeux de l'atmosphère n'est pas un aliment pour les plantes supérieures. Cultivées dans un milieu dépourvu d'azote combiné, elles ne tardent pas à périr. De là la nécessité de fournir au sol, sous forme d'engrais (fumier de ferme, engrais minéraux azotés), l'azote nécessaire à la végétation.

Toute la question de l'assimilation de l'azote par les végétaux supérieurs se réduit donc à l'absorption de combinaisons azotées telles qu'elles se présentent dans le sol et qui proviennent de la décomposition des matières organiques. Le terme ultime de la putréfaction, en ce qui concerne les combinaisons azotées, est l'ammoniaque qui, se combinant à l'acide carbonique présent, devient du carbonate d'ammonium. Cette combinaison en présence des autres sels du sol fournit les sels d'ammonium variés (sulfate, chlorure, etc.). L'expérience des laboratoires et des agronomes montre que les sels d'ammonium sont suffisants pour fournir à la plante son azote. Ils sont certainement absorbés comme tels par les végétaux. Ce n'est que lorsqu'ils sont très dissociables comme le carbonate d'ammonium qu'ils sont dangereux par la réaction fortement alcaline de l'ammoniaque libre.

Les divers composés azotés ne sont pas également utilisables. Les

plantes supérieures assimilent de préférence les nitrates. Il y a cependant des plantes pour lesquelles les sels ammoniacaux sont tout aussi avantageux. Cependant ces sels ammoniacaux doivent le plus souvent être transformés en nitrates. C'est le rôle des micro-organismes nitrifiants (p. 37, *fig. 6)*. Pour peu que les sels ammoniacaux séjournent un certain temps dans le sol ils disparaissent et sont remplacés par des nitrites et des nitrates. On a cru pendant longtemps que les nitrites seraient un poison dangereux pour les plantes vertes. Mais des recherches récentes ont montré que leur valeur, dans certains cas, lorsque le milieu est neutre ou légèrement alcalin, est à peine inférieure à celle des nitrates. D'ailleurs, selon la théorie indiquée (p. 38) comme les combinaisons ammoniacales, ils sont oxydés dans le sol avec rapidité. — En agriculture on utilise avec presque égal avantage des sels ammoniacaux (sulfates, phosphates) ou des nitrates (soude et potasse). Dans ces dernières années on s'est servi avec des résultats variables selon les sols et les plantes d'une combinaison qu'on ne trouve pas naturellement dans la terre, la chaux azotée ou cynamide calcique (CAz_2Ca). La valeur des engrais azotés est variable selon les sols, leur compacité, leur réaction, et les plantes. C'est affaire de l'agronomie.

Cependant on connaît maintenant un certain nombre d'organismes qui peuvent fixer l'azote élémentaire. Ces micro-organismes sont très répandus dans la nature, soit dans la terre soit dans les eaux. Il faut citer en première ligne l'*Azotobacter chroococcum*, grosse bactérie qui, en présence de substances hydrocarbonées (sucres, mannite), fixe activement l'azote gazeux *(fig. 17)*. Dans les eaux tant douces que marines, cet organisme accompagne souvent les Algues, dont il semble utiliser le mucus comme nourriture. L'action de ce micro-organisme est facilitée par l'humus et les combinaisons calciques, ce qui explique que les sols de cette nature ont besoin de moins d'engrais azotés. Une bactérie anaérobie, le *Clostridium Pastorianum*, commune dans les vases et la terre, est également apte à fixer l'azote non combiné. Mais pour cela il lui faut une nourriture sucrée (glycose, fructose, saccharose). Il se fait une fermentation butyrique (v. p. 32) au cours de laquelle pour 1 gr. de sucre détruit il y a un gain de 2,5 à 3 mgr. d'azote combiné. On avait prétendu que beaucoup d'autres végétaux, en particulier des Algues et des Champignons, pouvaient aussi assimiler l'azote, mais la preuve certaine n'a pu selon nous être fournie. Les Schizophytes qu'on a rangés dans cette catégorie n'ayant pas été cultivés en culture pure les résultats positifs annoncés n'ont aucune valeur.



Fig. 17. — Azotobacter chroococcum (lac de Genève).

Les premiers Azotobacters connus sont ces microbes qui provoquent sur les racines des Légumineuses de curieuses galles-bulbilles déjà décrites par Malpighi (v. chapitre des Galles). On savait depuis fort longtemps que les Légumineuses font exception parmi les autres plantes cultivées en ce qu'elles peuvent encore se développer dans un terrain épuisé, appauvri en azote combiné. Cette constatation fort ancienne les a fait classer parmi les plantes améliorantes. Il a été ensuite reconnu que cette propriété leur était conférée par les micro-organismes qui produisent les nodosités de leurs racines. En effet, si on vient à cultiver ces plantes dans un sol stérilisé, les nodosités ne se forment pas et les Légumineuses n'augmentent pas leur teneur en azote; mais si on vient à inoculer ce sol au moyen d'une émulsion des dites nodosités, on voit les racines se couvrir de ces tubercules et le

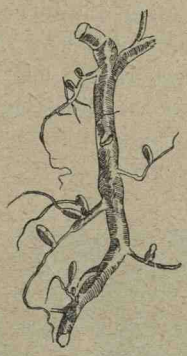


Fig. 18. — Racine de *Melilotus* portant des galles (bulbilles bactériennes).

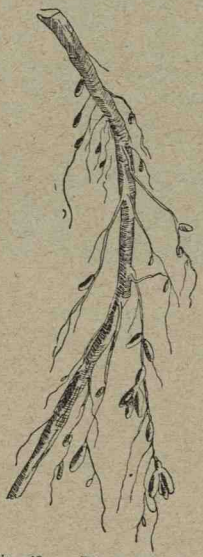


Fig. 19. — Racine de *Trifolium pratense* portant des galles (nodosités bactériennes).

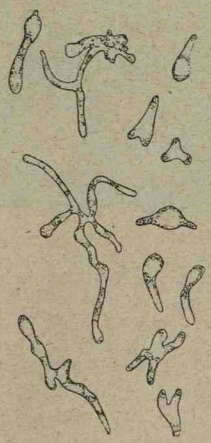


Fig. 20. — *Bacterium leguminosarum* (radicicola). Diverses formes hypertrophiées (bactéroïdes) telles qu'on les observe dans les nodosités du *Trifolium repens*.

végétal accumuler de l'azote. Ces mêmes micro-organismes ou des bactéries très semblables produisent sur les racines des *Eléagnacées* et des

Alnus des corps botryoïdes analogues. Les mêmes expériences démontrent l'influence favorable de leur présence pour la plante dans les lieux sablonneux, lavés et pauvres en azote combiné qu'habitent ces végétaux. Ces micro-organismes sont répandus dans tous les sols. L'analyse bactériologique des terres arables en fournit constamment.

On peut les cultiver en dehors de l'organisme sur un milieu artificiel comme l'Agar ou la Gélose des bactériologistes. En prenant toutes

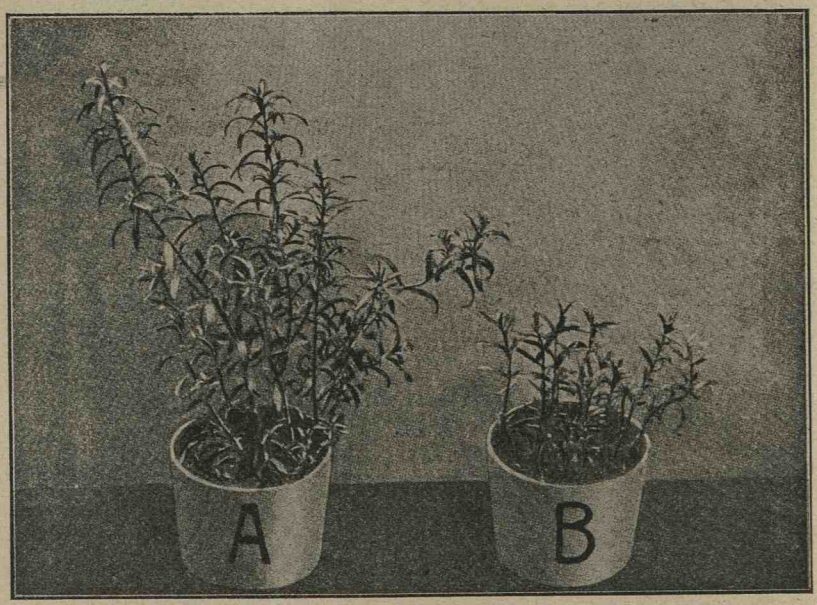


Fig. 21. — Influence des nodosités radiculaires de l'*Hippophae rhamnoides*. *A*, culture dont les racines portent de nombreuses nodosités; *B*, culture dont les racines ne possèdent que de rares nodosités. Expériences faites comme l'indique le texte pour les Légumineuses. (D'après SERVETTAZ.

les précautions nécessaires pour éviter l'entrée de l'azote combiné (passage de l'air aspiré dans l'appareil par un tube contenant de la tournure de cuivre chauffée au rouge [qui retient l'oxygène des oxydes de l'azote] et dans un laveur rempli d'acide sulfurique [qui retient l'ammoniaque]) on voit que ce micro-organisme utilise l'azote gazeux parfaitement dépourvu d'oxydes d'azote ou d'ammoniaque. Mais pour cela, c'est-à-dire pour obtenir une forte croissance, il faut lui offrir un réservoir d'énergie sous forme de sucre. Il brûle énergiquement cet hydrate de carbone, et l'énergie qui est mise en liberté est utilisée pour le travail d'assimilation de l'azote. La quantité de sucre brûlé pendant ce phéno-

mène est considérable. Pour une partie d'azote fixé, 500 parties de sucre sont oxydées.

On a cité d'autres micro-organismes doués de cette propriété; jusqu'à

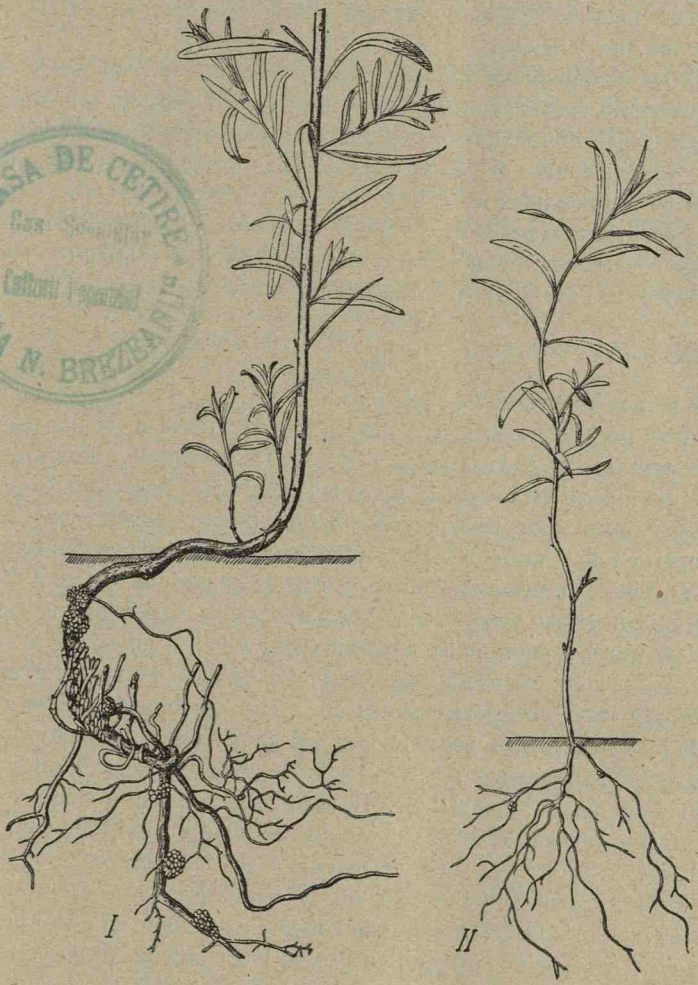


Fig 22. — *Hippophae rhamnoides.* — I, Plante de la culture *A*, montrant les nodosités radiculaires et le fort développement. — II, Plante de la culture *B*, presque sans nodosités et chétive. (D'après SERVETTAZ).

présent, on ne connaît, dans cette catégorie, avec certitude, que des Bactériacées (*Azotobacter*, peut-être aussi des Moisissures de l'humus, *Alternaria* sp., *Cladosporium*, Champignons de mycorhizes, etc.) appartenant au groupe physiologique des Azotobacter, microbes répandus

dans les eaux salées et les eaux douces où on les trouve associés au Plancton. Ce sont tous des aérobies [1] caractérisés qui ne peuvent effectuer leur travail qu'en présence d'une source hydrocarbonée assimilable : saccharose, mannite, glycose, sels des acides propionique, butyrique, lactique, malique, citrique.

Tous les champignons signalés comme pouvant vivre en dehors de toute nourriture azotée complexe, ne se développent dans les milieux en apparence dépourvus d'azote que d'une manière excessivement chétive. Il suffit de leur donner de l'azote combiné sous forme de sels ammoniacaux ou de nitrates pour les voir se développer activement.

La théorie la plus probable est que dans ce phénomène de l'absorption de l'azote élémentaire il s'agit d'une réduction due à la catalyse de l'eau en présence de l'azote. Il se formerait du nitrite d'ammonium

$$2\,H_2O + N_2 \rightleftharpoons NO_2.NH_4$$

d'après la réaction réversible indiquée.

Pendant longtemps, on a cru que les nitrites étaient si nocifs, qu'ils ne pouvaient constituer un aliment azoté pour les végétaux inférieurs ou supérieurs. Mais il est aisé de démontrer le contraire. Beaucoup d'algues en culture pure (par exemple *Hormidium nitens*, *Chroococcus sp.)* se comportent tout aussi bien lorsqu'on leur donne comme nourriture azotée du nitrite de potassium ou du nitrate de potassium. On peut donc penser qu'il n'est pas absolument nécessaire que les nitrites soient transformés en nitrates pour qu'ils puissent être assimilés, en milieu neutre ou alcalin, par les végétaux supérieurs. Ce qu'on sait moins, c'est le procédé par lequel les corps azotés du sol se combinent avec les substances hydro-carbonées pour former les premières substances organiques azotées. On admet en général que ces substances sont réduites par l'action d'un agent hypothétique. Il paraît extrêmement probable que ces synthèses peuvent se faire chez toutes les plantes sans l'intervention de la lumière. En effet, il suffit de fournir à des moisissures en culture pure, un sel d'ammonium ou un nitrate en présence du sucre pour constater une forte transformation de l'azote inorganique en azote protoplasmique. Or ces synthèses qui, en peu de jours, atteignent des valeurs considérables (*Sterigmatocystis nigra*, etc.), se font très bien dans l'obscurité complète. Il est donc très probable que, dans les tissus incolores des plantes supérieures, les mêmes synthèses peuvent être réalisées à l'abri de la lumière.

On peut parfois mettre en évidence, dans les tissus, les nitrates absorbés par la plante avant qu'ils aient été réduits et incorporés au plasma.

[1] Les Clostridium sont cependant des anaérobies.

Certaines plantes en accumulent des quantités considérables (*Nicotiana Tabacum*, tabac; *Helianthus annuus*, tournesol; *Triticum vulgare*, blé; *Chenopodium; Urtica*, ortie; etc.). Ces nitrates n'apparaissent dans ces plantes que si on les cultive dans un milieu d'où elles puissent l'extraire.

Cependant, dans les organes verts, on remarque que la lumière favorise ces synthèses. Les cultures pures des Algues vertes, en milieux sucrés, sont toujours plus vigoureuses dans la lumière que dans l'obscurité. Or, comme la nourriture hydro-carbonée déjà organique est en excès dans les deux expériences comparatives, il faut en conclure que la lumière favorise les synthèses protoplasmiques dans lesquelles l'azote entre comme élément spécifique. La condition est que la réserve sucrée soit suffisante. Il en est de même des purpuro-bactéries dont les synthèses se font mieux dans la lumière que dans l'obscurité.

Il nous faut enfin mentionner ici une théorie intéressante, quoique non prouvée, sur les synthèses organiques azotées. Dans beaucoup de plantes on rencontre de l'acide cyanhydrique libre ou combiné à des corps complexes (glycosides). Par un procédé un peu compliqué on peut mettre en évidence la présence de cette combinaison azotée dans les feuilles en la transformant en une espèce de bleu de Prusse. Les portions de feuilles qui en contiennent prennent, sous l'effet du réactif employé, une coloration bleue caractéristique. Or on a remarqué (*Pangium edule, Phaseolus lunatus*) que la lumière favorise la production de cette substance. Mais on s'est tout aussitôt aperçu que la lumière influe en produisant des corps sucrés qui paraissent nécessaires à la formation de l'acide cyanhydrique. A condition qu'on fournisse à ces feuilles une solution sucrée, elles produisent aussi, dans l'obscurité, l'acide cyanhydrique. C'est ce qui a permis de supposer que l'acide cyanhydrique est le premier ou l'un des premiers produits visibles de l'assimilation de l'azote.

Assimilation des substances minérales.

Incinérés, tous les végétaux, même les plus inférieurs, laissent un résidu, des cendres. La composition de ces cendres varie d'un végétal à un autre (p. 21), d'un organe à un autre. On y trouve toujours combinés de diverses manières les éléments suivants :

Calcium, Magnésium, Potassium, Sodium, Fer, Phosphore, Azote, Soufre, Chlore; et plus ou moins souvent : Silicium, Aluminium; plus rarement : Zinc, Cuivre, Manganèse, Fluor, Brome, Sodium.

Ces divers corps pénètrent par diffusion dans le végétal dissous dans

l'eau du sol ou celle dans laquelle ils sont plongés (plantes aquatiques, plantes marines).

La nécessité du Phosphore, de l'Azote, du Soufre est évidente puisque ces éléments entrent dans la composition des albumines du plasma, mais on peut se demander si réellement les métaux reconnus dans les cendres sont nécessaires. La méthode expérimentale la plus exacte est la suivante :

On paraffine des éprouvettes stérilisées de manière à empêcher le liquide de culture de toucher au verre (à la longue l'eau distillée dissout les éléments du verre) ; dans ces éprouvettes on introduit une solution dans l'eau distillée absolument pure, de sels ammoniacaux (sulfate phosphate, nitrate), à l'exclusion de toute substance métallique. Un germe d'algue inoculé dans ce milieu refuse absolument de croître alors que, si on lui offre une solution qui contient les mêmes éléments mais unis au K, Mg, Ca et Fe, la multiplication se fait rapidement. Un certain nombre de micro-organismes, par exemple les moisissures (Champignons), semblent ne pas nécessiter la présence du Calcium.

On se sert aussi de la méthode des cultures dans l'eau pour démontrer que les Phanérogames ont besoin de sels minéraux pour leur développement.

En utilisant des solutions nutritives de la composition suivante :

Nitrate de calcium	1 gr.
Chlorure de potassium	0,12 gr.
Sulfate de magnésium	0,25 gr.
Phosphate acide de potassium	0,25 gr.
Traces de chlorure ferrique	
Eau	1000 gr.

(pour examiner la valeur de chaque élément on éliminera successivement le Calcium, le K, etc.), on verra que chacun des éléments qui figurent dans ce mélange est nécessaire. D'autre part, on verra qu'en offrant à la plante cet ensemble on peut l'amener (en prenant quelques précautions) jusqu'à la floraison et la maturation des fruits. Les plantes élevées dans ces conditions sont normales et ne le cèdent en rien à celles qu'on aurait cultivées dans la meilleure terre. Connaissant la composition de la solution offerte et l'assimilation du carbone, cette méthode des cultures dans l'eau permet de se rendre compte d'une manière indubitable que, à une température donnée, nécessaire pour amorcer les réactions et les maintenir, et en utilisant l'énergie lumineuse, la plante verte est capable d'édifier, à partir de matières minérales et gazeuses, toute son organisation complexe.

Elle appelle à la vie, elle s'assimile par conséquent le monde inanimé. Elle est l'ouvrier silencieux qui communique aux éléments minéraux

l'impulsion qu'elle a reçue de ses ascendants. Dans les eaux de la mer, dans les lacs et les étangs, sur la terre, partout les germes des végétaux disséminés à profusion, microscopiques ou visibles à l'œil nu, comme des étincelles qui communiquent le feu à des matières inflammables, appellent les éléments à ce degré supérieur, les combinaisons plus complexes du carbone et, celles-ci, à ce degré plus élevé encore, la matière vivante.

Ces solutions minérales favorables sont ce qu'on peut appeler des solutions balancées. Une solution équimoléculaire de chlorure de sodium aurait un effet nocif, le Na Cl étant par son ion Na un électrolyte décoagulant qui, s'accumulant dans l'ectoplasma, en diminue la semi-perméabilité; l'addition d'une petite quantité de ion bivalent (coagulant) rétablit la semi-perméabilité normale. Il y a antagonisme. En plus, il y a des actions additives, c'est-à-dire des actions combinées des ions métalliques. C'est ce qu'on appelle synergie.

Il nous reste à examiner le jeu compliqué des échanges par lesquels l'activité de l'organisme vivant est possible et par lesquels ce dernier se maintient éloigné de la stabilité qui signifie pour lui la mort, c'est-à-dire l'équilibre définitif.

Composition chimique du végétal [1].

Parmi les innombrables combinaisons chimiques qui entrent dans la composition du végétal, il convient d'étudier plus en détail deux catégories de substances qui, par leur importance dans la vie des plantes, méritent une place à part.

Ce sont les hydrates de carbone et les albumines.

Hydrates de carbone.

Cette appellation un peu surannée peut être remplacée par celles de *sucres* et *alcools polyatomiques* et leurs dérivés. Nous conserverons le terme ancien, qui exprime seulement la composition brute, c'est-à-dire la combinaison du carbone avec l'eau. Ces corps en brûlant fournissent de l'anhydride carbonique et de l'eau.

Le plus souvent le rapport de l'hydrogène à l'oxygène est celui qui exprime la composition de l'eau.

Ainsi : $C_6H_{12}O_6 - C_6H_{10}O_5 - C_{12}H_{22}O_{11}$.

[1] On ne donne ici que les notions les plus indispensables. Le lecteur trouvera dans l'ouvrage d'Euler ou celui de Czapek, tous les renseignements nécessaires.

Ce sont des corps qui ont des isomères nombreux, c'est-à-dire qui se présentent sous plusieurs états dépendant du groupement des atomes dans la molécule et de la structure de la molécule dans l'espace. Toutes ces variations ont pour le biologiste un intérêt capital. Mais il lui importe avant tout de savoir si tel de ces composés est un aliment pour la plante ou non.

Il se trouve en effet que des hydrates de carbone de même composition élémentaire mais différant par leur structure stéréochimique, c'est-à-dire par la disposition des atomes dans l'espace, se comportent très différemment au point de vue chimique et physiologique.

Il y a lieu de grouper ces hydrates de carbone en monosaccharides et polysaccharides :

Monosaccharides.

I. Hexoses $C_6H_{12}O_6$

II. Pentoses $C_5H_{10}O_5$

et leurs isomères chimiques ou stéréochimiques :

Glycose ou Dextrose Fructose ou Lévulose Mannose Galactose	Hexoses
Arabinose Xylose	Pentoses

Disaccharides

III. $C_{12}H_{22}O_{11}$	Saccharose Maltose Cellose Lactose

Polysaccharides.

IV. Hexosanes $(C_6H_{10}O_5)$	Cellulose Amidon Galactane Mannane
V. Pentosanes $(C_5H_8O_4)$	Arabane Xylane

Polysaccharides.

CELLULOSES $(C_6 H_{10} O_5) n$.

La cellulose est une substance à molécule complexe, très condensée, qui entre dans la composition des membranes des végétaux, dont elle constitue la majeure partie sinon la totalité. C'est un colloïde, qui ne gonfle, à l'état habituel, que peu dans l'eau, mais s'imbibe très rapidement.

Insoluble dans les réactifs dissolvants ordinaires (alcool, eau, acétone, éther, benzine), elle ne se dissout que dans le réactif de Schweitzer (solution d'oxyde de cuivre ammoniacal), d'où on peut la précipiter par un acide. Pour obtenir de la cellulose pure on la redissout et reprécipite plusieurs fois. Elle se dépose spontanément en masses cristallines d'une solution de l'oxyde de cuivre ammoniacal (cellulose cristallisée).

La cellule fournit comme produit ultime de l'hydrolyse par les acides, du glycose exclusivement. Mais on peut obtenir comme produit intermédiaire un disaccharide, le cellose.

La cellulose se colore en rouge par la matière colorante appelée congo ammoniacal et en outre par les matières colorantes suivantes : en bain acide: orselline BB, crocéine brillante; en bain alcalin: rouge-congo, azo-bleu. Traitée par le chlorure de zinc iodé, la cellulose prend une coloration violette caractéristique (amyloïde). On peut remplacer le chlorure de zinc par un autre hydratant, l'acide sulfurique concentré ou le chlorure de calcium et l'acide phosphorique, qui gélatinisent la matière. Pour mieux obtenir ces colorations il faut, dans une certaine mesure, diminuer l'agrégation de la cellulose en la gonflant ou la gélifiant légèrement avec des alcalis ou des acides. — Quelques membranes sont naturellement à ce stade demi-gélifié: membranes des tubes criblés. — On a nommé *hydrocellulose* ou *amyloïde* le degré de gélatinisation auquel a lieu la coloration par l'iode (parois des cellules des albumens des semences de *Linum* (Lin), *Tropœolum* (Capucine), *Impatiens* (Balsamine).

Les jeunes membranes des cellules des Spermaphytes sont formées tout d'abord de cellulose pure puis s'incrustent d'hémicelluloses, de corps pectiques, de tanins, de corps aromatiques variés .

HÉMICELLULOSES.

Sont des corps analogues aux celluloses mais moins condensés, plus hydrolysables et qui prennent part également à la formation des membranes; l'acide chlorhydrique à 0,1 % les dissout; elles fournissent par

hydrolyse d'autres sucres que la cellulose (mannose, galactose, pentoses, etc.).

Elles forment les épaississements des parois cellulaires de beaucoup de tissus de réserves de semences (albumen).

Mannane ou Manno-cellulose.

Cellulose particulière, surtout abondante dans le bois des Gymnospermes, mais peu rare dans les membranes des Angiospermes, l'albumen corné des Palmiers, rhizomes des Aracées, oignons de *Lilium*, tubercules d'Orchidées; par l'action des acides, elle ne fournit pas du glycose comme les celluloses vraies mais du mannose (v. plus loin).

Galactane.

Cellulose particulière qui accompagne souvent les mannanes dans les membranes et qui, dans les mêmes conditions, se transforme en galactose.

Xylane (gomme du bois).

Contenue dans beaucoup de membranes végétales que le botaniste désigne du nom de lignifiées; par hydrolyse ces xylanes fournissent des pentoses ou des méthylpentoses. On les reconnaît au moyen du réactif phloroglucine-acide chlorhydrique qui, déjà à froid, mais mieux à chaud, donne la coloration rouge cerise du furfurol.

Pectose.

C'est une substance mal définie au point de vue chimique. Associée à la cellulose à laquelle elle est intimement mélangée dans les jeunes parois, la pectose, dans les membranes plus âgées, plus épaisses, forme la lamelle moyenne, dans les tissus plus âgés, les cadres externes des parois. Parfois elle constitue à elle seule toute l'épaisseur de la membrane.

Insoluble dans l'eau, mais soluble dans les alcalis (la cellulose insoluble). Le bleu de méthylène la colore vivement. Elle est facilement transformée en un corps à propriétés acides, la pectine ou acide pectique qui, uni à la chaux, constitue souvent le ciment des cellules. La chimie de ces substances est actuellement mieux élucidée (Pentosanes, Arabinose, Galactose, acide galacturonique).

Chitine.

Les membranes des hyphes des Champignons sont rarement formées de cellulose; à sa place on trouve un hydrate de carbone azoté, la chitine

qui est probablement un dérivé du glucosamine, produit d'hydrolyse de beaucoup de substances protéiques; la chitine résiste aux alcalis.

Amidons.

Comme les corps cellulosiques, les amidons sont des états condensés des hydrates de carbone, mais il est évident que les amidons sont moins complexes que les celluloses puisque, en disloquant ces dernières par des corps gélifiants ou hydratants, on arrive à un état qui présente certains caractères des amidons, en particulier celui de se colorer en bleu par l'iode (amyloïde).

Les amidons sont des corps insolubles de forme définie, variables selon les divers végétaux. Les substances qui les forment y sont, selon les variantes, à un degré de cohésion variable. On diminue cette cohésion en traitant l'amidon par l'eau bouillante ; l'amidon se gélifie, s'hydrate, les micelles sont dissociés. Il est des amidons qui ne sont pas colorés en bleu par l'iode, ainsi dans l'arille de *Chelidonium*, dans l'albumen du riz (*Oryza sativa*), dans les feuilles de Gentiane, dans plusieurs Orchidées, et qui prennent sous l'effet de ce réactif une teinte rouge (amylodextrine) ; le plus souvent, l'amidon se colore en bleu. Dans un même grain ces divers états de cohésion ou d'agrégation moléculaire coexistent comme dans la membrane cellulaire sont associés des corps cellulosiques divers.

Les produits de dégradation des amidons dans la cellule vivante sont: Les *amidons solubles*, colorables en bleu par l'iode; les *amylodextrines*, solubles dans l'eau bouillante et colorables en rouge par l'iode; les *dextrines*, solubles dans l'eau froide et ne donnant aucune coloration par l'iode mais précipitées par l'alcool; les *sucres*, maltose, glycose. L'hydrolyse des celluloses ne fournit pas de maltose mais du cellose, aussi un disaccharide. L'amidon paraît être exclusivement constitué de maltosanes. Des recherches récentes montrent que la majeure partie des grains est formée par de l'amylose, un polysaccharide qui se colore en bleu par l'iode, et par de l'amylopectine que l'iode ne colore pas et que les ferments transforment en dextrine, tandis que l'amylose ne fournit que du maltose. Le glycogène est voisin de l'amidon; très répandu chez les animaux, ce polysaccharide, qui remplace l'amidon, se colore en rouge-brun par l'iode; on le rencontre surtout chez les Schizophytes et les Champignons.

Inulines.

Les *Inulines* sont solubles dans l'eau, ne donnent pas la réaction iodée, elles sont insolubles dans l'alcool fort (sphérocristaux) et fournissent du fructose par hydrolyse.

Disaccharides.

Le MALTOSE est un produit de dislocation de la molécule complexe d'amidon (v. *Ferments*). C'est maintenant un corps défini dont l'étude particulière, ainsi que celle des autres corps sucrés, est du domaine de la chimie. ($C_{12}H_{22}O_{11}$). Traité par un hydratant, il fournit deux molécules de glycose.

Le SACCHAROSE est très répandu dans le règne végétal, il a la même formule brute que le maltose. Traité par un hydratant, il fournit du glycose et du fructose.

Ces sucres sont parfois remplacés, dans le règne animal, par le LACTOSE qui fournit par hydratation du galactose et du glycose.

Monosaccharides.

Les monosaccharides ($C_6H_{12}O_6$) sont les corps sucrés du type du glycose ($C_6H_{12}O_6$).

Glycose Galactose	à caractère aldéhydique.
Fructose Sorbose	à caractère cétonique.

Ainsi, par des dégradations successives à partir de la cellulose, par dislocations ménagées, on passe par les degrés suivants : cellulose $(C_6H_{10}O_5)n$, hémicellulose, amyloïde, dextrine, maltose, glycose $C_6H_{12}O_6$.

La conversion inverse est tout aussi souvent réalisée par la cellule qui, dans le phénomène de l'assimilation, paraît surtout donner, comme premier produit, le glycose, l'un des corps sucrés les plus généralement répandus dans le règne végétal. Par déshydratation ou condensation, deux molécules de glycose ou d'une autre hexose, fournissent une molécule de maltose ou de saccharose, puis, par des condensations toujours plus complexes, les corps insolubles qui sont les réserves amylacées (amidon) et les membranes cellulosiques qui se constituent autour des cellules.

Matières grasses.

On trouve dans toutes les cellules une certaine proportion de matières grasses, soit imprégnant la périphérie du protoplasma, soit sous forme de gouttelettes au sein même de la matière vivante. Dans les organes-réservoirs, ces graisses qui remplacent les hydrates de carbone peuvent s'accumuler énormément (semences oléagineuses, fruits (olive, pal-

miers à huile) ; ces substances sont des combinaisons de la glycérine (alcool triatomique $C_3 H_8 O_3$) et d'acides gras, corps pauvres en oxygène, comme l'acide stéarique ($C_{18} H_{36} O_2$), l'acide oléique ($C_{18} H_{34} O_2$), l'acide linolique ($C_{18} H_{32} O_2$), l'acide laurique ($C_{12} H_{24} O_2$), l'acide palmitique ($C_{16} H_{32} O_2$), l'acide myristicique ($C_{14} H_{28} O_2$). La glycérine fournit par oxydation l'aldéhyde glycérique (COH. CHOH. CH_2 OH), et le dioxyacétone (CH_2 OH. CO CH_2 OH), qu'on peut considérer comme des hydrates de carbone simples, comme des trioses.

On peut rattacher aux matières grasses les lipoïdes, par exemple ceux qui fournissent par hydrolyse (saponification) de l'acide phosphorique et une base de la choline unis à la glycérine. Ainsi la lécithine, la cholestérine.

On trouve aussi des matières grasses comme incrustation des membranes dites subérifiées, cutinisées (cires).

Corps protéiques.

Ce chapitre de la chimie est encore assez obscur. Au point de vue qui nous intéresse nous en savons cependant assez pour en tirer des conclusions physiologiques importantes.

Les corps protéiques sont des corps à molécules complexes, les uns insolubles dans l'eau, les autres solubles dans les acides et les alcalis faibles, d'autres enfin entrent en fausse solution dans l'eau. Avec les acides et les alcalis, ils forment parfois des combinaisons analogues aux sels; il est des albuminoïdes à caractère basique et d'autres à caractère acide, enfin d'autres, comme les albumines proprement dites, sont amphotères. Par exemple, les phytovitellines des réserves des semences sont des sels de Ca ou de Mg. Comme pour les celluloses, il y a tous les degrés d'agrégation, des corps protéiques cornés aux protéines gonflées, gélifiées, gélatineuses, solubles. Ce sont des combinaisons de carbone, d'azote, d'hydrogène, d'oxygène et de soufre dont il existe un grand nombre de variétés, dues aux arrangements variés que peuvent contracter les groupements d'atomes des molécules diverses qui entrent dans la synthèse de substances aussi complexes. Le protoplasma végétal contient à l'état de mélange un vrai faisceau de corps protéiques.

I. Matières protéiques proprement dites.

Les Globulines sont des corps solubles dans des solutions salines; la chaleur et les acides organiques les précipitent. Les fibrines sont insolubles dans l'eau, ne se dissolvent qu'avec une extrême lenteur dans les solutions des chlorures alcalins (Na Cl).

Les pseudo-solutions de ces deux formes d'albumine précipitent par le sulfate d'ammonium ou le sulfate de magnésie en excès.

Les ALBUMINES sont solubles dans l'eau dans laquelle ils entrent en fausse solution et sont coagulables par la chaleur. Leurs solutions sont précipitées par les sulfates cités. Il y a un grand nombre d'albumines qui diffèrent par leur degré de solubilité, leur sensibilité vis-à-vis de la température, qui les coagule, etc. Les albumines en solution avec des globulines peuvent être séparées de ces dernières par dialyse; les sels qui permettaient la solubilisation des globulines étant extraits par ce procédé, celles-ci précipitent et peuvent être séparées par le filtre.

Aux albumines vraies on doit rattacher les *gliadines* solubles dans l'alcool à 70 à 80 %, mais précipitées par un excès de chlorure de sodium (Na Cl). On les retire des semences où elles paraissent constituer une partie essentielle de ce qu'on a nommé le gluten.

GLUCO-PROTÉIDES.

Donnent des fausses solutions visqueuses, ne coagulent pas par la chaleur, perdent leur viscosité par l'action des acides ou des alcalis, sont plus solubles dans les solutions faiblement alcalines que dans l'eau; à l'ébullition par les acides les gluco-protéides fournissent beaucoup d'hydrate de carbone. (Gélatines animales employées comme milieu de culture.)

II. Albumines phosphorées ou nucléo-albumines.

CASÉINES OU NUCLÉO-ALBUMINES.

Ce sont des corps protéiques phosphorés, insolubles dans l'eau et les solutions de chlorures alcalins; elle sont solubles dans les solutions de phosphates alcalins et le carbonate de sodium. Elles sont solubles aussi dans les alcalis faibles et sont précipitées de ces solutions par un acide faible, mais se redissolvent si on ajoute un excès d'acide (0,35-0,85% P_2O_5) (Gluten-caséine, Légumine). Ces caséines ont surtout été étudiées chez les végétaux à propos des matières de réserve des semences. Quelques caséines paraissent contenir du fer.

III. Nucléines.

Sont des combinaisons d'albumoses ou d'albumines avec l'acide nucléinique. Traitées par les acides on obtient, outre les albumines et leurs dérivés, des bases xanthiques, c'est-à-dire des dérivés puriques et en plus des dérivés pyrimiques accompagnés d'hydrates de carbone et d'acide

phosphorique et du fer. Elles contiennent jusqu'à 10-20 % de P_2O_5 (acide phosphorique).

Ces substances qui caractérisent la partie essentielle du noyau de la cellule, fixent, en général, les couleurs basiques d'aniline plus fortement que d'autres. C'est ainsi que ces matières, dans les procédés de coloration des éléments figurés de la cellule, retiennent de préférence la couleur bleue ou verte des mélanges classiques de fuchsine-bleu de méthylène ou de fuchsine-vert d'iode. On a pu se servir de cette propriété pour établir les doubles colorations dans les cellules et, ainsi, analyser grossièrement les variations chimiques du contenu cellulaire.

Dans les mêmes conditions, on met en évidence le fer par l'action prolongée du sulfure d'ammonium qui permet d'obtenir les réactions qualitatives de ce corps.

Réactions générales des matières protéiques. — En solution elles précipitent par l'alcool concentré et l'acide nitrique (réaction très sensible).

Le sulfate d'ammoniaque ou d'autres sels neutres, ajoutés en poudre en excès, séparent entièrement de ces solutions toutes les matières albuminoïdes solubles.

Les sels des métaux lourds, les acides phospho-tungstique et phosphomolybdique et beaucoup d'autres corps, en particulier les tanins, le ferrocyanure de potassium acétique ($^1/_{100\,000}$) les précipitent.

Réactions colorées. — L'acide sulfurique concentré et quelques gouttes d'un sirop de sucre colorent les albumines en rouge violacé.

En présence du sulfate de cuivre très dilué et traitées ensuite par un léger excès de potasse, à chaud, elles donnent une coloration pourpre (réaction du biuret).

L'acide nitrique concentré à chaud leur communique une couleur jaune foncé qui passe au brun-rouge par l'addition de soude caustique et au violet par l'ammoniaque (réaction xanthoprotéique).

Une solution de nitrate mercureux et mercurique colore, à chaud et même à froid, les albuminoïdes en rouge brique ou en rose (réaction de Millon due essentiellement à la présence dans le complexe-albumine de l'acide aminé cyclique, la tyrosine).

Chauffées en présence d'une solution de chlorure d'or à 1 % et additionnées d'une goutte d'acide formique, les solutions des corps protéiques donnent une coloration rouge pourpre, puis bleue, et enfin des flocons bleu foncé (sensibilité extrême $^1/_{2\,000\,000}$).

On obtient une coloration violette en ajoutant à un mélange d'albumine et de solution alcoolique d'α naphtol quelques gouttes d'acide sulfurique concentré. Cette réaction (de Molisch) indique dans les albumines une teneur en hydrate de carbone.

Agents de dégradation et de condensation des complexes chimiques de la cellule.

Les substances chimiques de l'organisme sont, comme nous l'avons vu, des réserves d'énergie. On calcule cette énergie par la chaleur de formation de ces composés.

Pour être mise à la disposition du végétal, cette énergie potentielle doit être libérée par la dislocation ou l'oxydation de ce composé. D'autre part, les réserves insolubles, hydrates de carbone, albuminoïdes, etc., ou celles qui n'entrent dans l'eau qu'en fausse solution, ont besoin tout d'abord, pour pouvoir émigrer de cellule en cellule jusqu'au lieu de leur utilisation, d'être disloquées jusqu'au degré où elles entrent en vraie solution dans l'eau. A cet état seulement elles sont susceptibles de traverser les membranes des colloïdes végétaux (v. p. 18).

Les agents de ces transformations chimiques qui se passent à la température ordinaire sont les *ferments solubles*, ou *diastases*, ou *enzymes*.

Les réactions qu'effectuent les diastases sont telles que le plus souvent l'eau seule, à la longue, ou un agent chimique existant dans la cellule, comme l'oxygène, les acides faibles, les alcalis faibles, l'effectueraient si on leur en laissait le temps. Les ferments rentrent donc dans la classe des accélérateurs de réactions. Ils rendent instantanés ou rapides, à la température ordinaire, des effets chimiques qui, sans eux, s'effectueraient d'une manière spontanée mais excessivement lente.

Ces accélérateurs de réactions sont souvent des complexes, c'est-à-dire que pour exercer leur effet il leur faut non seulement le corps à modifier, mais des conditions déterminées, la présence de certains composés chimiques qui fonctionnent comme sensibilisateurs ou comme catalysateurs de second ordre (adjuvants).

On a cru pendant longtemps que tous les ferments seraient des albuminoïdes. Actuellement on connaît des ferments physiologiquement purs, c'est-à-dire qui n'ont qu'une seule action spécifique et qui ne donnent pas les réactions des matières protéiques (oxydases, pepsine).

On ne connaît point de ferment qui soit caractérisé comme corps chimique défini. Ces catalysateurs sont toujours associés à des substances étrangères dont on ne sait pas encore le débarrasser. La chaleur humide les détruit (50-90°) ; ce sont en général des colloïdes. Ils entrent ordinairement en fausse solution dans l'eau; se laissent assez facilement extraire des organes végétaux dont la semi-perméabilité a été diminuée par l'action de l'éther, du chloroforme ou par la glycérine et par la plasmolyse au moyen du sucre ou de la glycérine. Quelques ferments semblent

adhérer fortement au plasma cellulaire qui, en vertu de son état colloïdal et émulsionné (action de surface), est comme imprégné de ces substances à la façon d'une fibre qui fixe un colorant. Dans ce cas il est difficile, sinon impossible, d'extraire les diastases (certaines lipases ou des ferments glycosidiques). On les extrait généralement au moyen de l'eau; cette solution additionnée d'alcool fort donne un précipité dans lequel se trouve le ferment. On peut purifier ce premier précipité qui contient souvent des gommes insolubles.

C'est une idée assez répandue que tous les ferments sont peu solubles dans l'alcool. Certains d'entre eux cependant, les ferments oxydants (peroxydase), sont dissous dans l'alcool à 50 %.

Dans plusieurs ferments il est possible de distinguer une kinase ou accélérateur et un complément. Les deux portent parfois le caractère de vrais ferments, sont détruits par la chaleur, sont paralysés par des poisons, etc., ou bien seule la kinase est ferment, tandis que le complément est une substance chimique inorganique (sels de calcium) ou organique (lécithine).

Classification des ferments.

On peut provisoirement grouper les ferments dans les classes suivantes :

A. Ferments coagulants : présure, amylocoagulase, pectase.
B. Ferments de dislocation : catalase, zymase.
C. Ferments hydrolysants.
D. Ferments oxydants.

A. PRÉSURE. — C'est un ferment très répandu dans le règne végétal : Chymase (Labferment, Présure). Des tissus du figuier, des fleurs des artichauts (*Cynara* sp.), des *Pinguicula*, etc., comme de l'estomac des jeunes herbivores, la présure peut être extraite par l'eau salée. Ce ferment modifie l'état colloïdal de la caséine en fausse solution dans le lait. La caséine passe alors à l'état de paracaséine, qui diffère de la première en ce que, précipitée de sa fausse solution, elle devient insoluble dans l'eau. Ce n'est guère qu'une modification de la caséine. Mais ce qui nous intéresse ici, c'est que ce ferment amène finalement à la coagulation de la paracaséine formée. La masse tout entière se prend en un caillot d'apparence homogène (v. p. 7). Le phénomène se décompose en deux phases : la première correspond à la transformation de la caséine qui passe de l'état de fausse solution à celui de coagulum. La présence des sels de calcium (complément, coferment) est nécessaire pour que cette seconde phase s'effectue typiquement. Si on enlève, en effet, des fausses solutions de caséine, au moyen de l'oxalate d'ammonium, tous les sels de calcium

solubles, cette liqueur ne coagule plus. L'addition de minimes quantités de sels de calcium rétablit le pouvoir coagulant.

Cependant la chymase du *Ficus Carica* (Sycochymase) coagule en l'absence des sels de calcium. Ces derniers facilitent la réaction mais ne sont pas absolument indispensables. La chymase ordinaire a donc besoin, pour réaliser toute son action, d'un complément, les sels de calcium. Ce ferment peut transformer 4 à 800.000 fois son poids de caséine.

Pour certains auteurs, l'action du labferment consisterait exclusivement dans la transformation de la caséine en paracaséine; la coagulation serait amenée par les sels de calcium.

On connaît d'autres ferments coagulants : la FIBRINASE du sang et la PECTASE.

Ce dernier ferment, qu'on extrait facilement des carottes et d'autres plantes, produit dans les sucs désacidifiés des végétaux riches en pectine une coagulation dans laquelle les sels de calcium jouent un rôle semblable à celui qui a été décrit à propos de la présure.

Si on laisse le suc des fruits séjourner à l'air pendant quelques jours, cette transformation s'opère naturellement, il y a coagulation des matières pectiques. Le suc qui reste libre se maintient liquide indéfiniment, car il a été débarrassé des substances coagulables.

Les ferments coagulants sont sans doute très répandus dans le règne végétal. Très probablement, aux divers états physiques du protoplasma, correspondent des actions plus ou moins avancées de ferments coagulants qui amènent les fausses solutions du plasma à l'état coagulé ou de colloïde ordinaire. Il existe aussi, probablement, des ferments régulateurs des états physiques, colloïdaux du plasma.

AMYLOCOAGULASE. — Ce ferment, extrait des graines vertes des céréales, peut coaguler l'amidon de ses fausses solutions (v. p. 83) ; c'est un antagoniste de la diastase nommé amylase et qui est un décoagulant.

Ferments de dislocation.

C'est une idée assez répandue aujourd'hui que tous les ferments solubles sont capables de décomposer l'eau oxygénée. En réalité, cette propriété est spécifique; elle appartient à un ferment reconnu, depuis lors, comme spécifique, la CATALASE.

$$2\,H_2O_2 = 2\,H_2O + O_2$$

Il y a formation d'eau et dégagement d'oxygène moléculaire, par conséquent inactif. En même temps la température s'élève, il y a dégagement de chaleur.

Le détail du phénomène n'a pas à nous occuper. Il nous suffit de

constater qu'il existe des ferments qui disloquent des molécules et mettent en liberté de la chaleur. Ce ferment est général. Nous n'avons pas trouvé de plantes supérieures qui en fussent exemptes.

Le rôle probable de ce ferment est de régler la production et d'empêcher l'accumulation du peroxyde d'hydrogène (v. oxydase). Il joue peut-être aussi un rôle dans le phénomène de la photosynthèse par les plantes vertes en éliminant le peroxyde d'hydrogène, lequel, d'après l'une des théories décrites, se formerait constamment.

ZYMASE. — C'est un ferment qu'on peut extraire des *Saccharomyces* (levures) et de certains organes d'animaux et de végétaux. Il disloque la molécule du sucre en alcool et en acide carbonique (v. p. 34). Par conséquent, c'est l'agent réel de la fermentation alcoolique, qu'on peut réaliser *in vitro* en dehors de l'organisme, et non plus seulement *in vivo*.

On a récemment prétendu que ce ferment serait un complexe; par une glycase le glycose serait dédoublé en dioxyacétone ou en aldéhyde glycérique qui, par le ferment nouvellement découvert, la carboxylase, serait amené au stade aldéhyde CH_3. COH qui, par l'action d'une réductase, donnerait l'alcool éthylique.

Ferments hydrolysants.

A. SACCHARIFIANTS [1]. — Dans l'étude des substances hydrocarbonées, il a été dit qu'on peut, par l'action de l'eau à chaud sous pression ou à la température moyenne au moyen d'acides forts ou étendus, dégrader les molécules complexes des celluloses et des amidons en molécules plus simples comme les sucres, disaccharides ou monosaccharides. Dans l'organisme vivant (et ces réactions se passent aussi en dehors de l'organisme quand on les en retire), les ferments hydrolysants remplacent cette action de l'eau chaude sous pression ou celle des acides.

C'est surtout pendant le procès de la germination que le phénomène de l'hydrolyse est frappant. L'embryon qui germe sécrète des diastases qui sont spécifiques pour chacune des substances de réserve. Alors la cellulose qui forme les parois des cellules du tissu nourricier est en grande partie dissoute. Parfois dans les semences où elle s'est accumulée de manière à constituer un albumen corné, comme dans le *Phoenix dactylifera* (Dattier) ou d'autres Palmiers (ivoire végétal), il faut une action prolongée des ferments de l'embryon pour la dissoudre totalement. La germination est alors lente.

Les ferments de la cellulose ont reçu le nom de CELLULASES (aussi nommées cytases). Partout où il s'agit de dissoudre les membranes cellulosiques ils apparaissent. Les champignons destructeurs des charpentes,

[1] Aussi nommés sucroclastiques

le *Merulius lacrymans* et le *Polyporus vaporarius*, qui peuvent parfois causer tant de dégâts, sécrètent ce ferment. Beaucoup de moisissures et de champignons du sol sont également capables de dissoudre la cellulose.

Les *mannanes* et *galactanes* (hémicelluloses) qui forment une partie importante des membranes de certains végétaux (semences de Papilionacées) sont dissoutes par les ferments nommés SEMINASES avec production de mannose et de galactose.

Le ferment qui dissout l'amidon est l'un des plus importants et le plus anciennement connu. On ne sait pas, d'une manière certaine, s'il existe un seul ferment qui opère toute la transformation ou si cette saccharification de l'amidon exige l'action simultanée ou successive de plusieurs diastases. Cette dernière opinion est la plus probable.

On peut, en effet, dans la transformation de l'amidon, constater les stades suivants :

Amidon ⟿ Amidon soluble, érythrodextrine, dextrine, maltose, glycose.

L'amidon, comme l'amidon soluble, se colore en bleu par l'iode, l'érythrodextrine en rouge pourpre, la dextrine ne se colore pas mais n'est pas cristallisable, le maltose est un glycobiose cristallisable de composition connue. Enfin le glycose est un sucre de la formule $C_6H_{12}O_6$.

$$\underset{\text{Amidon}}{(C_6H_{10}O_5)\eta} + \underset{\text{Eau}}{(H_2O)\eta} = (C_{12}H_{22}O_{11} + C_{12}H_{22}O_{11})\frac{\eta}{2}$$

$$\underset{\text{Maltose}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + \underset{\text{Eau}}{H_2O} = 2\,\underset{\text{Glycose}}{C_6H_{12}O_6}$$

Dans tous les cas, l'action de la diastase ne va pas au delà du stade maltose. Il faudrait également distinguer dans la diastase deux ferments dont l'un, l'*amylase*, transformerait l'amidon en amidon soluble et en dextrine, tandis que la *dextrinase* hydrolyserait la dextrine en maltose. On a pu, en effet, montrer qu'en chauffant la diastase ordinaire on ne retient que la fonction amylolytique, tandis que la fonction saccharifiante a disparu.

D'autres distinguent une amylase qui saccharifie l'amidon soluble mais laisse intacte l'amylopectine, et une amylopectinase qui serait le ferment qui produit la corrosion du grain d'amidon et liquéfie l'empois d'amidon.

A chaque catégorie de di ou trisaccharide correspond un ferment hydrolysant, dédoublant.

Au maltose $C_{12}H_{21}O_{11}$, la maltase :

Au sucrose (sucre de canne) $C_{12}H_{22}O_{11}$, la sucrase ou invertine;

Au lactose (sucre de lait) $C_{12}H_{22}O_{11}$, la lactase.

On appelle glycosides les éthers des sucres; ainsi :

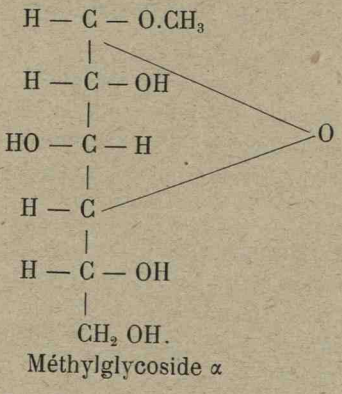
Le maltose est un glycoside glycose-glycose;
Le sucrose » glycose-fructose;
Le lactose » glycose-galactose.
De même les polysaccharides.

Les sucres forment avec une foule de combinaisons des éthers analogues aux précédents, les glycosides proprement dits, dont les plus connus sont les suivants :

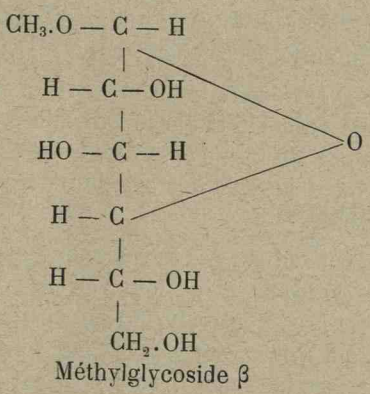
L'amygdaline ($C_{20}H_{27}NO_{11}$) des amandes amères. L'arbutine ($C_{12}H_{16}O_7$) des feuilles de l'*Arctostaphylos Uva ursi*. La gaulthérine ($C_{14}H_{18}O_8$) des racines de *Polygala, Spiraea, Monotropa, Gaultheria*. La populine ($C_{26}H_{22}O_8$) des bourgeons de *Populus*.

Signalons maintenant que les glycosides végétaux correspondent dans leurs propriétés à certains glycosides artificiels. Parmi ces derniers, il faut citer en première ligne l'un des plus simples, celui qu'on obtient en condensant de l'alcool méthylique avec le glycose *d*. Mais le glycose *d* n'est pas une substance unique, c'est le mélange de deux corps de même formule élémentaire. On sait que cette substance, si répandue dans le règne végétal, aussi nommée dextrose, présente le phénomène dit de la birotation, c'est-à-dire que les solutions fraîchement préparées à froid présentent une action plus forte sur la lumière polarisée que si elles sont vieillies ou si elles ont été préparées à chaud. Ceci provient de ce que ce sucre peut exister sous deux modifications stéréo-isomères, c'est-à-dire avec un groupement différent des atomes dans l'espace.

Chacun de ces isomères (qui passent facilement de l'un à l'autre dans les solutions aqueuses) forme avec l'alcool méthylique un glycoside.



Méthylglycoside α



Méthylglycoside β

Ceci étant connu, il nous faut faire mention ici de l'existence d'un ferment hydrolysant très répandu dans le règne végétal (Algues, Champignons, Lichens, Phanérogames), l'*émulsine*, qu'on trouve surtout dans les amandes douces ou amères.

Ce ferment, non seulement dédouble plusieurs des glycosides naturels, mais il est aussi actif vis-à-vis de glycosides artificiels.

Ainsi il hydrolyse :

l'amygdaline en glycose, acide cyanhydrique et aldéhyde benzoïque (essence d'amandes amères, reconnaissable à son odeur aromatique caractéristique).

amygdaline + eau = aldéhyde benzoïque + acide cyanhydrique + glycose

$$C_{20}H_{27}NO_{11} + 2H_2O = C_6H_5.COH. + CNH + 2C_6H_{12}O_6$$

arbutine + eau = hydroquinone + glycose

$$C_6H_4\begin{matrix}O.C_6H_{11}O_5\\OH\end{matrix} + H_2O = C_6H_4\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + C_6H_{12}O_6$$

populine + eau = acide benzoïque + saligénine + glycose

$$C_{20}H_{22}O_8 + 2H_2O = C_7H_6O_2 + C_7H_8O_2 + C_6H_{12}O_6$$

gaulthérine + eau = éther méthylsalicylique + glycose

$$C_{14}H_{18}O_8 + H_2O = C_6H_4\begin{matrix}OH\\COOCH_3\end{matrix} + C_6H_{12}O_6$$

Rubiérythrine : glycose et alizarine.

Quercitrine : rhamnose et quercetine (penta-oxyflavone).

Saponines : glycose, galactose, pentose et sapogénines.

Indican : glycose et indigo.

Mais l'émulsine hydrolyse aussi le β méthylglycoside et n'a aucune action sur l'α méthylglycoside. On admet donc que les glycosides en question sont du type β et que l'émulsine est un ferment spécifique pour cette sorte de combinaisons.

D'autre part, la maltase qui est sans action sur le sucrose et le lactose mais dédouble aisément le maltose, dédouble aussi l'α méthylglycoside. Ce qui fait dire que le maltose et l'α méthylglycoside sont du même type et que leur analogie dépend d'une certaine disposition des atomes dans l'espace.

On voit par ces exemples que, sous le terme de spécificité dans l'action des ferments, il ne faut voir autre chose qu'une certaine concordance entre la structure du ferment et celle des corps sur lesquels il agit. C'est ce qui a fait comparer l'action d'un ferment à celle d'une clef qui ouvre une serrure mais n'en ouvre pas d'autres.

Il existe un grand nombre de glycosides dédoublables par des ferments spécifiques.

Ainsi :

la sinigrine des semences de *Sinapis nigra* (Moutarde noire), *Bras-*

sica Napus (Navet) et des racines de *Cochlearia armoracia* (Raifort) est hydrolysée par un ferment, la myrosine.

$C_{10}H_{16}NS_2KO_9 + H_2O = C_3H_5CNS + C_6H_{12}O_6 + KHSO_4$
sinigrine + eau = sulfocyanate d'allyle + glycose + sulfate acide de potassium

Ce même ferment hydrolyse un autre glycoside, la sinalbine

sinalbine + eau = essence de moutarde blanche + glycose
$C_{30}H_{42}N_2S_2O_{15} + H_2O = C_7H_7ONCS + C_6H_{12}O_6$
+ sulfate acide de sinapine
+ $C_{16}H_{24}NO_5HSO_4$

Ce ferment ne peut être remplacé par l'émulsine, à laquelle il ne peut se substituer.

La maltase, dont on a dit qu'elle ne peut remplacer l'émulsine, attaque cependant l'amygdaline.

$C_{20}H_{27}NO_{11} + H_2O = C_{14}H_{17}NO_6 + C_6H_{12}O_6$
amygdaline + eau = nitrite amygdalique + glycose

Autrement dit, l'amygdaline est un glycoside qui participe à la fois de la nature des glycosides α et de celle des glycosides β, car le nitrite amygdalique est dédoublé par l'émulsine.

L'action de quelques-uns de ces ferments est *réversible*, c'est-à-dire que selon la concentration et la proportion des masses en présence il y a hydrolyse ou condensation. Ainsi la maltase hydrolyse le maltose en glycose ou si ce dernier corps est en excès elle le synthétise en isomaltose. De même la maltase peut, à partir du nitrite amygdalique et du glycose, reconstituer l'amygdaline. De nombreuses synthèses de glycosides ont été réalisées à partir du ferment émulsif agissant sur les sucres en solution alcoolique (Bourquelot).

Protéases.

On nomme ainsi les ferments hydrolysants qui disloquent les matières protéiques insolubles ou en fausse solution, et leur font subir une série de transformations analogues à celles des polysaccharides par l'action des ferments saccharifiants. Les matières protéiques, sous l'influence de ces ferments, passent par une suite de dégradations qu'on peut également réaliser en employant l'eau sous pression ou des acides faibles. Il agit donc d'hydrolyses successives.

On appelle *albumoses* les stades voisins des états initiaux albumines. En fausse solution, elles ne sont pas coagulables par la chaleur mais sont précipitées par le sulfate d'ammonium en excès ou par d'autres sels neutres; l'acide nitrique, l'acide acétique, le ferro-cyanure de potassium

les précipitent. Elles fournissent plus ou moins fortement la réaction du biuret. Elles ne sont pas ou sont peu dialysables.

Au stade *peptone* il n'y a plus de précipitation par le sulfate d'ammonium en excès ou par d'autres sels neutres; les peptones dialysent plus facilement que les albumoses. Elles ne sont précipitées ni par la chaleur ni par les acides. Elles sont solubles dans l'alcool assez concentré.

Il est nécessaire de donner ici quelques détails sur la marche de l'hydrolyse de ces substances albuminoïdes, car de cette connaissance dépend la possibilité de suivre pas à pas le phénomène de la dislocation des réserves protéiques dans les plantes et leur transportabilité à travers l'organisme.

La plupart des albumines traitées par les acides dégagent tout d'abord de l'ammoniaque qui s'unit avec ces acides. C'est ce qu'on appelle l'azote amidé.

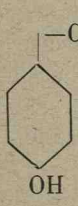
Le produit hydrolysé traité par l'acide phosphowolframique donne un précipité qui consiste essentiellement dans un mélange d'acides diaminés dont on détermine l'azote par l'analyse. Dans le filtrat restent les corps plus simples, en particulier les acides mono-aminés.

Ainsi la protéine des semences de Conifères fournit dans ces conditions :

Azote amidé	Azote mono-aminé	Azote diaminé
10,3	56,9	32,8

On a extrait de ces digestions artificielles des albumines toute une série d'acides mono-aminés : le glycocolle ou acide amino-acétique, l'alanine ou acide amino-propionique, la sérine ou acide α amino-oxypropionique, l'acide amino-valérianique, la leucine ou acide amino-caproïque, l'acide amino-succinique ou acide aspartique, l'acide α amino-glutarique, tous acides mono-aminés de la série grasse.

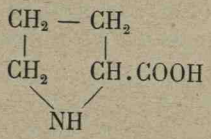
En outre, plusieurs corps, dont le botaniste doit connaître les réactions : la phénylalanine et la para-oxyphénylalanine aussi appelée *tyrosine*. Ainsi, les protéines des semences en fournissent 3 %, la caséine 4 %. Ce corps



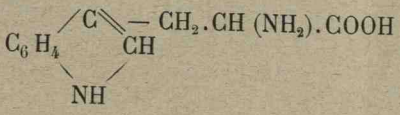
Tyrosine
ou p. oxyphénylalanine.

traité par le Réactif de Millon (nitrate mercureux et mercurique) donne une belle coloration rouge, caractéristique pour presque toutes les matières protéiques. De là son emploi pour les déceler.

On trouve, en outre, un dérivé du pyrrol, l'*acide α pyrrolidine-carbonique*, dont il sera question à propos de la genèse des alcaloïdes.



Enfin le *tryptophane*,



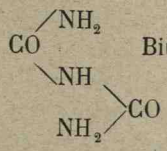
corps qui dérive de l'indol (indol-alanine).

En solution acide, cette substance donne, en présence du chlore ou du brome, une belle coloration violette, réaction qu'on utilise pour déterminer le degré d'hydrolyse provoqué par les ferments protéolytiques.

Enfin dans les produits de l'hydrolyse sont des corps précipitables par l'acide phosphowolframique, les acides diaminés :

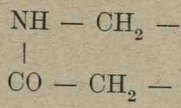
La *lysine* ou acide diamino-caproïque, l'*arginine* ou acide guanidino α amino-valérianique, qui par hydrolyse fournit des dérivés de l'urée.

On admet aujourd'hui qu'entre ces corps chimiques définis, les peptides et la molécule complexe des peptones il existe des intermédiaires, les *polypeptides*. On a pu, par synthèse, reconstituer des polypeptides qui présentent quelques-unes des réactions considérées comme spécifiques pour les substances albuminoïdes. Certains sont précipités par l'acide phosphowolframique et plusieurs fournissent la réaction du biuret.



Biuret.

En effet les acides aminés peuvent former des éthers, dont le plus simple est le dipeptide glycylglycine (2 × glycocolle — une mol. d'eau) $COOH.CH_2.NH.CO.CH_2.NH_2$ et qui par élimination d'eau se cyclise en glycylglycine-anhydride



éthers de plus en plus complexes et dont la molécule se rapproche de certaines fractions de l'hydrolyse des albumines. On est donc fondé à croire que tous les corps protéiques sont d'une très grande complexité puisque leur hydrolyse peut donner simultanément naissance à des corps si variés.

Les ferments protéolytiques des végétaux ou protéases ont été comparés aux ferments analogues des animaux, c'est-à-dire aux deux groupes principaux les *pepsinases* et les *trypsinases*.

Les premières agissent généralement en milieu acide, réaction le plus souvent fournie par des phosphates acides mis en liberté. Elles poussent l'hydrolyse jusqu'au stade peptone sans atteindre cette dislocation profonde caractérisée par la formation de corps cristallisables comme la leucine, la tyrosine et le tryptophane. Comme il est très long et très compliqué de déceler et encore plus d'isoler ces acides aminés, les biologistes se sont servis de méthodes indirectes. Pour certains, la phase peptique est celle de la solubilisation des albumines insolubles ou de la transformation des albumoses en peptones qui ne sont plus précipitées par les sulfates neutres en excès. En outre, le produit de l'hydrolyse ne fournit pas la réaction du tryptophane.

Les *trypsinases* agissent en milieu neutre ou acide, elles poussent l'hydrolyse plus loin et conduisent à la formation de composés non protéiques, définis, les polypeptides, les acides aminés, l'acide pyrrolidinecarbonique et le tryptophane. Durant le cours de leur action on peut saisir l'apparition de ce dernier corps par sa réaction colorée.

On tend à admettre actuellement que les trypsinases sont des systèmes complexes, c'est-à-dire résultent de la coexistence de deux ferments, l'un *pepsinase*, qui pousse l'hydrolyse jusqu'au stade peptone, l'autre qui transforme les albumoses et les peptones en produits cristallisables, c'est l'*éreptase* ou *érepsine*. C'est ainsi qu'on peut, dans la protéase des semences d'orge en germination (malt), séparer l'action peptique de l'action éreptique. L'alcool absolu détruit la dernière et ne conserve que la première. D'ailleurs l'action de l'éreptase (tryptase) fait souvent finalement disparaître les corps à réaction du biuret. Souvent aussi l'action tryptique s'arrête aux polypeptides qu'on peut isoler par l'acide phosphowolframique.

On s'est servi aussi pour séparer les deux phases principales de la protéolyse du caractère suivant : La première aboutit à des produits précipitables par le chlorure stanneux et le tanin (pepsinase), la seconde fournit des produits qui ne sont plus précipitables par ces réactifs. On peut aussi le plus souvent se servir du réactif ferment, la tyrosinase. Nous avons montré que ce ferment oxydant donnait avec les polypeptides à tyrosine en présence de glycocolle une coloration d'abord rose

puis vert émeraude, tandis qu'il donne avec la tyrosine une coloration rose puis noire violacée, il peut ainsi déceler la phase première de la protéolyse par les peptases au cours de laquelle les polypeptides ne sont pas hydrolysés jusqu'au stade tryptique (tyrosine et autres acides aminés) : on montre en effet que les peptases hydrolysent jusqu'au stade peptone, mélange de polypeptides, tandis que les tryptases détachent les acides aminés et plus particulièrement la tyrosine.

Comme on doit s'y attendre, les ferments protéases sont très répandus et ne semblent faire défaut à aucune plante. En outre, les ferments qu'on extrait sont accompagnés de substances accessoires qui en modifient souvent l'action. Plusieurs nécessitent un milieu acide pour peptoniser *(Saccharomyces, Psalliota campestris*, germes d'orge, suc des urnes de *Nepenthes)*, chez d'autres cette dissolution des albumines insolubles se fait également en réaction alcaline *(Carica papaya* (papaïne), *Ananas sativus* (Ananas), *Hyacinthus orientalis)*.

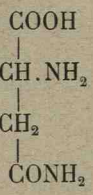
Par les protéases les matières protéiques colloïdales sont rendues diffusibles à travers les membranes végétales; c'est sous cette forme que l'azote organique chemine dans la plante. C'est aussi sous cette forme qu'il est assimilable par diosmose par les organes en croissance, les parasites, etc.

Il y a lieu de noter en outre l'apparition, dans les produits de la digestion, d'une quantité considérable d'acide pyrrolidine-carbonique. Or la structure de ce corps est si voisine de celle de plusieurs alcaloïdes, comme l'atropine, la cocaïne, la nicotine, la strychnine, la brucine, qu'on est tout naturellement amené à considérer ces bases végétales comme résultant de la désagrégation des albumines protoplasmiques [1]. Ces produits de la désagrégation des albumines sont modifiés ultérieurement par des actions secondaires.

Ainsi, on n'a jamais trouvé parmi les produits de l'hydrolyse des albumines résultant de l'action des acides ou des ferments *in vitro* un corps qui abonde dans les végétaux chez lesquels s'opèrent des translocations de matières azotées assimilées. C'est l'*asparagine*, un amide acide de l'acide aspartique (v. plus haut).

Cependant, cette asparagine cesse de se former aux dépens des matières protéiques, par exemple dans la germination des semences de Lupins *(Lupinus)* si l'oxygène vient à manquer; on ne trouve alors, comme produit de la peptolyse *in vivo*, que des peptides et des polypeptides.

[1] Tous les alcaloïdes pyrroliques dont la constitution est connue sont, sans exception, des dérivés de la pyrrolidine possédant, dans la position α, une chaîne latérale comme l'acide pyrrolidine-carbonique. (Pictet.)



Durant la germination aérobie des semences de plantes très variées, la quantité d'asparagine va augmentant progressivement si on empêche la régénération active des albumines en supprimant la lumière et les hydrates de carbone.

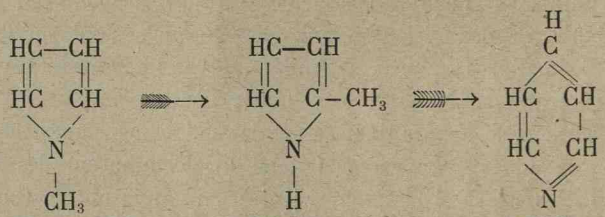
La quantité d'asparagine peut, dans ces conditions, atteindre 25 % du poids sec.

Lupinus albus	4	7	10	12	15 jours
Asparagine en % du poids sec des plantes . .	3,3	11,2	17,3	22,2	25,5 %

Cette production d'asparagine s'explique en supposant qu'une partie des autres acides aminés (leucine, tyrosine, etc.) servent à côté de l'acide aspartique à la formation de ce corps. En même temps que l'albumine diminue l'asparagine augmente, mais la quantité des autres acides aminés diminue aussi.

On voit donc durant la dislocation des matières protéiques contenues dans les semences par les ferments *in situ* une production abondante d'un corps qu'on n'obtient pas *in vitro*.

Il en est de même des alcaloïdes qui sont des corps méthylés, alors que ce groupement fait défaut aux bases obtenues par l'hydrolyse artificielle. Quant à la genèse de bases pyridiques dont dérivent beaucoup d'alcaloïdes, on sait qu'elles peuvent se former à partir des corps pyrroliques par une transposition moléculaire.



D'autre part, l'origine des alcaloïdes du groupe purique doit être cherchée dans une dislocation des nucléines analogue à celle qui, se faisant aux dépens des albumines, aboutit à des dérivés du pyrrol.

Nucléases.

Les protéases dont il a été question ci-dessus laissent inaltérées les nucléines des noyaux. Cependant, durant la digestion tryptique, on a vu se produire des bases xanthiques, tandis que l'action peptique sur les nucléo-protéides des noyaux attaque leur albumine mais laisse inaltérée la nucléine. Cette albumine nucléaire est constituée en majeure partie par des acides diaminés.

Certains champignons possèdent des nucléases qui dégradent ces protéines phosphorées jusqu'à la production de l'acide phosphorique inorganique. On doit admettre que ces ferments sont très répandus, car dans les plantes les corps puriques ne manquent pas (dérivés de l'urée : adénine, xanthine, guanine).

Lipases.

Les corps gras des plantes sont des éthers d'acides gras avec la glycérine. On sait que, pendant la germination, il se fait une saponification de ces graisses qui sont, après transformations secondaires, susceptibles d'émigrer de cellule en cellule.

Les agents primaires de la dislocation des graisses sont les *lipases*, ferments hydrolysants, qu'il est assez difficile d'extraire. Les champignons se prêtent mieux à l'obtention de ces ferments que les plantes supérieures. On mesure leur activité en fonction de la quantité de monobutyrine saponifiée, hydrolysée *(Lactarius sanguifluus, Penicillium, Ricinus communis)*.

Ferments oxydants.

L'oxydation lente des matières oxydables comme de celles qui sont contenues dans la cellule vivante, donne naissance à des corps stables ou très fugaces, les peroxydes. On peut concevoir ces corps comme constitués de la manière suivante :

$$R \begin{matrix} -O \\ | \\ -O \end{matrix}$$

L'oxygène y est contenu de manière à saturer ses deux valences inégalement, l'une servant à retenir un second atome d'oxygène.

Il semble admis aujourd'hui, en chimie, que toutes les oxydations lentes passent par un stade peroxyde. Ce stade serait donc une phase

inévitable de toutes les oxydations. Mais comme ce stade peut être très passager on n'arrive pas toujours à saisir, au moment de sa formation, le peroxyde intermédiaire.

Le type de ces corps est le peroxyde d'hydrogène.

$$\begin{matrix} & -O \\ H_2 & | \\ & -O \end{matrix}$$

C'est un corps oxydant assez actif.

Beaucoup de combinaisons organiques sont susceptibles de former de semblables peroxydes, par exemple l'éthylhydroperoxyde.

$$\begin{matrix} & -O \\ C_2H_4 & | \\ & -O \end{matrix}$$

Ces composés organiques ou inorganiques peroxydés sont, par eux-mêmes, assez inactifs; mais si on les met en présence d'un ferment très répandu dans le règne végétal, la *peroxydase*, ils perdent une partie de leur oxygène qui se dégage à l'état atomique, par conséquent à l'état d'oxygène actif.

Sous cette forme, l'oxygène atomique naissant peut opérer des oxydations que ne savent effectuer le peroxyde d'hydrogène ou les peroxydes substitués.

On se sert, pour mettre en évidence la peroxydase, de la teinture de gaïac émulsionnée et *fraîchement préparée*. Ce réactif ne bleuit pas sous l'action des peroxydes mais prend au contact du ferment cité — la peroxydase additionnée de peroxydes — une vive couleur bleue. L'acide gaïaconique contenu dans la résine est oxydé.

Divers phénols et amides aromatiques peuvent être oxydés d'une manière analogue (pyrogallol en gallopurpurine, hydroquinone en quinone, etc.), l'iode est mis en liberté dans l'oxydation de l'acide iodhydrique par le ferment oxydant.

On a nommé *oxydases* des corps ferments, susceptibles de produire à eux seuls les oxydations qui viennent d'être énumérées. Or il est possible parfois de dédoubler ces oxydases ou ferments oxydants en un corps susceptible de fournir un peroxyde organique, auquel on a donné le nom d'*oxygénase*, et une peroxydase.

Comme les peroxydes énumérés, l'oxygénase est, à elle seule, incapable d'effectuer une oxydation énergique. Combinée à la peroxydase, cette oxygénase (peroxyde organique) devient active comme le devient le peroxyde synthétique en combinaison avec la peroxydase.

En résumé, on peut dire que les peroxydes qui, dans la cellule, se forment nécessairement durant le phénomène de la respiration (peroxyde

d'hydrogène, peroxydes organiques, oxygénase) sont activés par les ferments peroxydases qui sont sans doute les accélérateurs de cette oxydation.

Les peroxydases sont des ferments très répandus et sans doute généraux. Les conditions dans lesquelles ils activent les phénomènes de la respiration sont encore mal connues.

Il existe sans nul doute plusieurs peroxydases spécifiques. Les oxydases dont il a été question et auxquelles on a donné le nom de laccases sont sans action sur la tyrosine. Au contraire, l'oxydase nommée *tyrosinase* transforme ce corps en pigments complexes; le produit ultime est un corps noir auquel on a donné le nom de mélanine. C'est à cette action qu'est due la coloration foncée que prennent beaucoup de plantes « post mortem »: coloration des sucs de pommes de terre, de Dahlia, de Betterave, de *Psalliota campestris*, de *Vicia Faba*, de *Russula nigricans*, des baies du *Viburnum Lantana*, etc.

D'autre part, la tyrosinase, en présence de certains phénols, comme le p. crésol, fournit, avec les matières protéiques, les albumoses, les peptones ou les peptides, des matières colorantes rouges qui virent au bleu et dont l'intensité de coloration indique le degré de simplification de la molécule.

La tyrosinase est une désamino-oxydase qui ramène les acides aminés avec dégagement de NH_3 et de CO_2 à l'aldéhyde à un carbone en moins. Par exemple en présence de corps dépolarisants :

$$\begin{matrix} CH_2NH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix} + O = \begin{matrix} COH + CO_2 \\ | \\ H + NH_3 \end{matrix}$$

Nous avons montré que la tyrosinase oxyde les peptides, polypeptides à tyrosine en donnant des colorations vives qui vont du rouge au vert, au bleu et à l'orange. Il serait possible que plus d'un pigment végétal ait cette origine.

D'autres oxydases ont été décrites, mais elles sont trop mal connues pour pouvoir être énumérées ici.

L'*acétoxydase* qu'on obtient en tuant rapidement les bactéries acétiques est le ferment qui oxyde l'alcool en acide acétique. C'est un ferment oxydant qui ne fournit pas les réactions colorées des oxydases du type laccase ou tyrosinase.

Les diverses oxydations qui se passent dans le végétal et qui jouent un si grand rôle dans le phénomène de la respiration sont, sans nul doute, sous la dépendance de ferments oxydants variés dont on ne connaît actuellement qu'un nombre restreint. Il y a ici une spécificité analogue à celle constatée pour les ferments saccharifiants.

Mode d'action des ferments.

On connaît en chimie des actions qui sont réversibles. L'eau dédouble, en partie, l'éther acétique en acide acétique et en alcool éthylique. Si on vient à dissoudre ces deux corps ensemble dans l'eau, ils se recombinent partiellement pour former de l'éther acétique.

$$C_2H_5C_2H_3O_2 + H_2O \rightleftharpoons C_2H_6O + C_2H_4O_2$$

Selon certaines lois, les actions hydrolysantes aboutissent à un état d'équilibre où une partie du corps est décomposée et l'autre intacte. La réaction synthétique se fera lorsque le mélange se concentrera en proportion moléculaire des deux composants. Une diminution dans la concentration aboutit à l'hydrolyse. On a cité pour divers ferments des actions réversibles; ainsi la maltase serait capable de dédoubler le maltose et, selon les circonstances, de ramener le glycose au maltose.

Si l'on fait agir de la maltase sur une solution de glycose où la proportion de sucre dépasse cette limite, le ferment condense les molécules du monosaccharide en un disaccharide, le maltose, qui se forme en quantité plus ou moins variable. Il paraît cependant que l'action réversible de la maltase sur le glycose ne fournit pas du maltose mais de l'isomaltose.

Dans quelle mesure cette constatation est-elle applicable à toutes les actions diastatiques? C'est ce qu'on ne sait pas encore exactement.

Certains faits parlent en faveur d'actions réversibles dans le chimisme cellulaire. Ainsi le dépôt dans les amylogènes (v. p. 113) de grains d'amidon et leur dissolution dans les mêmes grains, etc.

D'une manière générale, l'action des ferments est entravée par l'accumulation des produits de leur hydrolyse. A mesure que ces derniers se concentrent, l'activité du ferment se ralentit et finit par atteindre une limite.

Dans toutes les réactions chimiques réversibles, il y a lieu d'appliquer la loi des masses (Guldberg et Waage). Cette loi a une telle importance en biologie qu'il est nécessaire d'en connaître le principe : La réaction n'est pas seulement déterminée dans son développement par la nature des corps et leur température (v. p. 45), mais aussi par les masses relatives en présence. Une réaction ne peut donc cheminer dans un certain sens que jusqu'à une limite, c'est-à-dire jusqu'au point où ce produit de la réaction a pris une telle valeur que la tendance à la formation des corps initiaux est devenue aussi forte que celle de continuer la réaction dans le sens précédent. Mais si les produits de la réaction sont éliminés soit qu'ils deviennent insolubles, soit qu'étant volatils ils s'échappent, la réaction commencée continue et s'effectue complètement. Ainsi dans la réaction

$$Na_2SO_4 + BaCl_2 \rightleftharpoons BaSO_4 + 2\,NaCl$$

le sulfate de baryum étant quasi insoluble, il est éliminé et la réaction se continue de gauche à droite. Il en est de même quand on mélange deux solutions comme :

$$Na_2CO_3 + 2\,HCl \rightleftharpoons H_2O + CO_2 + 2\,NaCl$$

l'équilibre est constamment rompu par le départ du CO_2 et la réaction peut se faire complètement de gauche à droite. Mais lorsque cette élimination n'a pas lieu (mélange de sulfate de soude et de nitrate de potasse), la théorie des masses nous apprend quel sera l'équilibre. Soient les quantités de substances A et B qui dans l'unité de temps se transforment dans les substances A_1 et B_1; la vitesse avec laquelle la réaction chemine de gauche à droite dépend du nombre des rencontres dans l'unité de temps des masses A et B. Celles-ci sont déterminées par le nombre des molécules de A et de B contenues dans l'unité de volume, c'est-à-dire par la concentration de A et de B. Si dans chaque litre du volume total il y a a molécules-gramme de A et b molécules-gramme de B, chaque molécule A aura pour rencontrer une molécule B, la chance b. Pour a molécules de A, la chance sera $= ab$.

La vitesse de réaction de gauche à droite dépend donc de ce produit ab, en outre d'une constante (la constante d'affinité) qu'on désigne par k et qui dépend de la nature des corps, de la température, etc.; la vitesse peut donc être donnée par l'expression kab. De même de droite à gauche par $k_1\,a_1\,b_1$ où k_1 est une constante particulière pour la transformation de $A_1 + B_1$ en $A + B$, et a_1 et b_1 les concentrations de A_1 et B_1.
arrivé à l'équilibre, la réaction se fera dans les deux directions avec la même vitesse; par conséquent on en déduit l'équation

$$kab = k_1\,a_1\,b_1 \text{ ou}$$

$$\frac{k_1}{k} = K = \frac{ab}{a_1\,b_1}$$

Par exemple

$$Na_2SO_4 + 2\,HNO_3 \rightleftharpoons 2\,NaNO_3 + H_2SO_4$$

on a d'après la thermochimie montré que la solution contenait pour la réaction suivante (les quantités étant équivalentes aux molécules) :

$$(1-\alpha)\,(Na_2SO_4 + 2\,HNO_3) + \alpha\,(2\,NaNO_3 + H_2SO_4).$$

L'action des ferments qui se déroule ordinairement selon la loi des masses, ainsi qu'on le verra plus loin, est facilitée par la présence de cer-

taines combinaisons : l'acidité ou l'alcalinité du milieu, même si elles sont faibles, peut changer totalement le sens de la réaction; la température, la présence de certains sels de fer, de manganèse, calcium, est parfois nécessaire.

Il s'en faut de beaucoup que la présence seule des ferments soit suffisante pour effectuer des réactions; il faut un ensemble de circonstances pour mettre en jeu une action diastasique. La présence de certains corps neutralise leur action, soit en modifiant l'acidité ou l'alcalinité du milieu, soit en formant avec le ferment une combinaison qui le neutralise, soit en le paralysant dans son action par une action contraire.

L'action des ferments dépend donc de nombreux facteurs. En première ligne elle semble fonction de leur état colloïdal, c'est-à-dire de leur surface à l'état de fausse solution. Contrairement à ce qu'on croyait autrefois, leur vitesse de réaction dépend de leur concentration. Jusqu'à une certaine limite cette vitesse s'élève avec l'augmentation de masse. Lorsque le produit de leur réaction est immédiatement éliminé (action de la catalase sur le peroxyde d'hydrogène) il n'y a pas d'optimum et, théoriquement, l'action du ferment reste semblable à elle-même pendant toute la durée de l'action et se continue indéfiniment. Mais il arrive, comme dans l'action de l'invertine sur le sucrose (sucre de canne $C_{12}H_{22}O_{11}$), que l'un des produits de la réaction, ici le fructose, se combine avec le ferment et le paralyse ainsi de plus en plus. Alors on voit l'activité du ferment diminuer au bout d'un certain temps puis tendre de plus en plus vers zéro. Ici l'optimum est dû à un paralysant de la réaction qui apparaît au cours même du phénomène.

On a souvent dit que les ferments agissent en dilution excessive et que la masse du ferment ne joue aucun rôle. Ceci n'est pas exact. En effet, si on se sert de solutions suffisamment diluées, on voit que la vitesse de l'action dépend de la concentration, ce qui ramène leur action à la loi des masses. Quelquefois (comme dans l'action du système peroxydase-peroxyde d'hydrogène sur le pyrogallol) la quantité du produit de la réaction est proportionnelle à la concentration du ferment jusqu'à la concentration limite à partir de laquelle il n'y a aucune augmentation d'effet.

Cette relation a fait supposer que le ferment s'unit à la substance fermentescible. Généralement, pour établir la loi d'action d'un ferment, on établit sa vitesse d'action, c'est-à-dire qu'on détermine en combien de temps des quantités variables du ferment produisent le même effet. Ceci peut être étudié en fonction de la concentration de la substance à dédoubler ou à oxyder, ou, à concentration égale, en fonction de la température de l'acidité ou de l'alcalinité du milieu.

On voit alors que chaque ferment a une loi d'action particulière.

L'étude de l'ensemble de ces lois ramène aux lois générales des réactions.

Il y a ceci de très curieux que plusieurs ferments exercent l'optimum de leur action à une température supérieure à celle qui est supportable par le végétal. Ainsi la dextrinase à 64°, la sucrase à 55°, la sycochymase vers 75-80°, etc.

Un fait de grande importance, c'est la possibilité de la coexistence d'un nombre considérable de ferments dans une même plante, voire même dans une même cellule. Ainsi la catalase coexiste avec la peroxydase; ce sont pourtant deux ferments antagonistes, en ce sens que l'un décompose le peroxyde d'hydrogène en l'inactivant, c'est-à-dire en mettant en liberté de l'oxygène moléculaire O_2; la peroxydase n'agit que sur l'eau oxygénée ou un peroxyde analogue en présence d'un corps oxydable et dégage alors de l'oxygène atomique, c'est-à-dire actif. Si l'on met en présence les deux ferments, leurs actions se partagent d'après les lois des réactions mais elles ne s'excluent pas. La part qu'ils prennent à ce changement dépend de leur vitesse dans les conditions données.

Certains champignons contiennent simultanément : catalase, peroxydase, tyrosinase, laccase, lipase, émulsine, maltase, lactase, sucrase, cytase, ou mieux dit cellulase, amylase, dextrinase, etc. (*Lactarius*, *Sterigmatocystis nigra*, Endophyte des racines du *Limodorum abortivum*, etc.).

D'autres, au contraire, ne contiennent que certains de ces ferments, à l'exclusion d'autres. Ainsi le *Mucor Rouxi* n'a pas de sucrase et ne peut donc vivre dans une solution de saccharose, tandis que le *M. Prainii* a de la sucrase et peut utiliser ce sucre comme source de nourriture. La plupart des *Saccharomyces* contiennent de la zymase, mais ce ferment ne disloque que des monosaccharides; si on fournit à ces *Saccharomyces*, dont il existe beaucoup d'espèces, des disaccharides ou des trisaccharides, la fermentation alcoolique ne commence que si, à côté de la zymase, le *Saccharomyces* contient un ferment sucroclastique. Ainsi les *Saccharomyces cerevisiæ* réunissent, habituellement, zymase, maltase, sucrase, mais n'ont pas de lactase, ils ne peuvent donc faire fermenter le lactose tandis que le *S. Kefir* a, en outre de la zymase, de la lactase et de l'invertase, mais pas de maltase; le *S. apiculatus* ne contient aucun ferment sucroclastique, mais seulement de la zymase.

Lorsque les milieux de culture sont de composition variée, plusieurs espèces microbiennes, vu leur spécialisation, pourront coexister sans se gêner mutuellement.

Il faut aussi tenir compte des substances qui peuvent paralyser l'action des ferments et des substances qu'on a nommées antiferments et qui sont des antagonistes, mais cette partie de la biochimie végétale est mal connue.

Les matières minérales et leur rôle dans la cellule.

Lorsqu'on fait l'analyse des cendres d'un végétal, on trouve toujours certains éléments qui se répètent dans chaque analyse.

Ces éléments généralement répandus sont :

Calcium, Magnésium, Potassium, Fer.

Az, P, S.

Le rôle du *Calcium* est multiple; cet élément qui se localise principalement dans les feuilles prend part à la constitution de la lamelle moyenne (pectate de calcium), sert à précipiter l'acide oxalique, déchet organique que certaines plantes ne supportent pas; enfin cet élément joue un rôle éminent dans les phénomènes de la catalyse par les ferments. C'est aussi un régulateur des états colloïdaux.

C'est surtout dans les organes adultes qu'il s'accumule. Les feuilles, en particulier, sont riches en sels de calcium.

Un excès de calcium exerce une influence nocive sur le développement de beaucoup de végétaux qu'on appelle calcifuges. Ceux-ci réussissent mal sur les terrains calcaires parce que l'équilibre d'absorption entre les matières minérales est rompu. L'absorption du calcium rend l'accumulation du potassium difficile, dès lors chlorose, rabougrissement, mort (*Castanea*, etc.).

Mais cette action fâcheuse est due tout autant à la réaction alcaline de ces sols. L'arrêt de développement est proportionnel à la fonction basique de ces sols (*Digitalis purpurea*).

Le *Magnésium* paraît jouer un rôle important, il s'accumule dans les points végétatifs et les méristèmes; il est ordinairement associé à la chlorophylle; on en trouve aussi en proportion considérable dans les réserves (grains d'aleurone).

Il joue également un rôle dans les catalyses, en particulier dans la catalyse du glycose par la zymase. Peut-être prend-il part d'une manière indirecte au phénomène de la respiration anaérobie.

Potassium. — Son rôle est inconnu, mais tout fait supposer que, comme le calcium ou le magnésium, il sert de véhicule pour le transport des acides dans le végétal (acides sulfurique, phosphorique, nitrique, chlorhydrique). En outre son rôle comme catalysateur est certain. Il sensibilise certaines réactions. Cela est particulièrement évident dans les cultures pures d'algues où ces dernières étant dans un milieu aqueux peuvent facilement absorber les acides sous la forme de combinaisons ammoniacales et ne peuvent cependant se passer de potassium.

Des observations faites sur l'action du Na Cl pur sur des organismes tant végétaux qu'animaux montrent qu'elle est comparable à celle d'un toxique; le $Ca\,Cl_2$ agit, à faible dose, comme un antagoniste (v. p. 22).

On appelle solutions balancées les dissolutions d'électrolytes qui sont calculées pour le meilleur effet.

Des algues comme le *Vaucheria sessilis* sont tuées au bout de peu de temps si on les place dans une solution pure de Na Cl, alors qu'il faut une concentration beaucoup plus forte en présence de Magnésium, de Calcium ou de Potassium. Pour beaucoup de plantes, le Magnésium s'est montré nocif s'il n'y a pas en même temps un excès de Calcium; la proportion optimum pour le Tabac *(Nicotiana Tabacum)* est Ca O : Mg O = 4 : 1, pour le Riz *(Oryza sativa)* 30 : 1. (Osterhout).

Cette théorie toute moderne de l'action des sels minéraux sur les phénomènes physiologiques, substances qui, parfois employées pures, constituent des poisons, tandis qu'additionnées de traces d'un autre corps, elles agissent comme un stimulant, jette une vive lumière sur le rôle probable des matières minérales dans le plasma vivant.

L'importance du calcium dans la coagulation de la paracaséine ou de la pectose, celle du *Manganèse* dans la sensibilisation des laccases appartiennent également au domaine encore en friche de la catalyse pendant le chimisme des êtres vivants.

Le *Zinc* lui-même paraît à faible dose avoir une action accélérante sur la croissance des champignons.

Le *Sodium* paraît jouer un rôle analogue au Potassium.

L'*Alumine* n'apparaît guère en quantité considérable que dans quelques groupes de végétaux, Lycopodiacées, Cyathéacées, Symplocacées. On a expliqué la difficulté qu'ont les végétaux d'absorber l'Aluminium de la manière suivante : les sels d'aluminium à acides faibles sont fortement hydrolysés et l'hydrate d'Alumine ainsi formé ne peut que difficilement, en raison de son état colloïdal, traverser les membranes plasmiques.

On a vu que l'*Azote* peut être pris sous différentes formes; les nitrates et les sels ammoniacaux semblent avoir la même valeur nutritive pour les végétaux supérieurs. On a prétendu que les plantes qui utilisent de préférence des composés ammoniacaux comme les Graminées, ne pourraient facilement éliminer les bases (le calcium : nitrate de calcium) à cause de leur incapacité de produire de l'acide oxalique en suffisance. Comme dans les plantes l'azote est sous la forme de composés hydrogénés (amides et acides aminés [v. p. 96]) il doit se faire une réduction des nitrates et des nitrites. Il en est de même des sulfates, forme sous laquelle le soufre pénètre ordinairement dans la plante, et qui pour être incorporés au plasma sous forme de combinaison sulfo-organique (Cystine, etc.) doivent subir une réduction.

Le *Phosphore* pénètre dans le végétal comme acide phosphorique; on le retrouve sous cette forme en combinaison organique dans les matières

protéiques, dans les lécithines ou graisses phosphorées, les phosphatides et la phytine. Tous ces corps dérivent de l'acide phosphorique comme tel, qui est entré en combinaison complexe avec des substances ternaires ou quaternaires (acide glycéro-phosphorique lié à des acides gras et à la choline, un corps azoté : lécithines — phytine : combinaison de l'acide phosphorique et d'un sucre cyclique, l'inosite).

Beaucoup des substances minérales prises dans le sol, ionisées par la dilution extrême à laquelle on les trouve dans les eaux souterraines ou dissoutes dans l'eau qui adhère par capillarité aux particules terreuses, circulent comme telles dans la plante. Leurs ions se retrouvent dans les sucs lorsqu'on les exprime, pour autant qu'ils n'ont pas été incorporés à la matière organique. Plusieurs subissent dès l'entrée des modifications, soit que leur déminéralisation se fasse immédiatement, soit qu'elles subissent un phénomène de réduction. Telle plante n'absorbe que la quantité nécessaire à ses synthèses organiques, telle autre accumule des quantités considérables des substances minérales qui n'entreront que pour une faible part dans la composition organique des végétaux. On dit de certaines plantes que ce sont des végétaux à nitrates (Tabac, *Nicotiana Tabacum ; Amaranthus* 15 *% ; Urtica ; Chenopodium)*, des halophytes *(Salicornia; Suæda; Aster tripolium*, etc.) dont les cendres sont souvent formées pour la moitié de chlorure de sodium, des plantes grasses terrestres dont les sucs sont chargés de sels de calcium (malates, phosphates) des plantes siliceuses (Graminées, *Equisetum*, Diatomacées), des plantes à potasse *(Gunnera* K Cl), etc. Ces matières salines en dissolution servent à établir un pouvoir osmotique des sucs et facilitent ainsi la turgescence. Le chlorure de sodium et les sels abondants des plantes des terrains salés et des déserts semblent avoir pour effet principal d'abaisser la transpiration.

Le *Fer* facilite la formation de la chlorophylle; les plantes cultivées de semence dans les solutions nutritives sans Fer deviennent rapidement chlorotiques; le noyau contient généralement du fer. On a voulu voir dans cette présence du fer dans les nucléines la preuve que le noyau prend part aux phénomènes d'oxydation qui se passent pendant la respiration aérobie. On sait, en effet, que les sels de fer jouent le rôle de catalysateurs dans plus d'une oxydation.

Le Phosphore fait partie de la molécule complexe des nucléines, des nucléo-albumines et des lécithines; le Soufre entre dans la structure de toutes les matières protéiques; leur rôle principal n'est donc pas difficile à saisir.

CASA DE CETIRE
Cas Regulator
Cultura Pomicolei
MARIA N. BREZEANU

II

LA CELLULE, LES TISSUS

CHAPITRE III

LA CELLULE

La cellule simplifiée dont il a été question jusqu'ici est une abstraction; en réalité elle est plus compliquée.

Il convient d'étudier séparément les trois catégories suivantes de formations cellulaires :

A. Le plasma et ses inclusions.

B. Le noyau.

C. Les vacuoles.

Le plasma.

Le protoplasme, ou *cytoplasme*, peut exister sous les états énumérés (pp. 18 et 6) ; examiné à un fort grossissement, il ne paraît pas homogène mais bourré de granulations de dimensions variables dont la nature est difficile à préciser. Il se peut qu'une partie de ces granulations soient des corps solides, d'autres des gouttelettes de liquides non miscibles, d'autres des vacuoles minimes.

En effet, il s'établit entre le liquide qui baigne et pénètre en partie le plasma et ce corps colloïde un équilibre caractérisé par les deux phases : (v. p. 8) un colloïde tenant en dissolution le suc, et le suc cellulaire. Vis-à-vis de ce dernier, le plasma est limité par un *endoplasme*, sorte de membrane plus ou moins semi-perméable qui l'isole en un système osmo-

tique. Avec l'âge et les circonstances, l'état de fluidité du plasma varie et, par conséquent, sa structure intime. Cette structure ne saurait être celle d'une machine dans le sens physique, car, ainsi qu'il est facile de l'observer dans le plasma en mouvement, il n'y a guère que les couches limites qui soient plus ou moins stables.

De là, les théories contradictoires de la structure granulaire, de la structure fibrillaire et de la structure alvéolaire du plasma.

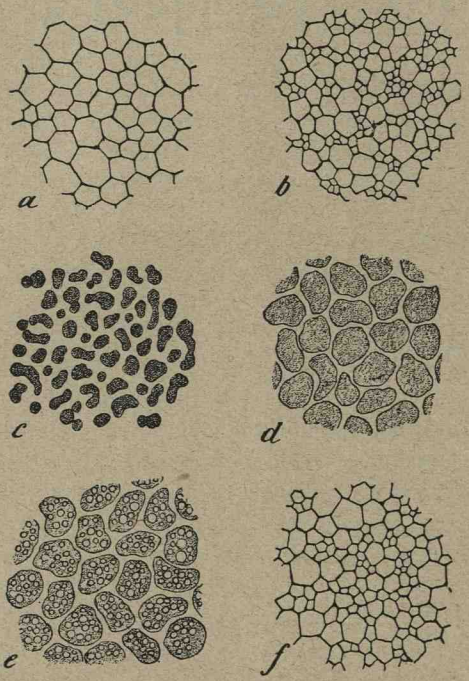


Fig 23. — Divers états de coagulation de la caséine examinés au microscope : *A*, structure en réseau : *B*, en réseau à mailles inégales; *C* et *D*, structure spongieuse, etc. Ces diverses formes de coagulation simulent les états protoplasmiques tels qu'on les observe lorsque ce corps est fixé par les réactifs.
(D'après A. FISCHER.)

L'origine des petites vacuoles dans le plasma peut n'être que la suivante : des granulations, au contact de l'eau, se dissolvent et forment avec elle une goutte, une solution, vrai liquide à l'intérieur du plasma.

Des observations faites sur la structure plasmique aux plus forts grossissements, beaucoup de chercheurs ont essayé de tirer des conclusions générales. C'est ainsi qu'on parle d'une structure fibrillaire, d'une structure alvéolaire, etc. Il est fort possible que, malgré le perpétuel va-et-vient du protoplasme en mouvement et son chimisme respiratoire, certaines dispositions restent permanentes; mais si nous en exceptons les plastides définis, les vacuoles plus ou moins durables et le noyau, il n'y a guère de structure permanente *visible* dans le cytoplasme.

D'ailleurs, la structure microscopique de la caséine coagulée ou précipitée peut servir de comparaison. On peut passer, lorsqu'il s'agit de ce corps dissous dans un alcali faible, d'une fausse solution comme cette substance albuminoïde en forme dans le sérum du lait, à des états de demi-coagulation où elle constitue des globules de condensation qui

simulent une émulsion, puis à des états où elle forme des réseaux qui ressemblent en tous points à ceux qu'on représente comme caractéristiques pour le protoplasme alvéolaire. Il suffit de très faibles différences d'alcalinité ou d'acidité pour produire, dans une solution de caséine (dans de la potasse à 0,2 %), une coagulation qui, fixée au moyen des réactifs ordinaires, réalise l'image du plasma cellulaire tel qu'il se présente lorsqu'il a été traité par les réactifs *(fig. 23)*.

Ainsi les structures diverses que certains auteurs ont reconnues au plasma et à propos desquelles des discussions interminables ont eu lieu, peuvent aussi se retrouver aux divers stades de la coagulation des fausses solutions de caséine ou d'albumine. D'ailleurs, la plupart des structures intimes du plasma ont été étudiées également sur des cellules fixées par les réactifs.

On appelle *fixateurs* des liquides toxiques qui tuent rapidement le plasma (en vertu de la grande perméabilité des membranes plasmiques vis-à-vis d'eux), le coagulent et le maintiennent dans la situation qu'il occupait. Mais quelle différence entre le plasma de la cellule ainsi fixée et celui de la cellule vivante!

L'étude histologique des plasmas telle qu'elle a été faite dans ces dernières années est celle des protoplasmes coagulés. Elle ne saurait, en aucune manière, remplacer l'examen des cellules vivantes. On a sans doute réussi à établir ainsi plus d'une différence entre les divers protoplasmes coagulés, et les méthodes de coloration par lesquelles on met en évidence certaines particularités de structure ou certaines qualités ont permis d'aborder certains côtés du chimisme cellulaire et de l'état colloïdal: mais ces méthodes à elles seules ne sauraient nous renseigner sur la structure du plasma vivant.

Ces réserves étant faites, examinons l'apparence, au microscope, de la matière cellulaire!

Dans une cellule vivante, on peut distinguer, et surtout durant le phénomène de la plasmolyse, à la périphérie du cytoplasme, une zone hyaline dépourvue de granulations et de nature visqueuse, c'est l'*ectoplasme*, sorte de zone adhérente à la membrane cellulosique et limitant le *mésoplasme* granuleux. Cette zone hyaline est due, en partie tout au moins, à l'action de l'eau; au contact du plasma, l'eau fait disparaître les granules susceptibles de gonfler dans ce liquide et fait ainsi apparaître une lisière gélifiée, zone uniforme qui fonctionne comme une membrane semi-perméable. Par son uniformité, elle se comporte comme la membrane, due à la tension superficielle, qui entoure chaque gouttelette d'un liquide quelconque.

De même tout autour de la vacuole centrale ou des vacuoles partielles, le protoplasma forme une couche mince, également hyaline et dépourvue

de granulations, également immobile (en raison de sa tension superficielle et de sa viscosité), c'est le *tonoplasme.*

Ces expressions, ectoplasme, mésoplasme et tonoplasme (endoplasme) n'ont, pour le moment, qu'une signification topographique.

On a récemment supposé que l'ectoplasme et le tonoplasme, membranes plasmiques qui fonctionnent sensiblement de la même manière au point de vue diosmotique, sont, en réalité, d'une autre nature que le *cytoplasme* ou plasma fondamental. L'ectoplasme devrait son origine à un plasma fibrilleux, le *kinoplasme*, dont les prolongements viendraient reconstituer l'ectoplasme quand il a disparu.

De fait, on sait que, hors des filaments de *Vaucheria* sectionnés, sortent des gouttelettes de protoplasme autour desquelles apparaît instantanément une zone hyaline, l'ectoplasme, qui est susceptible de sécréter une membrane cellulosique. Si l'on veut donc admettre que la substance qui donne naissance à la couche limite, régulatrice des échanges osmotiques, est préformée, il faut convenir que cette matière se répartit immédiatement autour du plasma nu et que l'intervention compliquée d'un système de filaments kinoplasmatiques n'est pas nécessaire à sa production.

Il est bien plus logique d'admettre que l'ectoplasme est le produit de l'action de l'eau sur le plasma nu. C'est une phase inévitable d'un mélange plasmatique au contact de l'eau.

Les plastides.

Les PLASTIDES sont des éléments figurés du cytoplasma. Petits et morphologiquement indifférenciés, on les nomme MICROSOMES. Ces plastides se dissolvent assez facilement dans le suc gastrique et diffèrent par ce caractère du plasma qui ne s'y dissout qu'incomplètement.

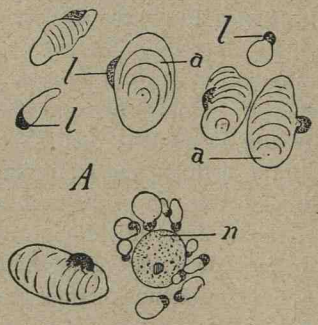


Fig. 24. — Plastides amylogènes du tubercule du *Solanum tuberosum*. *l*, plastide; *a*, amidon. Au bas de la fig. *A*, on voit le noyau entouré de plastides amylogènes. On a dessiné le plastide en gris et laissé l'amidon en blanc.

Plus gros, ils peuvent être définis sous le microscope. Les plus importants sont les *plastides amylogènes*, aussi nommés *leucites amylogènes*. Ces derniers sont, en général, des corps lenticulaires, à contour très défini; dans les plus gros on remarque une structure alvéolaire *(fig. 34 b)*. Ils ont la propriété de condenser les hexoses en amidon. Dans les tubercules de *Solanum tuberosum* (pomme de terre), que nous pre-

nons comme exemple, on les voit dans les cellules sous-corticales, entourer le noyau; l'amidon apparaît tout d'abord, dans leur intérieur, comme un point brillant. Ce grain, en grossissant, fait saillie, et bientôt dépasse de beaucoup le volume du plastide amylogène; finalement, on n'aperçoit plus le plastide que comme un petit disque sur le côté du grain *(fig. 24 et 25)*.

Sans doute ces plastides amylogènes sont plus répandus que ne le ferait supposer l'absence d'amidon dans beaucoup de plantes.

L'amidon ne peut évidemment s'accumuler que dans ceux des plastides qui ne sont pas sous l'influence constante des diastases saccharifiantes.

Dans certains tubercules pauvres en amidon, comme ceux du *Stachys tuberifera* (Crosnes), on ne trouve des plastides amylogènes que dans la gaine endodermique autour du cylindre central *(fig. 25)*.

Même dans le *Helianthus tuberosus* (Topinambour), chez lequel l'amidon semble faire défaut, on trouve, au pourtour du noyau, des amylogènes producteurs de petits grains d'amidon.

C'est également dans ces granules que siègent certains ferments oxydants (laccase) qu'on peut mettre en évidence au moyen d'une solution à 1 % de pyrogallol dans une solution de glycose à 10 % (v. p. 102).

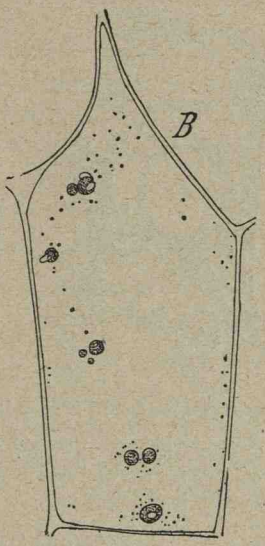


Fig. 25. — Cellule de *Stachys tuberifera* contenant 9 plastides amylogènes; dans les uns on ne voit pas l'amidon, dans d'autres il apparaît comme un point brillant ou même fait saillie vers l'extérieur.

Mitochondries.

On appelle aujourd'hui de ce nom des granulations entrevues par les anciens auteurs mais qu'une technique appropriée permet de fixer et de colorer (fixatif de Benda, osmium-formol, coloration par l'hématoxyline ferrique après mordançage au bichromate). Ces corpuscules sont facilement détruits par l'alcool, l'acide acétique, l'alcool sublimé. Dans les cellules embryonnaires, on les voit par ces procédés représentés par de nombreux granules qui s'allongent de manière à simuler des corps bactériens. On dit que ces bâtonnets courts et trapus se renflant soit à l'une de leurs extrémités, soit à leurs deux extrémités, soit en leur milieu, produisent des formes en massues, en haltères ou en

fuseaux. Pour beaucoup d'auteurs, ces mitochondries se transformeraient en plastides proprement dits soit en leucites soit en chloro ou chromoplastides. On appelle aussi ces corps chondriochontes et chondriosomes.

Leur nature chimique rappelle celle des lipoïdes.

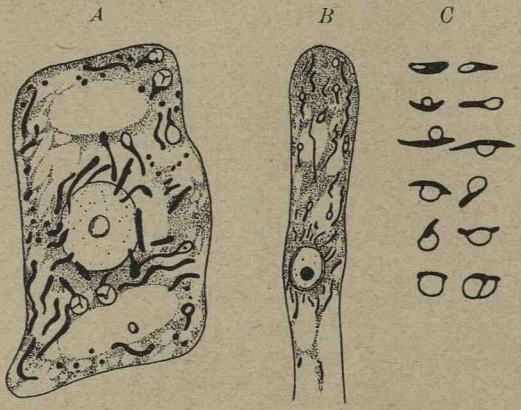


Fig. 25 bis. — *A*, cellule de la radicule de Haricot. On voit le noyau, les « mitochondries » et la formation de petits grains d'amidon ; *B*, paraphyse du *Pustularia vesiculosa*, fixée et colorée par la méthode de Benda ; *C*, formation de l'amidon aux dépens des mitochondries dans la racine de Phajus (Orchidée). (D'après Guillermond.)

Chloroplastides.

Les plastides amylogènes verdissent souvent à la lumière. Ces plastides colorés (chromatophores) sont nommés *chloroplastides ;* ils sont verts, imprégnés de chlorophylle, mais perdent cette dernière par un séjour prolongé à l'obscurité (étiolement). L'alcool fort les décolore, en extrait le pigment et laisse le stroma. Il y a donc toujours lieu de faire le départ entre ce qui est propre au plastide et ce qui dépend du pigment. On a étudié le rôle de ce pigment (v. p. 50) dans le phénomène de la photosynthèse. Celui du plastide vient d'être décrit.

On a souvent confondu les deux phases de l'amylogénèse, vu la coexistence des fonctions d'assimilation du CO_2 et de la condensation du sucre formé, en amidon.

Dans certains pseudo-bulbes d'Orchidées *(Calanthe Sieboldi)*, les plastides verts sont fusiformes ; il en est qui n'ont du pigment qu'aux deux extrémités. Cependant l'amidon se forme de préférence dans la région incolore du chromatophore. Ici, les deux fonctions sont donc délimitées, celle de la réduction de l'anhydride carbonique sous l'influence de la radiation lumineuse à la région colorée, celle de la condensation du sucre formé au plastide incolore *(fig. 26)*.

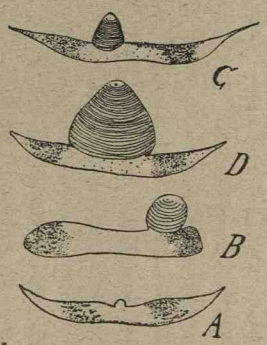


Fig. 26. — Chloroplastides du pseudo-bulbe de *Calanthe Sieboldi*. *A*, le grain d'amidon commence à faire saillie. *B-C*, divers états de croissance du grain.

Il est généralement plus facile d'observer l'apparition de l'amidon dans les plastides verts que dans les plastides incolores. Parmi les objets les plus avantageux à étudier, on peut citer les feuilles des Mousses, les prothalles des Fougères *(fig. 28)*, les tiges du *Pellionia Davauana*, etc.

Les chromatophores verts ou chloroleucites varient de forme chez les différentes plantes ou même dans les différentes parties d'une même plante. Chez les Phanérogames, ils sont généralement en petits disques; dans quelques *Selaginella* ils sont en forme de coupe. Mais c'est surtout chez les Algues vertes que leurs formes sont variées. En disques nombreux, lenticulaires dans les Trentepohliacées, les Cladophoracées, ils sont en lames quadrangulaires allongées dans les *Mougeotia*, en lames festonnées et spiralées dans les *Spirogyra (fig. 30)*, en corps étoilés dans les *Zygnema*, en plaque perforée dans certaines cellules de *Draparnaldia*, etc.

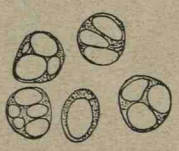


Fig. 27. — Chloroplastide de *Mammillaria;* on y voit des grains d'amidon isolés ou réunis dans chaque amylogène.

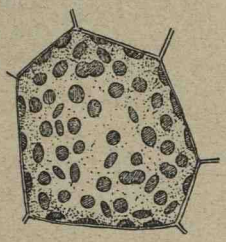


Fig. 28. — Cellule du prothalle d'une Fougère; les chloroplastides sont en foncé; on en voit qui sont au stade de division; ils sont disposés à la périphérie de la cellule.

Pour autant qu'on le sait, les chloroplastides, comme les autres plastides, se multiplient par division. S'ils sont en disques, on les voit alors s'allonger, s'étrangler dans leur milieu et, par conséquent, se diviser par fractionnement *(fig. 28)*. On a beaucoup discuté sur leur origine ; naissent-ils *de novo* du plasma de la cellule primitive ou sont-ils préformés dans l'œuf sous forme de granulations (microsomes, mitochondries) ?

On l'a vu plus haut, les uns les font dériver des mitochondries, tandis que d'autres auteurs font les objections suivantes : L'acide acétique qui fixe les plastides dissout les mitochondries. Le nombre des mitochondries est beaucoup plus élevé que celui des plastides, plastides incolores et plastides verts. Les champignons, qui ne produisent jamais de plastides, montrent des mitochondries caractérisées. Dans les Algues, les Mousses et les Hépatiques, où l'on peut suivre à partir de l'œuf toutes la filiation des plastides, de même qu'à partir de la cellule mère terminale, ou des cellules sporogènes qui contiennent des plastides, les chloroplastides sont certainement dérivés de plastides habituels et non de mitochondries. Enfin, par centrifugation, on peut obtenir des cellules dépourvues de chloroplastides *(Spirogyra, Zygnema, Mnium, Elodea)*

qui restent vivantes sans que les mitochondries soient capables de régénérer les plastides.

C'est donc une question encore discutable.

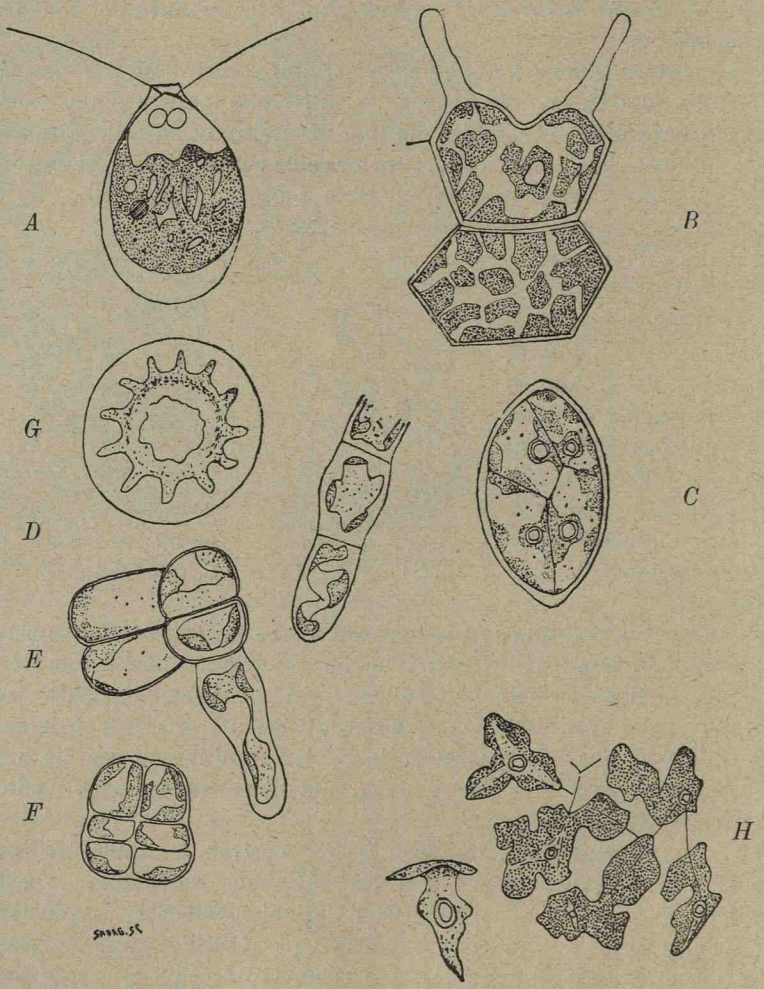


Fig. 29. — Chloroplastides des Algues. Formes variées dans les genres *Chlamydomonas* (*A* et *G*), *Pediastrum* (*B*), *Oocystis* (*C*), *Pleurococcus* (*D-F*), *Eremosphaera* (*H*).

Chez les unicellulaires (Algues : Volvocinées, Protococcacées), il est certain que ce sont des membres permanents des cellules et qu'ils ne naissent que par division.

Dans quelques chloroplastides (*Achyranthes*, *Hedera*, etc.), on voit

apparaître dans leur intérieur des cristalloïdes, sorte d'albumine cristallisée, dont les cristaux se gonflent dans l'eau. Chez beaucoup d'Algues vertes, ce cristalloïde prend une place définie; il est isolé, ou plusieurs de ces corps sont parsemés dans le chloroplastide. Tout autour se forme une membrane plasmique dans laquelle on a voulu voir un organe indépendant, mais qui n'est sans doute que l'analogue du tonoplasme du protoplasma. L'amidon se dépose parfois autour de ce cristalloïde en une sphère ou en plusieurs grains. Ce complexe, facile à étudier chez les *Spiroggra*, a reçu le nom de *pyrénoïde* (v. *fig. 30, 29 et 31*).

Il existe des pyrénoïdes sans amidon comme ceux de l'*Hydrurus penicillatus*. Les pyrénoïdes se multiplient par division; mais parfois ils disparaissent et naissent *de novo*. Ce sont des réserves.



Fig. 30. — Chloroplastides de *Spirogyra*; dans le ruban spiralé un peu festonné, on remarque chaque pyrénoïde avec sa couronne de grains d'amidon.

Les chromoplastides.

Les *chromoplastides* sont des plastides autrement colorés (chromatophores) que par la chlorophylle; parfois ce sont des chloroplastides dont le pigment vert a disparu et a été remplacé par la xanthophylle (coloration automnale des feuilles) ou par la carotine (en automne et pendant l'hiver — basse température). C'est ainsi que les feuilles de *Buxus*, colorées en rouge, doivent cette pigmentation aux plastides modifiés; il en est de même de certaines Sélaginelles et de quelques Conifères.

Parfois la carotine se cristallise hors du plastide et peut paraître comme formée directement dans le plasma (Carottes).

Dans les fruits colorés en rouge, il s'agit également d'une production semblable; on reconnaît dans ces chromoplastides, comme dans les chloroplastides, une structure réticulée et spongieuse. Dans les fruits très mûrs *(Solanum sp.)* on les voit se vacuoliser et, finalement, éclater en corps bizarres et irréguliers (v. *fig. 34*).

Autant qu'on peut en juger sur des objets aussi petits, le pigment des plastides est adhérent aux parois des lacunes méandriques qui les divisent en tous sens. Dans ces conditions, chloroplastides et chromoplastides présentent une grande surface, ce qui facilite leurs fonctions.

Les chromoplastides des pétales sont ordinairement jaunes; lorsque les fleurs ont une teinte orangée cela n'est pas dû généralement à la

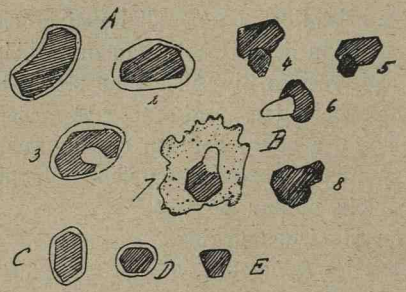


Fig. 31. — Pyrénoïdes dans le chromatophore de *Pleurococcus vulgaris* (*A, 1-3*); dans (*B à 8*) l'amylosphère n'est pas dessinée; en 7 le contour du chromatophore; de *Raphidium pyrenogerum* (*C-D*); (*E*) *Golenkinia radiata.*

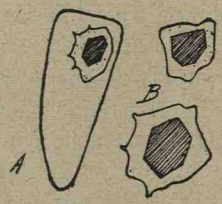


Fig. 32. — Diverses formes de pyrénoïdes chez les Chlorophycées.

carotine mais à la combinaison d'un pigment jaune et d'un suc cellulaire rouge.

Ce sont tantôt des granulations arrondies (*Citrus Aurantium*, Orange), tantôt de petits corps polyédriques comme dans le *Tropæolum majus (Capucine)*, tantôt des bâtonnets fusiformes (*Strelitzia reginæ*). Dans les pétales de l'*Adonis flammeus* sont des chromatophores arrondis ou ellipsoïdes d'une vive couleur rouge.

Plastides réservoirs.

(PROTÉO-PLASTIDES)

On trouve dans les réservoirs de beaucoup de semences des plastides complexes qui ont reçu le nom de *grains d'aleurone.*

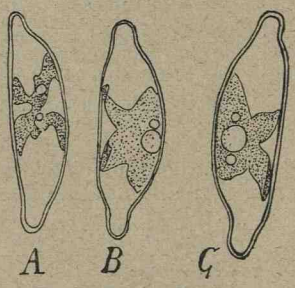


Fig. 33. — Chromoplastide d'une Diatomacée. *Navicula* sp. *A-C*, formes plus ou moins lobées; les globules en blanc sont des corps graisseux.

Pendant la maturation des graines, certains plastides s'accroissent et se vacuolisent : dans le liquide de la vésicule formée s'accumulent des albumines dissoutes. Souvent, au milieu, apparaît un corps protéique cristallisé, de la nature des globulines, et qui gonfle dans l'eau. C'est le cristalloïde. En outre, chez plusieurs plantes (albumen de *Ricinus communis*, de *Myristica fragrans*, etc.), il se dépose dans cette vésicule, à côté du cristalloïde, une concrétion minérale qu'on considère généralement comme formée par un sel organique phosphoré de calcium ou de magnésium (globoïde). Parfois on y voit aussi des cristaux d'oxalate de calcium.

L'origine de ces cristaux d'albumine s'explique de la manière suivante : avec l'évaporation se fait le dépôt de la matière minérale, ce qui entraîne l'insolubilisation de la globuline (v. p. 85). Comme ce phénomène est lent, il y a cristallisation.

Ces grains d'aleurone abondent surtout dans les réservoirs des semences oléagineuses (v. *fig. 35*).

Hydro-vacuoles.

Les vacuoles naissent dans le plasma saturé de liquide en vertu de la règle des phases qui détermine la quantité d'eau que peut retenir le plasma colloïdal. L'excédent de liquide expulsé du plasma s'y dépose en gouttelettes. Ces gouttelettes ou micro-vacuoles, en vertu de leur pouvoir osmotique, car elles tiennent en dissolution les cristalloïdes solubles, augmentent de volume, se rencontrent, s'unissent et divisent ainsi le plasma en chambres dont il constitue les parois (v. *fig. 3, B*). C'est bien à tort qu'on a voulu voir dans les vacuoles ordinaires un membre de la cellule, équivalent aux plastides. La membrane plasmique qui les limite du côté du plasma est simplement l'expression de la tension superficielle et celle de l'action coagulante ou hydrolysante du liquide vis-à-vis du colloïde protoplasmique. Les auteurs qui ont voulu voir autour de chaque vacuole une membrane propre l'ont appelée *tonoplasme*.

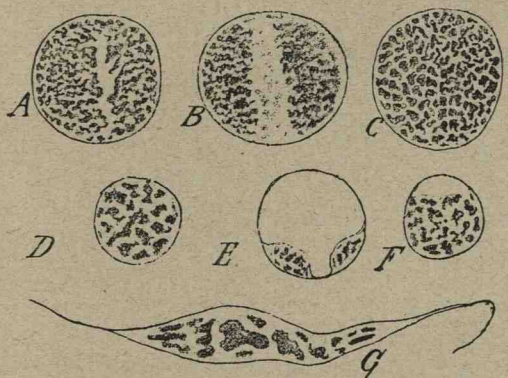


Fig. 34. — Structure spongieuse de chloro et chromoplastides vus à un fort grossissement. *A* et *B*, Structure alvéolaire remplacée dans le plan médian par une zone incolore et plus homogène à travers laquelle se fera la segmentation; *C*, le même à l'état de repos; *D*. chromatophore coloré d'un *Solanum*; *E* et *F*, une vacuole apparaît, grossit et fait éclater le système qui devient fusiforme par désorganisation *G*.

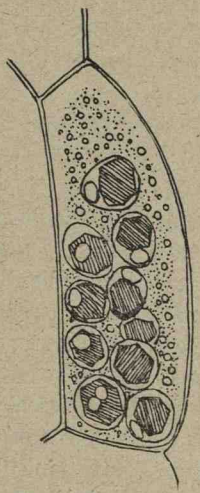


Fig. 35. — Grains d'aleurone de l'albumen du *Ricinus communis*; le corps polyédrique est le cristalloïde; le globule en blanc est le globoïde; chaque grain possède une membrane.

Ces vacuoles peuvent devenir confluentes; alors elles se réunissent en une seule grande vacuole centrale qui refoule protoplasma et noyau vers la périphérie (v. *fig. 3, A)*.

Le protoplasma peut déverser dans ces vacuoles tous les principes chimiques solubles dus à son activité : sucres, tanins, acides végétaux, alcaloïdes, sels, pigments solubles. Parfois ces matières finissent par y cristalliser. De même la couleur rouge ou bleue de beaucoup de fleurs et de fruits *(Vitis vinifera*, raisins, *Rubus idaeus.* framboises), celle des arbres à feuilles rouges comme le *Fagus sylvatica* (hêtre rouge), le *Corylus Avellana* (noisetier rouge), ou des

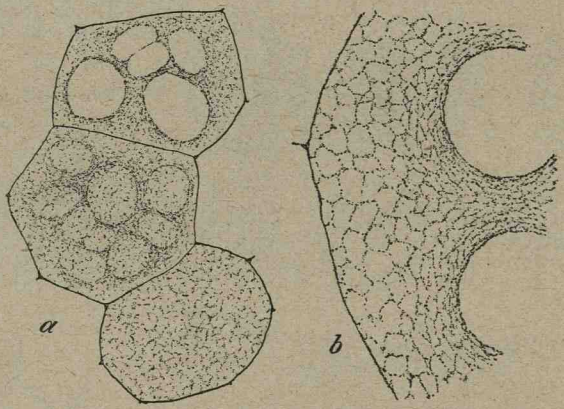


Fig. 36. — Formation des vacuoles dans un coagulum de caséine injectée dans la moelle de sureau.
(Daprès FISCHER.)

jeunes feuilles de plusieurs plantes printanières, est due à un pigment soluble, l'*anthocyane* contenu dans le suc des vacuoles. On remarque à ce sujet que l'anthocyane apparaît surtout dans les tissus dans lesquels le sucre s'accumule; on peut intensifier ces colorations par une nutrition sucrée. C'est sans doute un glycoside pour la formation duquel le tanin intervient. Car on remarque une singulière coïncidence entre la présence de ce pigment et celle du tanin dans les cellules. En outre, l'anthocyane donne la réaction du fer, caractéristique pour les tanins. Toute cause permettant l'accumulation de réserves et leur immobilisation serait favorable à la production de l'anthocyane. La lumière favorise souvent la formation du pigment (fruits qui rougissent du côté éclairé, — *Viburnum Lantana);* mais ce facteur ne paraît pas toujours indispensable puisque ce colorant peut s'accumuler dans des organes souterrains comme ceux de *Beta*, de *Solanum tuberosum*, etc.

Dans le *Fagus sylvatica* rouge, on peut observer que les feuilles directement éclairées sont plus rouges que celles qui sont ombragées.

La couleur rouge intense de beaucoup de plantes des hautes régions *(Rosa pimpinellifolia, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum)* serait due à l'immobilisation du sucre par la basse température de l'automne.

La fonction de cette matière colorante est encore obscure; on a cru y reconnaître la valeur d'un écran protecteur pour la chlorophylle, ce qui est douteux; d'autres, avec plus de raison, ont essayé de montrer que l'anthocyane est un moyen d'absorber de la chaleur rayonnante.

Les pigments solubles contenus dans les vacuoles peuvent être variés. Par exemple dans les poils pluricellulaires de *Sciadocalyx* (Gesnéracée) les cellules du poil ont en dissolution un pigment rouge orangé, tandis que la cellule basilaire et les cellules de l'épiderme ont parfois dans leur suc un pigment rouge pourpre.

Le suc est coloré en violet dans les organes des plantes suivantes : les fleurs de beaucoup de plantes : *Malva, Polygala vulgaris, Tradescantia virginica, Campanula;* en jaune dans l'*Antirrhinum majus* (Gueule de lion), *Verbascum nigrum* (Molène noire), en bleu dans l'*Aconitum Napellus*, le *Delphinium Consolida.*

Les pigments solubles jaunes appartiennent pour la plupart aux groupes du Flavone ou du Xanthone, corps cycliques dont le quercitrin est le dérivé de 4 hydroxyles du flavonol. Ces corps, selon le nombre des groupes OH et leur situation autour du noyau complexe, varient beaucoup (pigments jaunes des *Rhamnus,* du *Maclura tinctoria* (Bois jaune), *Genista tinctoria.* Il faut aussi faire dériver du quercitrin les *Anthocyanes,* glycosides colorés, dont les pigments composants sont des isomères des pigments jaunes. Ainsi la cyanidine du Bleuet *(Centaurea Cyanus)* est l'isomère de la lutéoline du *Reseda luteola,* le rouge du *Pelargonium,* isomère du jaune des Ombellifères. Il y a beaucoup d'homologues de ces cyanidines (Pelargonidine, delphinine *[Delphinium]*, œnidine [du raisin rouge], etc.). Par hydrolyse, ces glycosides fournissent souvent du galactose, du glycose, de la phloroglucine, de l'acide gallique.

Dans une même fleur, il peut y avoir plusieurs de ces pigments, de là la grande variation des teintes. Ces anthocyanes fournissent avec les alcalis des phénolates de couleur bleue, avec les acides des sels *(oxonium)* de couleur rouge. La teinte violette correspond à la réaction neutre.

Le suc cellulaire tient en outre en dissolution des acides végétaux : acides oxalique, malique, tartrique, succinique, fumarique, citrique, oxycitrique, aconitique, chélidonique, à l'état libre ou combinés à la chaux, à la potasse ou à d'autres métaux.

Le tanin est à l'état de dissolution dans des vacuoles du plasma ou

dans la grande vacuole où il est parfois accompagné d'anthocyane (Légumineuses, Fumariacées). On se sert avec avantage, pour en démontrer l'existence, des sels de fer qui fournissent des colorations vertes, bleues ou noires, ou du réactif bichromate de potassium, avec lequel il forme un précipité brun.

Ces tanins, dont le plus étudié est celui de la noix de Galle, sont des glycosides de phénols comme l'acide gallique. Par oxydation, ils fournissent des produits bruns ou brun-rouge, les *phlobaphènes* des écorces.

En outre, on trouve dans le suc de beaucoup de plantes une substance dissoute, colorable en bleu par l'iode, sorte de glycoside auquel on avait donné par erreur le nom d'amidon soluble *(Saponaria officinalis, Gagea lutea, Ornithogalum)*.

Le noyau.

A part les Schizophytes (Algues bleues) où la présence de ce corps est encore problématique, les cellules de toutes les plantes possèdent un ou plusieurs noyaux. On étudiera plus tard le rôle et l'importance de ces corps.

A l'état de repos, c'est-à-dire lorsqu'il ne se prépare pas à passer par le phénomène de la *mitose*, le noyau est un corps défini, limité par une fine membrane. La matière protéique qui le remplit plus ou moins paraît constituer un réseau inhomogène, parfois réparti également dans tout l'intérieur du noyau, parfois interrompu par une vacuolisation plus ou moins importante. Des corps brillants s'y voient généralement; on leur a donné le nom de *nucléoles*. Ces nucléoles sont parfois isolés, parfois par deux ou trois. La matière qui y constitue un réseau à mailles plus ou moins épaissies aux angles a reçu, à cause de la facilité avec laquelle elle absorbe les matières colorantes, le nom de *chromatine*. On voit, peu avant que le noyau ne se divise, cette substance, apparaissant sous la forme d'un ruban, quelque peu analogue à un chromatophore de *Spirogyra*, courir tout autour du noyau et s'appliquer contre la membrane du noyau; cette substance contient, comme élément chimique principal, de la nucléine.



Fig. 37 — Noyau du nucelle de *Lilium candidum*. Ruban de chromatine.

On a nommé *espace nucléaire* la zone non remplie par la chromatine ou les nucléoles. Cette substance (liquide), l'*enchylema*, est précipitable par l'alcool et se dissout dans le suc gastrique (pepsine).

Depuis de longues années, on s'est efforcé de jeter un peu de clarté sur la question de la nature et du rôle des différentes parties du noyau

cellulaire. Sans être injuste envers ceux qui ont consacré leur talent à cette difficile question, on peut reconnaître cependant que nous savons encore peu de choses précises à ce sujet. On a trop négligé l'étude des cellules vivantes et la chimie du noyau; les images obtenues à partir du matériel tué sont trop discutables pour qu'on puisse les représenter comme l'expression de la réalité.

Cependant, l'existence d'une substance capable de s'organiser en un ruban qui finit par se briser en tronçons est, semble-t-il, hors de discussion. En effet, on a pu distinguer sur le vivant des bâtonnets de chromatine ordonnés en une plaque équatoriale dans les ovules transparents

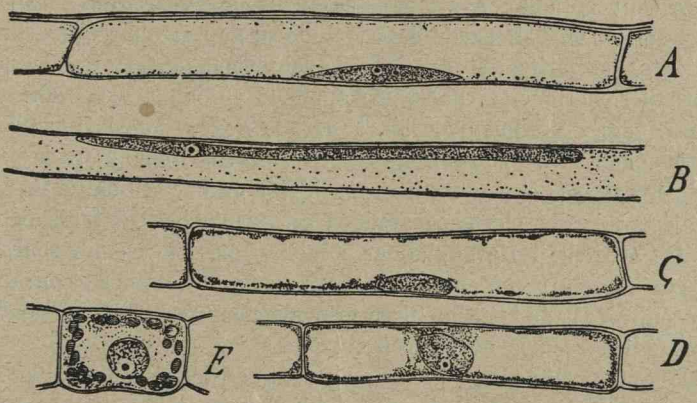


Fig. 38. — Noyaux dans les catégories diverses des cellules du *Galanthus nivalis*. *A*, Cellule de l'épiderme avec noyau fusiforme, deux nucléoles; *B*, Noyau vermiforme allongé d'une cellule du faisceau, un nucléole; *C* et *D*, Noyaux elliptiques de cellules du parenchyme. *E*, Cellule munie de chromoplastides verts, à noyau arrondi.

des Orchidées. On peut de même les observer dans les cellules vivantes des poils des *Tradescantia*. Chez les plantes inférieures, la chromatine constitue simplement, au milieu du noyau, un globule arrondi.

Le noyau présente dans une même plante et dans les cellules les plus voisines des différences très essentielles. Tantôt la chromatine y forme un tout très condensé, tantôt elle y est lâchement répartie en réseau ou en bandes.

Dans ce dernier cas, la région non occupée par le réseau chromatique est remplie par un liquide, le suc nucléaire, dont la composition chimique est celle d'une albumine et que l'alcool précipite en granules. Cette substance est presque totalement soluble dans la pepsine.

La forme du noyau varie tout autant. Prenons comme exemple une feuille de *Galanthus nivalis (fig. 38)*. Les noyaux y sont fusiformes,

vermiformes, ellipsoïdes, sphériques selon les cellules. D'une manière générale, l'allongement du noyau correspond à un allongement de la cellule si cette dernière est active.

Mouvements du protoplasma.

Sans vouloir dès maintenant étudier les causes de ce mouvement, il nous faut connaître en quoi il consiste.

Les cellules adultes de beaucoup de plantes ont un protoplasma en mouvement continuel. Ainsi dans les poils de *Tradescantia*, le noyau étant central, on voit partir de la calotte protoplasmique qui l'entoure, des filets, ou mieux dit des bandes de plasma qui le réunissent au plasma périphérique, véritable sac appliqué contre la membrane cellulosique. Il n'y a d'immobile ici, à part le noyau, que le hyaloplasma ectoplasmique et les zones limites qui forment la limite entre le plasma granuleux du sac et des bandes et le liquide du suc cellulaire. La masse demi-visqueuse du plasma granuleux est en mouvement torrentiel; elle entraîne avec elle les granulations, dont les unes suivent un courant de départ et les autres un courant de retour; on voit ces deux courants en sens contraire dans le même fil du protoplasma. C'est ce mouvement compliqué qui a reçu le nom de *circulation*.

Dans une cellule du milieu de la feuille d'*Elodea canadensis* le courant est assez fort pour entraîner finalement les chromatophores en un mouvement circulaire nommé *rotation*. Tout le protoplasma à l'intérieur des cadres hyaloplasmiques, externes et internes, est en mouvement. Le plus souvent le noyau est immobile. On n'a pas jusqu'ici constaté de mouvements de ce genre à l'intérieur du noyau.

Ces mouvements se font surtout remarquer dans les cellules arrivées à l'état parfait. Cependant, dans des appareils en voie de croissance, comme dans des tubes de moisissures *(Mucor)* qui sont encore à un état très juvénile le mouvement est tout aussi évident.

Il importe ici de constater que cette motilité du cytoplasma ne semble pas compatible avec une structure morphologique définie du plasma granuleux. Cette masse agitée ne peut conserver, si elle la possédait, d'architecture spécifique de laquelle dépendraient les propriétés du plasma. Ce sont les corps figurés tels que les granules, les chromatophores, le noyau, qui semblent constituer, avec les membranes plasmiques, les unités stables de la cellule.

Il ne paraît pas cependant que les mouvements intra-cellulaires soient aussi généraux qu'on l'a cru tout d'abord. On a aussi remarqué que le

mouvement est surtout vif dans les organes blessés ou détachés de l'ensemble; comme on le sait, les organes blessés respirent plus activement. Dans les poils de *Tradescantia*, le mouvement cesse dans une atmosphère sans oxygène, tandis qu'il dure longtemps dans les feuilles d'*Elodea* et les cellules des *Nitella*. Il est à peine besoin d'ajouter que les cellules des Bactéries mobiles anaérobies ne se meuvent activement qu'à l'abri de l'oxygène.

Dans les tubes continus des Moisissures (hyphes non cloisonnés) qui, pratiquement, représentent un seul plasma réparti dans un tube ramifié, on peut voir (*Mucor, Rhizopus*, etc.) un courant axial de plasma vacuolisé ; parfois une longue vacuole est déplacée et poussée dans le plasma plus dense. Lorsque l'entraînement est fort on voit la vacuole allongée, qui confine presque à la membrane, dont elle n'est séparée que par une mince paroi plasmique, se projeter en avant en forme de cône, tandis que, en arrière, elle est déprimée par le plasma qui accourt. Durant cette migration, les vacuoles sont continuellement modifiées, ce qui ne parle pas non plus en faveur de l'idée qu'on s'est faite parfois de leur valeur comme organe persistant de la cellule.



Fig. 39. — Myxamibe dont le contour sinueux montre l'origine des processus (pseudopodes) ; les flèches indiquent le mouvement interne du plasma.

Il faut citer en outre les mouvements métaboliques des cellules nues, c'est-à-dire dépourvues de membranes cellulosiques, comme le sont les myxamibes des Myxomycètes. Ces petites masses protoplasmiques émettent des prolongements en doigt de gant *(pseudopodes)* qui sont rétractiles et qui se reforment successivement en des points différents. Ce mouvement a été appelé *amiboïde* et on a cherché à expliquer sa cause par des considérations d'ordres divers. Les uns sont partis de cette idée que le plasma en mouvement se comporte comme un liquide limité à la périphérie par une couche extrême due à la tension superficielle. Toute cause qui altère en un point la cohésion de cette membrane fait naître un processus en forme de pseudopode. Si au contact d'une goutte de mercure on met un petit cristal de bichromate de potassium, on voit se former de ce côté un pseudopode qui résulte de la dissolution chimique de la membrane au point considéré.

En présence de l'eau, certaines substances, comme la lécithine, extraite du jaune d'œuf, les phytostérines-lécithines qui exsudent de la cuticule des poils du *Dipsacus sylvestris*, se comportent comme de vraies amibes, émettent des pseudopodes filiformes. On pourrait, par conséquent, comparer également les mouvements métaboliques des plasmas nus à ceux qu'effectuent en présence de l'eau certaines substances susceptibles

de gonfler au contact de ce liquide et qui, modifiant en certains points leur tension superficielle, sont susceptibles d'émettre des prolongements.

On a opposé à cette théorie l'objection que l'ectoplasma possède une grande cohésion. Cela est certain, mais toute substance provoquant en un point donné de cet ectoplasma un changement chimique ou chimico-physique (dissolution, fausse dissolution, saponification) diminuera excessivement cette cohésion.

Quant aux mouvements internes du plasma, on pourrait les ramener à des ruptures d'équilibre dues au chimisme protoplasmique ou nucléaire. Comme dans la circulation et dans la rotation il y a un ordre, des directions définies, cette régularité ne peut provenir que de substances ou de corps qui polarisent le mouvement *(fig. 39)*.

Corrélation intracellulaire.

Il a été dit au début de ce livre que l'unité vitale est la cellule; en effet, la plus minime partie d'un être susceptible de se développer et de donner naissance à une postérité, est ce microcosme dans lequel le plasma et le noyau sont les membres les plus essentiels. A part les Schizophytes, chez lesquels la chromatine ne paraît pas différenciée en un noyau défini, toutes les autres classes des végétaux ont des cellules nucléées. Dans quelles dépendances mutuelles sont les diverses unités de la cellule? Les fonctions générales dont il a été question ne peuvent-elles être réalisées que par le complexe dont les différentes parties se déterminent mutuellement, ou y a-t-il des fonctions qui peuvent s'effectuer par chaque organe isolé?

La difficulté est de réaliser la séparation des unités fondamentales.

On est arrivé par un procédé ingénieux à produire des cellules sans noyau. En traitant des filaments en voie de division de l'algue *Spirogyra* par le froid (0°), on arrive à obtenir des cellules à deux ou à plusieurs noyaux, tandis que d'autres en sont dépourvues. Le noyau qui se préparait à la division indirecte est arrêté dans sa caryocinèse; il prend l'apparence d'un noyau au repos et se divise par le mode direct. Ordinairement, le noyau est déplacé de sa position centrale et une paroi naît en indépendance du phragmoplaste à la place où elle se serait formée dans l'équateur de ce dernier dans les cas normaux.

Les cellules sans noyau sont tout d'abord semblables aux autres ; quand on les expose à la lumière on y voit apparaître de l'amidon; au début au moins, on y observe des courants protoplasmiques qui dimi-

nuent d'intensité avec le temps; en outre ces cellules sont susceptibles de s'allonger quoique moins activement que les autres; peu à peu le chromatophore pâlit, et, finalement, la mort atteint ces cellules anormales. Les champignons parasites Chytridiacés attaquent de préférence les cellules sans noyau. Lorsque la cellule contient deux noyaux, ceux-ci s'ordonnent et tendent à s'éloigner l'un de l'autre.

Parfois, dans ces expériences, on arrive à obtenir des noyaux hypertrophiés, quatre fois plus gros que les noyaux normaux; dans ces cellules la croissance en épaisseur s'accuse. Si l'augmentation de la masse des noyaux dépasse une certaine limite, cela constitue pour la cellule un désavantage et bientôt elle meurt. La diminution du volume du noyau devient aussi nocive quand elle dépasse une certaine limite. Il en résulte que, dans la cellule normale, susceptible de croître et de se reproduire, il faut qu'un équilibre s'établisse entre la masse du plasma et celle du noyau.

Dans des recherches récentes sur la fécondation, des zoologistes sont arrivés à obtenir des œufs sans noyaux qui seraient incapables de développement mais auxquels ils ont donné l'impulsion nécessaire en leur fournissant le noyau d'une autre cellule (mâle).

Malgré de louables efforts tentés dans la direction de l'individualisation des éléments de la cellule, on n'est pas encore arrivé à séparer suffisamment les chromatophores et à leur faire réaliser en dehors du plasma les fonctions qu'ils ont dans la cellule. Mais l'étude des ferments solubles doit convaincre que la plupart des fonctions de la cellule vivante, et en particulier la réduction du CO_2, doivent pouvoir s'opérer en dehors de l'organisme. De même la digestion des produits assimilés, l'oxydation à basse température par les ferments oxydants, les catalyses par la catalase et la zymase. On finira par montrer que tout le chimisme cellulaire peut s'opérer en dehors de la cellule vivante. Sans doute la nature des ferments est encore inconnue, mais l'analogie de leur action avec les catalysateurs inorganiques montre qu'ils ne sauraient constituer une classe de corps spéciaux de nature vitale, mais qu'il s'agit de corps à fonctions définies, qui n'agissent que conformément aux lois des actions chimiques.

Cependant, il semble que la sécrétion d'une membrane cellulosique autour du plasma ne puisse se faire que si le protoplasma et le noyau sont associés; il y aurait donc dépendance.

C'est ainsi que, dans certaines expériences de plasmolyse, on arrive à rompre le sac protoplasmique en deux utricules dont l'un contient le noyau. Si on maintient ces tissus dans des solutions sucrées additionnées d'un colorant (rouge Congo) qui décèlera la formation d'une membrane, on voit qu'autour des portions dépourvues de noyau la membrane n'apparaît pas, tandis que bientôt on l'aperçoit se dessinant en un léger liseré rouge autour de l'utricule nucléé.

Lorsque, comme dans des expériences contradictoires, l'utricule énucléé a cependant formé une membrane cellulosique, on explique cela en disant que cet utricule était resté uni à l'autre par un ou plusieurs filets protoplasmiques (v. *fig. 2 et 3 D)*. Il serait cependant téméraire d'oser affirmer que l'une ou l'autre des fonctions complexes, morphogènes, de la cellule, soit sous la dépendance exclusive d'un organe de la cellule.

L'importance du noyau se laisse encore démontrer par la méthode suivante : Si l'on vient à ouvrir un tube de Siphonée et qu'on exprime le contenu dans l'eau, il se forme des globules de plasma qui s'arrondissent en vertu de la tension superficielle; autour de chacun apparaît un ectoplasme hyalin. Si dans le liquide on ajoute un peu de rouge Congo, on voit apparaître peu à peu autour des globules une fine membrane cellulosique lorsqu'ils contiennent un noyau; si le noyau fait défaut, la cellulose n'apparaît point, ou tout au moins suppose-t-on que les globules protoplasmiques qui ne produisent pas de membranes sont énucléés.

Personne n'a jamais vu se développer, en une évolution normale, un protoplasma isolé, un noyau sans plasma, un chromatophore sans plasma et sans noyau. Sans doute, certaines fonctions élémentaires dépendent directement de facteurs qui résident dans des organes définis de la cellule, mais le jeu combiné de la cellule vivante entière est le résultat de cette vie en commun d'organites déjà complexes mais qui s'influencent réciproquement. En ce qui concerne le développement ontogénique, l'association du noyau et du plasma est indispensable. Il semble que l'action du noyau, qui est nécessaire pour certaines fonctions, ne peut s'exercer à longue distance. Lorsque la masse plasmique atteint une certaine dimension, on voit le nombre des noyaux augmenter. Dans les Cladophoracées, par exemple, qui semblent établir le passage des Algues vertes filamenteuses cloisonnées et à cellules uninucléées aux Algues Siphonées, on saisit que la multiplication des noyaux suit l'augmentation de la masse protoplasmique. Tandis que chez les Rhizocloniées il n'y a qu'un noyau dans les cellules jeunes, puis, dans celles dont la longueur s'accentue, deux ou plusieurs gros noyaux; dans les articles beaucoup plus allongés des *Cladophora* il en est beaucoup. Chez d'autres algues, comme les Siphonacées, dont les immenses cellules sont souvent en forme de tubes ramifiés, les noyaux sont régulièrement répartis dans le plasma pariétal. Il en est de même des Champignons non cloisonnés, les Phycomycètes. C'est comme si la masse nucléaire était répartie de manière à donner à chaque sphère d'influence son noyau propre.

La multiplication des noyaux.

La multiplication des noyaux se fait dans les cellules dites embryonnaires ou dans les tissus jeunes embryonnaires. Plus tard, cette multiplication cesse et ne reprend qu'à la suite d'excitations particulières qui seront étudiées plus loin. En quoi consiste cet état embryonnaire durant lequel se fait la mitose? C'est ce que nous ne savons.

On a parfois rapporté la cause de la division nucléaire à l'augmentation de volume de la cellule. Dans ces conditions, le noyau ne s'accroissant pas pendant ce phénomène, l'équilibre que l'on suppose devoir exister entre le volume de la cellule et la grosseur du noyau serait troublé, de là l'excitation à la mitose. Nous verrons plus loin que les régions où l'on observe une rapide multiplication des noyaux ne sont pas celles où se fait l'allongement; ce phénomène est ordinairement consécutif à la division nucléaire.

Voici ce que l'on a pu observer actuellement sur les noyaux de la cellule vivante : le noyau au repos se présente sous l'apparence d'un corps plus réfringent dans lequel on peut reconnaître souvent une structure inhomogène; dans son intérieur sont des corps plus ou moins vermiculaires enroulés ou diversement contournés. En outre, on y remarque des corps brillants nommés nucléoles. Le reste du noyau paraît rempli par un liquide homogène. Parfois, au lieu des corps vermiculaires (pollen de Conifères), on remarque des granulations dans une substance fondamentale homogène qui, sous l'influence coagulante de l'alcool devient granuleuse ou réticulée.

Dans les cellules en voie de division, on aperçoit dans le sac nucléaire des corps définis, auxquels nous donnerons plus loin le nom de *chromosomes*. Ces chromosomes sont dans un milieu homogène ; ce n'est que par l'action des coagulants qu'apparaît autour d'eux un fin réseau. Plus tard, on voit ces corps définis se séparer en deux groupes; dans le liquide qui sépare ces deux groupes on ne peut que rarement entrevoir un système de filaments (fuseau) qui semblent réunir les deux groupes de chromosomes.

C'est surtout dans les ovules des Orchidées et les poils qui sont transparents qu'on a pu suivre la division du noyau à l'état vivant. Lorsque les deux groupes de bâtonnets se sont éloignés à travers la vacuole de suc homogène qui les sépare, on a vu s'établir un mince diaphragme, la jeune paroi cellulaire.

Tous les auteurs qui ont suivi les phases de la division du noyau à

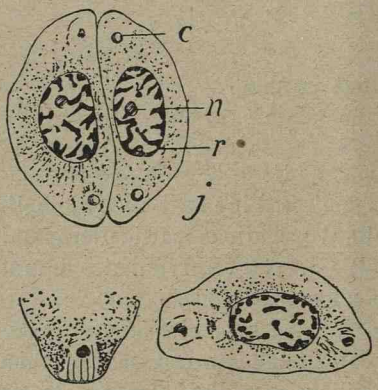


Fig. 40. — Jeunes cellules polliniques du *Lilium Martagon*; aux deux extrémités de la cellule on voit les centres; *r*, noyau; *n*, nucléole.

l'état vivant sont d'accord sur ce point qu'on ne trouve entre les deux noyaux en voie de reconstitution qu'une substance homogène (vacuole) dépourvue de système fibrillaire net. Ce corps intermédiaire vacuolaire a la forme d'une lentille bi-convexe ou d'un tonneau. On le nomme *phragmoplaste.*

Les résultats suivants sont moins certains puisqu'ils sont tirés de l'examen de sections pratiquées dans des tissus préalablement fixés, c'est-à-dire tués et teintés au moyen de colorants.

Si l'on ne retient que ce qui paraît constant et qu'on se souvienne que les images obtenues ne sont que des transpositions de la réalité, on peut provisoirement accepter comme vrais les faits suivants :

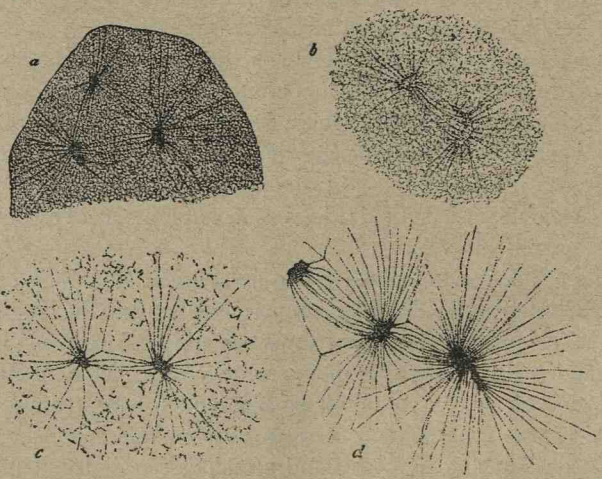


Fig. 41. — Dans les solutions de caséine apparaissent pendant la coagulation et autour de granulations préformées des radiations ordonnées très sensiblement de la même manière qu'autour des centrosphères se disposent les radiations protoplasmiques dans la cellule fixée.
(D'après A. FISCHER.)

Les zoologistes ont découvert, par les procédés de fixation et de coloration, à côté du noyau, un organe plus ou moins permanent de la cellule, les *centrosomes.* Depuis lors, on a retrouvé chez plusieurs végé-

taux, durant la mitose, ces corps auxquels les histologistes ont imposé également le nom de sphères attractives. Ainsi, chez les Algues brunes, les Mousses et les Hépatiques. On a cru également les reconnaître pendant le développement des cellules sexuelles des plantes supérieures. Ce sont des granules qui se colorent souvent vivement et qui paraissent entourés d'une zone hyaline, une auréole. Tout autour, on voit se développer un système de radiations dans lequel on a voulu voir un système de filaments dont la sphère avec son centre serait l'origine. Mais, depuis que l'on sait que dans les «coagula» de caséine des granules quelconques font naître de semblables irradiations, on n'ose plus affirmer que les radiations autour des centres aient une valeur morphologique réelle dans la cellule. Quoi qu'il en soit, il est assez constant qu'autour du noyau, ou partant d'un granule auquel on peut donner le nom de centre, il se forme pendant la fixation un système rayonnant qui indique une action coagulante particulière partant d'un point ou d'une zone et qui détermine cette structure du coagulum. Il y a donc quelque chose d'inhomogène au pourtour du noyau ou en certains points autour du noyau qui devient le centre d'une coagulation rayonnante *(fig. 41)*.

Lorsqu'on peut mettre en évidence des centrosomes, c'est autour d'eux qu'apparaissent les radiations.

Dans beaucoup de cellules de Phanérogames étudiées on n'a pu démontrer l'existence de centres et cependant on a vu, sous l'influence des réactifs, apparaître les mêmes structures rayonnantes. Cependant, dans les cas étudiés dans notre laboratoire, il s'est trouvé que souvent le point de jonction de toutes ces irradiations était occupé par un plasma plus dense ou par un ou plusieurs granules.

Chez les *Marchantia*, il semble être démontré que la sphère est d'origine nucléaire. On voit sur les coupes successives du tissu spermogène un corps intra-nucléaire sortir progressivement du noyau dont il perce la membrane. L'origine du centrosome est, dans ce cas, intra-nucléaire. Les deux centrosomes issus de la division du premier se portent aux deux pôles de la cellule et d'eux partent des filets qui sont dirigés vers le noyau. Finalement, la membrane du noyau est dissoute et l'on aperçoit, comme tendus des deux centrosomes au pourtour du suc nucléaire, des filets disposés comme les douves d'un tonneau. Ce fuseau s'observe pendant toutes les mitoses étudiées (v. *fig. 42, 47*, etc.).

Si, avec les critiques, on n'admet pas la préexistence du fuseau et qu'on ne le considère que comme le produit d'une coagulation particulière, on ne peut cependant nier l'existence de centres de coagulation qui correspondent sensiblement aux points où l'on voit, dans quelques cas, se dessiner les sphères attractives.

Pendant que se passent ces changements chimiques ou physiques

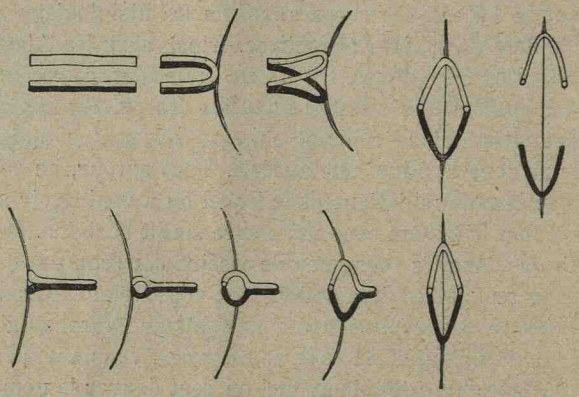


Fig. 42. — Schéma de la division nucléaire. — On a représenté à gauche deux bâtonnets, l'un non encore dédoublé, l'autre dédoublé longitudinalement; puis, de gauche à droite, l'anse chromatique en U tournant son coude du côté du système du fuseau ; *3*, séparation des deux moitiés par la région coudée; *4*, vue de face des deux moitiés divergentes unies encore par leurs extrémités; *5*, séparation et migration vers les pôles; dans la seconde série on a représenté en schéma une autre variante qui permettra de lire les états correspondants dans la spermatogénèse de plusieurs Monocotylédonées.
(En partie d'après GUIGNARD.)

dans la cellule, on voit à l'intérieur du noyau la chromatine se disposer en un filament qui, souvent, occupe la périphérie et semble s'appliquer contre la membrane nucléaire. Les histologistes supposent que, durant toute la vie du noyau, le filament chromatique se maintient et qu'il est constitué par les chromosomes joints par leurs extrémités; c'est là une vue de l'esprit, car il est évident qu'on ne peut mettre en évidence ce filament pendant que le noyau est à l'état de repos. Puis le filament ondulé et méandrique se rompt en tronçons d'égales dimensions. Ces tronçons sont appelés *chromosomes*. Ils ont souvent la forme d'un V, d'un U ou d'un Y. Ils correspondent à une anse dite chromatique dont les deux jambes sont plus ou moins divergentes ou réunies sur une partie de leur longueur à partir de la base de la courbure. Parfois les deux jambes sont accolées sur toute leur longueur.



Fig. 43. — Cellule de l'anthère de l'*Aponogeton distachyus*. Dans le noyau on voit le ruban chromatique enroulé et le nucléole.

Pour autant qu'on a pu l'observer, car la difficulté de suivre pas à pas ces modifications est assez grande, il se fait de bonne heure une division longitudinale de chaque chromosome, c'est-à-dire de chaque anse chromatique. Cette division n'est tout d'abord indiquée que par l'apparition d'une zone claire séparant le chromosome en deux moitiés accolées.

C'est à ce moment qu'on trouve les anses chromatiques ou chromosomes qui, précédemment, étaient disposés sans ordre, se placer à l'équateur du fuseau dont ils occupent la périphérie. Ils tournent vers le fuseau leur coude et dirigent vers le plasma leurs extrémités libres.

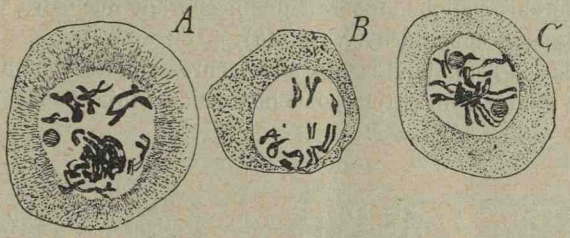


Fig. 44. — Cellule mère (tétrasporange) du pollen d'*Aponogeton*; chromosomes pendant la période du doublement longitudinal.

Dans le cas de chromosomes en U, on voit ensuite chaque moitié issue du dédoublement longitudinal commencer à se détacher de l'autre chromosome par la région coudée qui s'infléchit dans la direction du pôle respectif, tandis que les extrémités des jambes restent encore accolées pour un temps. Finalement, chaque moitié chemine le long du fuseau vers les pôles où se réunissent les anses dimidiées.

On a nommé *prophase* la période de la division du noyau (division appelée aussi *caryocinèse* ou *mitose)* qui va de la rupture du filament en tronçons jusqu'à son dédoublement longitudinal effectué dans l'équateur du fuseau; la *métaphase* est la période pendant laquelle les chromosomes dédoublés sont disposés en un plan équatorial.

On appelle *anaphase*, la période pendant laquelle les chromosomes dédoublés se dirigent vers les pôles. La *télophase* est le stade de reconstitution du nouveau noyau.

Par quelle force sont attirés les chromosomes vers les pôles du fuseau ? Les partisans de l'existence de filets qui réunissent les deux pôles du fuseau ont également admis l'existence de filets particuliers qui, partant des sphères, viendraient se porter sur la partie cou-

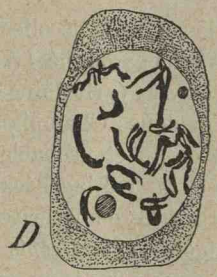


Fig. 45. — *Aponogeton* Chromosomes en doublement.

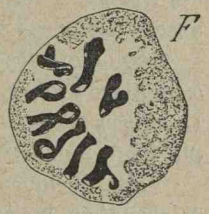


Fig. 46. — Cellule mère de pollen de *Lilium Martagon*. Chromosomes de formes diverses.

dée de chaque moitié de chromosome et l'entraîneraient par contraction. Il faut reconnaître que dans beaucoup de cas les objets convenablement fixés et colorés permettent de voir une structure qu'on pourrait interpréter dans ce sens. Mais ce n'est là qu'une interprétation.

Autour des anses disposées en étoile et qui se réunissent en un nouveau réseau chromatique ,apparaît une membrane nucléaire, et les deux noyaux fils sont constitués (v. *fig. 48*).

Lorsque les deux jambes des anses chromatiques sont accolées on croit avoir affaire à un chromosome non coudé. Mais comme dans le cas

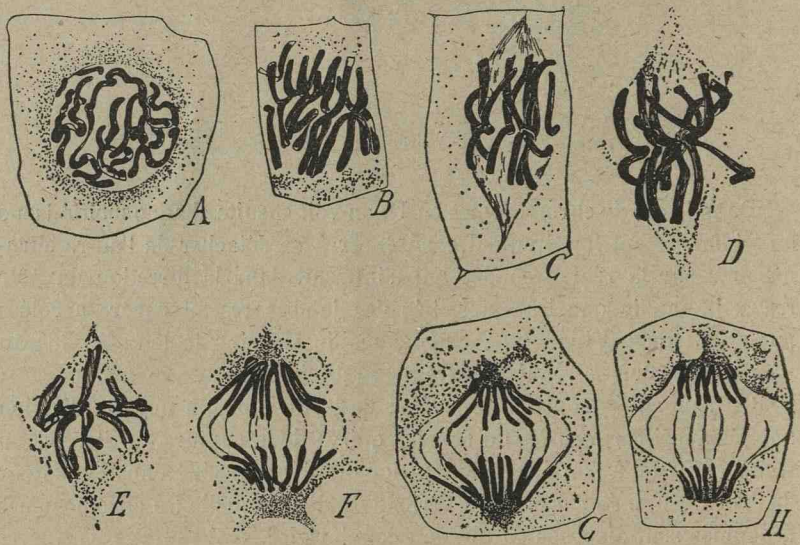


Fig. 47. — Stades successifs de la caryocinèse dans les cellules du nucelle du *Lilium candidum*. *A*, Ruban de chromatine en train de se rompre en tronçons; *B*, Chromosomes formés; *C*, Chromosomes coudés disposés autour du fuseau : *D*, *Idem*; *E*, Dédoublement des anses chromatiques; *F-H*, Anaphase, séparation en deux groupes.

des *Allium*, il est facile de suivre le décollement et la mise en liberté des anses dédoublées selon le schéma donné (v. *fig. 42*).

Le nombre des chromosomes varie d'une espèce à l'autre, d'un groupe à un autre groupe. Chez quelques Champignons, ce nombre est petit. Les Urédinées n'en montrent qu'un et probablement qu'il en est ainsi chez plusieurs familles d'Algues et de Flagellées inférieures.

Voici quelques chiffres : Gymnospermes 24, Liliacées 16, 24, etc., *Nephrodium molle* (Fougère) 128, *Crepis virens* 6.

Chez plusieurs plantes on a reconnu que tous les chromosomes ne sont pas identiques (*Galtonia*, variétés de Maïs, etc.).

Que devient le nucléole durant ce phénomène? En général il disparaît

avant que les anses chromatiques dédoublées ne commencent à s'écarter. Son rôle paraît surtout nutritif. Il correspond sensiblement au pyrénoïde du chromatophore des Algues.

Quant à la nature chimique des éléments du noyau on sait ce qui suit: Il y a dans le suc du noyau une substance albuminoïde à laquelle on peut donner le nom de plastine et qui est différente des nucléoles et des chromosomes. Cette substance prend sous l'influence de l'alcool une apparence granulée; elle est soluble en majeure partie dans le suc digestif. En plus on trouve dans la chromatine des substances insolubles dans le suc gastrique, les nucléines variées (v. p. 86). Quant aux nucléoles ils ne contiennent pas de nucléine.

La multiplication des noyaux est indépendante, en principe, de la division cellulaire. On voit, en effet, parfois, soit dans le sac embryonnaire, soit dans les cellules multinucléées, la mitose se répéter sans être suivie d'un cloisonnement. Mais en général le cloisonnement suit de près la mitose.

On appelle plantes «acellulaires» celles chez lesquelles la multiplication du noyau ou des noyaux n'est pas suivie d'un cloisonnement. C'est probablement un état primitif. Il est en effet réalisé chez les Myxomycètes durant la phase principale de leur vie végétative, qui est le plasmodium. A mesure que le protoplaste primitif amibe s'accroît, soit par union avec d'autres, soit par nutrition, le noyau ou les noyaux primitifs se multiplient (le plus souvent d'une manière directe). Chaque noyau occupe alors une zone d'influence limitée et se divise à mesure que cette zone dépasse une certaine grandeur.

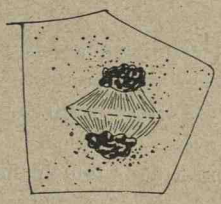


Fig. 48. — Reconstitution des noyaux par l'union des chromosomes. Entre les deux noyaux on voit le fuseau aplati transversalement (*Lilium candidum*.

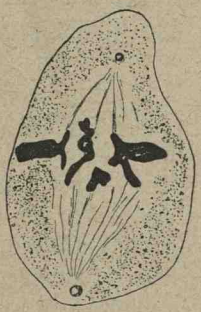


Fig. 49. — Cellule mère de pollen de *Lilium Martagon*. Centrosomes, fuseau, chromosomes à l'équateur.



Fig. 50. — *A*, Fuseau (avec sphères) autour duquel on a, à l'équateur, les chromosomes coudés de façons diverses; *B*, Vue polaire des chromosomes dont les uns sont simplement coudés en U, d'autres en Y, d'autres enroulés (strepsinème) et enfin annulaires (*Lilium Martagon*).

On observe la même chose chez ces plantes acellulaires auxquelles on a donné le nom de Siphonées et qu'on rencontre aussi bien chez les Algues que chez les Champignons (Siphonées, Mucorinées, Phycomycètes en général).

On peut artificiellement faire apparaître cet état chez certaines Algues unicellulaires comme les Pédiastrées. Si chez ces plantes on empêche la maturation en prolongeant la nutrition on peut amener une cellule primitivement uninucléée à devenir semblable à une petite Siphonée à 128 noyaux.

Cet état siphoné se maintient dans certains éléments des tissus des plantes supérieures. Ainsi les laticifères sont comparables aux tubes des Algues ou des Champignons siphonés.

Croissance de la cellule et de ses éléments.

Tous les corps protoplasmiques possèdent, au moins durant une phase de leur existence, la propriété d'augmenter leur masse, c'est-à-dire de croître. Comme il existe des êtres dépourvus de membranes, mais capables de croissance, ce phénomène est essentiellement protoplasmique.

Il faut nettement séparer dans toute considération de cet ordre le phénomène proprement dit de l'ASSIMILATION, des phénomènes de synthèse élémentaire par lesquels, dans la photosynthèse, par exemple, l'anhydride carbonique est réduit et le produit de la réduction uni à l'eau pour former des molécules sucrées (glycose, saccharose, etc.), ou ceux, par exemple, par lesquels les nitrates absorbés du sol par les racines ou de l'eau par les cellules qui y sont plongées, sont réduits en présence des sucres et transformés en dérivés de l'ammoniaque (amides, acides amino-acétique, -propionique, -caproïque, -succinique, glucosamine, etc.).

Ces synthèses sont exclusivement du domaine de la chimie proprement dite, tandis que l'Assimilation est une synthèse biologique.

En effet, dans le phénomène proprement dit de l'assimilation, la cellule utilise dans des proportions toujours variées les produits primaires de synthèse : sucre, sels ammoniacaux amides, et leurs dérivés, pour les incorporer aux *biophores* [1] *organisés.*

Dès ce moment, les matériaux obéissent à des lois biologiques; ils viennent se placer en concordance avec d'autres selon un quadrille dont le plan est continuellement conditionné par les facteurs multiples qui

[1] On nomme biophores les unités hypothétiques fondamentales de la matière vivante, en quelque sorte les molécules vivantes.

entrent en jeu. Il est évident que pour pouvoir être transportés il faut que les produits de synthèse ou de désagrégation soient en solution vraie. Lorsqu'ils s'incorporent à la matière organisée, ils passent à l'état de colloïde. Or on sait qu'une particule de colloïde suffit souvent pour modifier tout l'état d'une solution. L'étude de la croissance d'un micelle, ou granule, pour former un coagulum, pourra, dans une certaine mesure, nous renseigner sur le phénomène élémentaire de la croissance. On sait, d'autre part, la facilité avec laquelle certains sels passent de l'état cristalloïde à l'état colloïdal. Enfin la découverte de l'amylo-coagulase (v. p. 90) jette une lumière toute particulière sur la possibilité de coaguler en amidon un polysaccharide en solution ou en fausse solution.

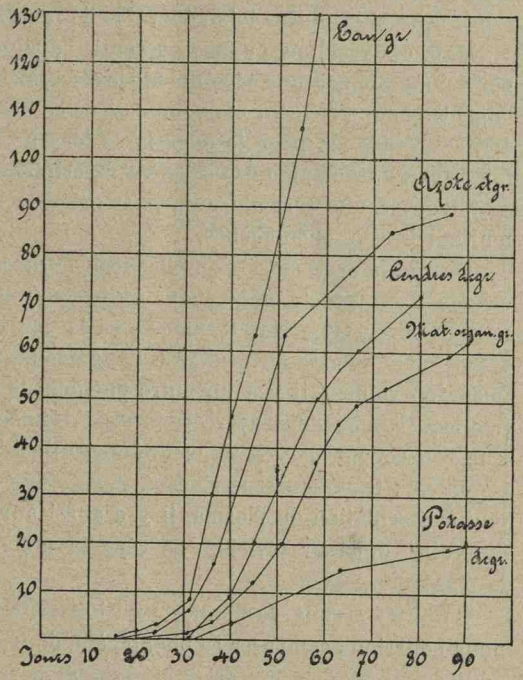


Fig. 51. — Ce graphique représente l'augmentation en poids de l'Avoine pendant 90 jours; pour pouvoir faire entrer dans le même tableau les diverses substances, on a varié la valeur de l'échelle des ordonnées qui pour l'eau et la matière organique est exprimée en grammes, pour cendres totales et la potasse en décigrammes, pour l'Azote en centigrammes. (Construit d'après Monnier et Stefanowska.) Inst. Bot. Genève.

Mais qu'en dernière analyse le phénomène de croissance, par laquelle expression nous entendons l'augmentation en poids de la matière organisée, suit une loi unique, la même pour tous les corps qui entrent dans la composition du végétal, cela est démontré par les courbes de croissance en poids (v. fig. 51). Quelle que soit la complexité du phénomène de la différenciation intra-cellulaire, nous voyons, dans l'assimilation, le carbone, l'azote, l'eau, le phosphore, les sels, s'accumuler dans le végétal en suivant la même loi. Chaque augmentation en poids se laisse représenter jusqu'à l'optimum par une hyperbole qui est renversée dès qu'intervient l'action retardatrice à partir de l'optimum. On

peut donc dire que, dans une certaine mesure, l'augmentation en poids pour chacune des substances absorbées ou incorporées suit une loi analogue, mais que chaque réaction particulière a son coefficient particulier. L'augmentation en poids est cependant en quelque sorte comparable à une réaction chimique se faisant pour chaque corps dans le même sens et selon les lois générales de ces réactions.

Mais ces résultats auxquels aboutit l'analyse ne sont pas suffisants pour nous donner une idée du mode de croissance, de la manière avec laquelle chaque élément biologique vient se placer dans l'ensemble. Cette dernière étude est *pour le moment* le terrain propre du biologiste. Elle fait partie du domaine des sciences descriptives. On n'a pu jusqu'à présent trouver une formule unique, exprimant l'élément commun à cette multiplicité de phénomènes.

Durant la croissance d'un plasmode, sorte de protoplasme nu plurinucléé de Myxomycète, nous avons augmentation de masse sans cloisonnement. Cet exemple serait typique si la multiplication des noyaux ne venait nous avertir qu'à côté de l'augmentation en poids et, par conséquent, en volume, il y a un autre phénomène encore simple, il est vrai, par lequel nous nous apercevons que l'homogénéité n'est qu'apparente. Par conséquent, il y a dans tout organisme au moins deux éléments essentiels : le noyau et le plasma. Ainsi dans la croissance, s'il y a surtout augmentation du plasma, il y a aussi augmentation de la substance nucléaire, qui, par division, se répartit d'une manière équilibrée dans le plasma.

S'il était permis de donner une image tirée du monde inorganique, nous pourrions comparer ce phénomène de fractionnement des noyaux à celui du fractionnement des molécules dans une solution qu'on dilue et dans laquelle ces dernières sont ionisées. Mais cette image serait fallacieuse, car ici nous avons un triage, tandis que dans la dispersion de la masse nucléaire nous avons un fractionnement, accompagné successivement par une augmentation de la nucléine.

On peut comparer ce phénomène de croissance à une autocatalyse, se faisant selon la loi fondamentale de la chimie, la règle de Guldberg et Waage, celle de l'action des masses (v. p. 105). Chaque élément s'incorporant en fonction du temps selon la même loi, mais, sa vitesse d'incorporation dépendant de son coefficient particulier Kn, il va sans dire que la croissance totale, qui est la somme des assimilations particulières, pourra être exprimée par la même formule. De cette analyse il résulte clairement, que la croissance générale d'un organisme, telle qu'elle est donnée par l'augmentation de poids en fonction du temps, est déterminée par la loi d'assimilation de chaque élément qui, durant toute la

période principale de croissance, s'incorpore selon une loi générale mais avec un coefficient d'affinité propre (K).

Cette loi dit que, dans les réactions chimiques, la vitesse de réaction est proportionnelle à la masse active des substances en réaction.

Partant de nos idées et de nos recherches, on a calculé en partant de la formule différentielle

$$\frac{dx}{dt} = k_1 (a - x)$$

qui est l'équation d'une réaction monomoléculaire (v. *Henry, Chimie physique biologique)*, l'augmentation en poids en fonction du temps :

AVOINE	poids en grammes	
jours	observé	calculé
0	0,167	0,138
4	0,260	0,261
8	0,473	0,501
16	1,77	1,78
21	4,29	3,86
25	5,42	6,98
29	14,49	12,09
35	23,77	24,19
39	29,99	34,08
42	42,36	41,07
47	50,44	50,55
51	54,43	55,25
57	59,74	59,28
64	71,30	60,91
70	65,11	61,47
74	68,00	61,62

Calculé par Robertson d'après Chodat et Monnier.

Mais pour mettre en train ces réactions qui, pour s'effectuer spontanément mettraient un temps infini, il faut un catalysateur, un ferment. C'est le germe, la cellule vivante. Dès que la réaction commence sous l'influence de ce ferment (v. p. 105), elle se continue selon la règle des autocatalyses. C'est-à-dire qu'à mesure que la masse augmente (le catalysateur) l'accélération augmente aussi selon une courbe logarithmique. Pour nous, la masse active, c'est le plasma tout entier, pour d'autres, c'est le noyau. A chaque mitose le noyau est doublé; mais autant qu'on le sait, au moins au début, les périodes de mitose sont égales, ce qui fait qu'en des temps successifs égaux le nombre des noyaux (ou la masse protoplasmique active) augmente selon la progression 1, 2, 4, 8, 16,

32, 64... Or nous savons que la vitesse des réactions est proportionnelle à la masse active qui, ici, double à chaque mitose. Le catalysateur, ici le germe, puis la masse active plasmique augmentant à chaque nouvelle assimilation, la vitesse de croissance augmente proportionnellement. Lorsque la multiplication des cellules a cessé ou diminué, il y a ralentissement. Plus tard il y a nécrose, diminution de la masse active et, finalement (voir Désassimilation), les pertes l'emportent sur les gains.

Mais il est évident que ces résultats hautement intéressants au point de vue de la cinétique biologique ne peuvent nous renseigner sur les lois de la distribution des éléments organisés à l'intérieur d'une cellule ou d'un organisme. Le phénomène de la caryocinèse nous avertit qu'il s'agit d'un phénomène complexe qui, par cela même, échappe actuellement à notre analyse mathématique.

Cloisonnement.

S'il est impossible actuellement de donner une explication du phénomène de la distribution et de la division des noyaux, il est tout aussi malaisé de trouver une explication au phénomène du cloisonnement.

On a voulu le comparer à la formation des parois dans la mousse de savon, mais il faut avouer que ces tentatives grossières n'ont qu'une valeur très approximative.

Il nous faut maintenant étudier ce phénomène de cloisonnement tel qu'il se présente.

Pour certains auteurs, le début de la membrane serait indiqué par un épaississement en bouton dans l'équateur des filets du fuseau après la caryocinèse. La lamelle qui résulte de la coalescence de ces granulations, serait une sorte d'ectoplasme qui viendrait segmenter la cellule. C'est ce même phénomène qu'il est plus aisé de suivre dans la division protoplasmique des Cyanophycées. Ici, au début, on aperçoit l'ectoplasme pénétrer en forme d'anneau équatorial de la périphérie vers le centre. Il s'établit tout d'abord un diaphragme de plasma plus homogène, moins vacuolisé. Puis, également de la périphérie, progresse une fine lame, vraie membrane, qui découpe ce plasma hyalin en deux feuillets qui reconstituent l'ectoplasme du côté de la nouvelle membrane.

C'est bien ainsi que se fait aussi le cloisonnement chez les plantes supérieures; on y voit également la nouvelle membrane progresser de la périphérie en refoulant ou découpant la zone équatoriale d'ectoplasme.

Lorsque dans une cellule les deux groupes de chromosomes, issus de la division du noyau, tendent chacun à se rapprocher du sommet du fuseau achromatique, on aperçoit (dans le matériel fixé et coloré) dans l'équateur de ce système, toute une série de granulations qui sont la

première ébauche de la future membrane plasmique. Ces granulations présentent les caractères de matières ternaires et de matières albumineuses. Par leur coalescence, une fine peau s'établit. Si l'on en croit certains auteurs, le phragmoplaste se déplacerait dans le plasma et viendrait, comme accrocher, souder à la paroi ancienne la nouvelle membrane, puis, se déplaçant, entraînerait avec lui ce plan vers la paroi opposée.

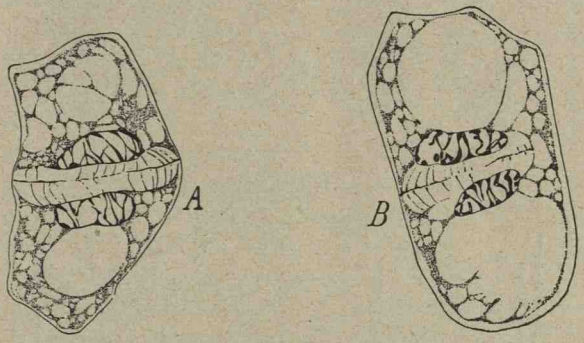


Fig. 52. — *A*, Cellule du nucelle de *Ginkgo biloba* dans laquelle on voit le phragmoplaste s'étendre d'une paroi à l'autre en y attachant la nouvelle cloison. On remarque que ce système est comprimé, de même que les noyaux, par l'action des vacuoles. — *B*, On constate mieux encore l'action comprimante des vacuoles sur les noyaux et le phragmoplaste qui par ce procédé se développe dans le plan équatorial et arrive finalement à attacher la nouvelle cloison.

Quoi qu'il en soit, la naissance de la nouvelle paroi dans l'équateur du phragmoplaste [1], soit dans l'espace moyen, compris entre les deux noyaux fils, est certaine. Dans l'immense majorité des cas, ces cloisons se placent exactement à mi-chemin des noyaux *(fig. 48, 52)*. L'influence ou le rapport qui existe entre l'apparition des cloisons et la position des noyaux est évidente. Souvent, à la suite de la division, on s'aperçoit que l'intérieur du phragmoplaste s'est dilaté en une grosse vacuole aplatie aux pôles *(fig. 47)*.

Dans nos études, nous avons pu souvent nous assurer que le phragmoplaste subit des déformations au cours de la cinèse: au début, il est en fuseau aminci aux deux extrémités; plus tard, lorsqu'il n'arrive pas à occuper le diamètre de la cellule, il se trouve comprimé parallèlement à son équateur; il arrive alors à occuper un plus grand espace, ce qui permet à la jeune paroi de traverser tout le diamètre de la cellule *(fig. 52)*. Sa forme et sa dimension sont donc réglées par un système de vacuoles qui, par variation osmotique, exercent une pression déterminée par

[1] Corps lenticulaire formateur de la membrane.

laquelle s'allonge ou se raccourcit ce phragmoplaste. Ainsi dans l'ovaire des *Lilium*, le nucelle des *Ginkgo*, etc.

Il faut cependant se garder de donner à la fonction membranogène du phragmoplaste plus d'importance qu'elle n'en a en réalité. Chez des filaments d'Algues anesthésiés, on arrive à remplacer la caryocinèse par l'amitose (division directe du noyau). La paroi, pendant que se fait

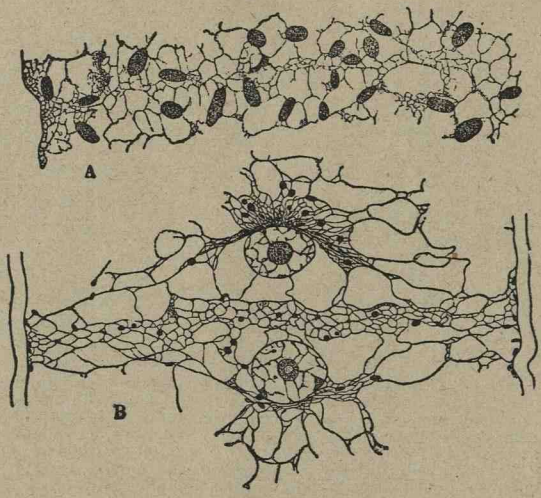


Fig. 53. — Formation de la cloison. — *A*, Dans *Dictyota dichotoma*, on voit dans le plasma vacuolisé se rétrécir les mailles du réseau en un plan transversal; *B*, *Stypocaulon*, le réseau qui deviendra membranogène est plus apparent; il est situé entre les deux noyaux écartés par l'action expansive des grosses vacuoles (Algues). (*A*, d'après MOTTIER.) (*B*, d'après SWINGLE.)

l'étranglement du noyau, procède de la périphérie sous forme d'un anneau, absolument comme dans les cas de division, précédés par une mitose ordinaire.

Il n'est pas exact de dire que le cloisonnement est toujours déterminé par la division nucléaire, car on connaît de nombreux cas où la division des noyaux n'est pas immédiatement suivie par le cloisonnement. Ainsi, dans le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes, où la multiplication des noyaux d'albumen se prolonge beaucoup et où l'apparition des cloisons est tardive.

Chez certaines Algues filamenteuses, on voit clairement que le cloisonnement est précédé par une croissance active de la région de la membrane entourante. C'est de cette région que va procéder en direction centripète la pénétration de la cloison qui, en anneau, rétrécit le lumen. Ainsi, dans le genre *Conferva*, où, après division du noyau, il s'établit

un anneau interne de cellulose qui, durant son allongement, voit se séparer l'ancienne membrane en deux tronçons glissant à la surface de l'anneau nouveau pour en occuper les deux extrémités. C'est du milieu de l'anneau que part la cloison qui découpe le lumen.

Dans les Œdogoniacées *(fig. 54)*, on voit s'établir vers l'un des bouts, un anneau de cellulose (bourrelet) que l'on peut considérer comme un repli de la couche interne de cette partie de la membrane. Lorsque la division du noyau est effectuée, on voit la couche externe de la membrane se fendre circulairement, exactement à la hauteur du milieu de cet anneau, et le repli de la couche interne s'étendre sous la pression du suc cellulaire. Ainsi les deux moitiés de l'ancienne membrane sont séparées, éloignées par l'étirement de l'anneau en une lame d'allongement fixée au bord interne des deux valves précédentes. Le cloisonnement, proprement dit, se fait avant l'étirement. Entre les deux noyaux fils, c'est-à-dire à mi-hauteur de la cellule, on voit apparaître un diaphragme mince qui, finalement, est déplacé lors de la rupture de l'ancienne membrane, et poussé vers le haut. Il s'insère un peu au-dessus de la ligne de rupture, s'attachant à la base de l'anneau connectif.

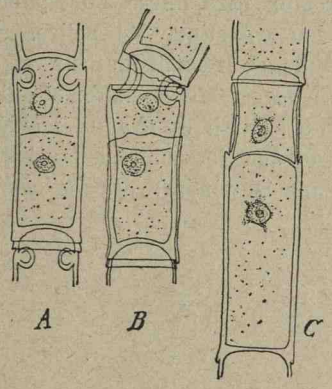


Fig. 54. — *A*, Cellules d'un filament d'*Œdogonium* au sommet desquelles s'est formé un bourrelet circulaire cellulosique interne ; le noyau est déjà divisé et la cloison jeune est déjà indiquée ; *B*, On voit à droite le bourrelet se fendre, tandis qu'à gauche il s'allonge par gonflement en une membrane qui est encore en faucille, mais qui dans la fig. *C* a produit avec l'anneau d'épaississement total maintenant étiré la membrane de la nouvelle cellule. (D'après Hirn.)

Bourgeonnement.

Si le cloisonnement est la forme la plus habituelle de la multiplication des cellules, le bourgeonnement est plus commun qu'on ne le croit d'ordinaire. C'est le mode habituel de la multiplication des levures *(fig. 55)*, des conidies, organes de reproduction des Champignons ; on le trouve également dans la ramification des Algues filamenteuses.

Il consiste essentiellement dans une modification de la membrane en un point ou une

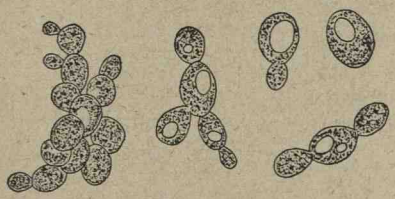


Fig. 55. — Bourgeonnement d'un *Saccharomyces* (Levure).

région particulière, susceptible d'être distendue, pendant que la pression osmotique est active. Par conséquent, la hernie qui est produite se remplit au fur et à mesure de plasma. Le noyau vient se placer dans l'isthme qui réunit encore les deux vésicules ; là il se divise et chaque moitié se rend dans la cellule correspondante. Lorsque le point de moindre résistance est très localisé, comme dans la plupart des *Saccharomyces*, le bourgeon est bien articulé

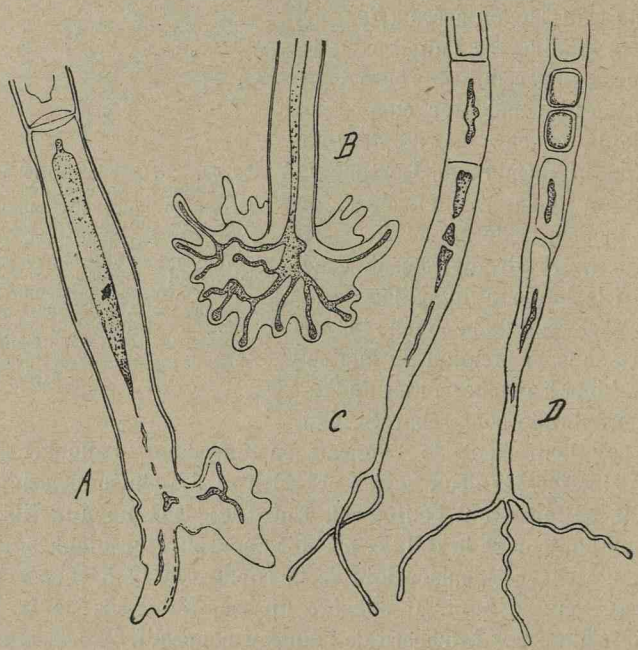


Fig. 56. — Crampons de *Spirogyra* (*A-B*) et d'*Ulothrix* (*C-D*).

et se distingue nettement de la cellule qui l'a produit. Mais dans les *Schizosaccharomyces*, la zone qui s'étend devant la poussée du plasma atteignant la largeur de la cellule d'origine, le nouveau prolongement n'est plus ou est à peine articulé; il continue l'ancienne cellule de laquelle il est séparé par une cloison. C'est un cas intermédiaire entre le cloisonnement d'une cellule qui s'est accrue dans toute sa membrane et le vrai bourgeonnement. Des hernies semblables peuvent se former sans qu'il y ait, comme conséquence, une division de noyau. Ainsi, lorsque de la base d'un filament d'algue naissent des crampons comme chez les *Spirogyra* ou les *Œdogonium (fig. 56)*.

Dans la ramification des Algues vertes filamenteuses on a aussi

un phénomène de bourgeonnement *(fig. 57)*.

Il en est de même dans la production des conidies, par exemple chez les Champignons *(Penicillium glaucum)*, dans la production des poils chez les plantes supérieures, etc.

Lorsque le bourgeon est formé, on voit la paroi au niveau de l'étranglement s'épaissir, se prolonger en anneau vers l'intérieur et découper la cellule.

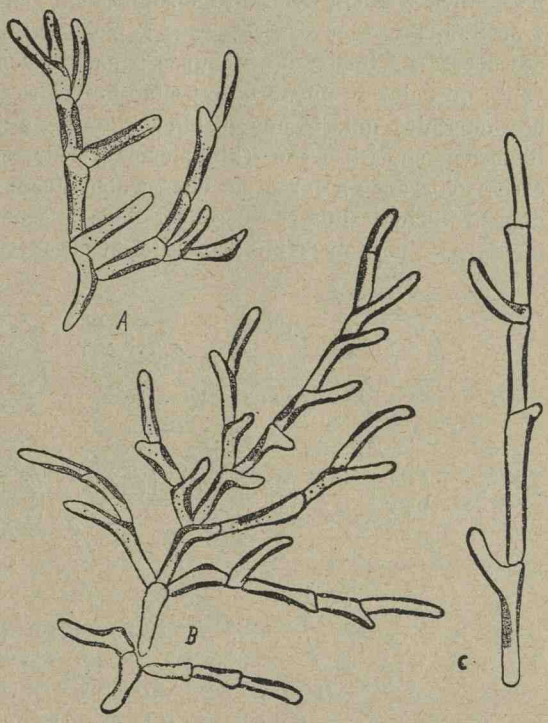


Fig. 57. — Bourgeonnement, c'est-à-dire ramification d'un filament d'Algue (*Microthamnium Kützingianum*).

Rénovation.

Dans la rénovation, mode de multiplication cellulaire extrêmement répandu dans le règne végétal, lors de la division du plasma, les cloisonnements primitifs s'étant établis, ces derniers ne persistent pas mais se gélifient. De cette façon, les portions protoplasmiques sont libérées. Autour de chacune d'elles apparaît une membrane spéciale, sécrétée par l'ectoplasme ou qui est, peut-être dans une certaine mesure, le produit de sa transformation. Alors les cloisons primitives s'étant dissoutes, utilisées pour la croissance des cellules filles, ces dernières sont libres dans la cellule mère qui fonctionne comme sporange. Chacune des cellules filles se nomme *spore*.

On trouve ce mode de multiplication à partir des Algues inférieures à tous les niveaux du règne végétal lorsque se prépare la formation des éléments de dissémination, les spores, les tétraspores.

Ici donc la membrane des nouvelles cellules n'est pas celle qui s'était établie dans l'équateur du phragmoplaste, mais elle est de néoformation.

Chez les Champignons Ascomycètes, la multiplication des noyaux

n'est suivie d'aucun indice de cloisonnement. Dans la grande cellule, les 4 ou 8 noyaux sont dispersés dans le plasma. La membrane de chacune des spores est finalement découpée dans le plasma par le procédé suivant : du point du noyau où est situé un centre, procède un filet, ou un bec nucléaire qui, à une distance donnée, s'étale en un système de filaments en jet d'eau (kinoplasme) ; leur confluence forme une espèce d'organe en forme de cloche dont l'orifice va en diminuant de diamètre et qui finit par découper dans le plasma, autour de chaque noyau, une portion définie par cette membrane plasmique qui ne tarde

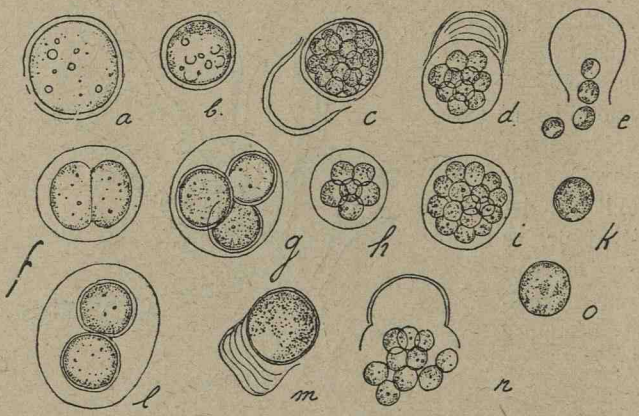


Fig. 58. — Rénovation dans la cellule d'une Algue verte (*Palmellococcus miniatus*). *a, b,* deux cellules ; *c,* la membrane interne de la cellule mère, s'est gélifiée mais les spores sont encore entourées d'une enveloppe commune ; *d, idem* moins avancé, on voit le développement de la gelée qui pousse la vésicule en dehors ; *e,* libération de quelques spores ; *f,* bipartition ordinaire ; *g,* tétrasporange ; *h, i,* sporanges à spores nombreuses ; *k, o,* spores grosses ; *l,* deux spores dans la membrane matricale gélifiée ; *n,* expulsion des spores.

pas à s'épaissir. Dans ces conditions, la paroi est formée dans le plasma sans que ce dernier soit segmenté au préalable.

Le mode de segmentation par pénétration d'une lame ou d'une évagination de la zone périphérique s'observe également dans la production des cellules libres (spores) des Algues et des Champignons. Parfois, il semble que ce sont des vacuoles aplaties qui viennent pénétrer dans le plasma pour le décomposer. Ce seraient alors les tonoplastes qui deviendraient les membranes plasmiques extérieures de chaque portion découpée. Il y aurait ainsi une analogie de plus entre l'ectoplasme et le tonoplasme.

Tout ce qui précède montre que la multiplication des cellules se fait selon des procédés variés. On ne saurait donc formuler ce phénomène par une seule expression.

Méristèmes.

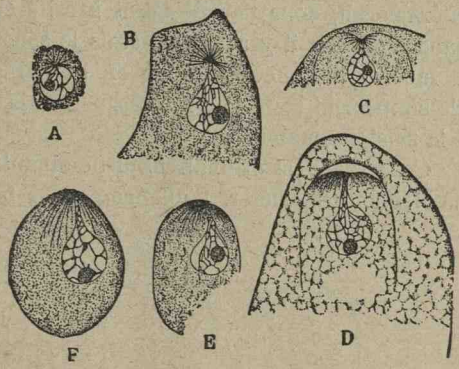


Fig. 59. — Origine de la membrane dans la formation des spores des Ascomycètes. — *A*, Dans le plasma, en rapport avec le noyau, s'observe une radiation; *B*, le noyau pousse un processus terminé par cette radiation; *C* et *D*, de cette radiation part une fine membrane qui découpe dans le plasma une portion définie, limite de la future spore; *E*, *F*, spores formées (*Erysiphe*). (D'après HARPER).

Les cellules qui possèdent la propriété de se diviser appartiennent aux *méristèmes primitifs*. Ce sont elles qui constituent les cellules ou les tissus embryonnaires.

Lorsqu'il y a cloisonnement, le réseau qui en résulte présente une certaine régularité et, en particulier, cette propriété assez générale que les nouvelles cloisons sont perpendiculaires aux anciennes. En outre, généralement, les cellules filles sont égales en volume. Ce sont les lois dites de Sachs.

On a montré tout d'abord que le cloisonnement se fait perpendiculairement à la direction de l'allongement maximum. Puis plus tard a été formulée cette loi disant que l'orientation des nouvelles parois est déterminée par le sens de la tension. Si cela est, on pourrait modifier la disposition habituelle des parois en modifiant les tensions.

On sait que lorsqu'on sectionne une pomme de terre il se fait un méristème à la surface de section, dont la majeure partie des parois sont parallèles à la surface. Si on enlève au moyen d'un perce-bouchon des cylindres orientés de manière variée dans la masse d'une grosse pomme de terre on voit se faire des cloisonnements tant sur les cylindres que sur les parois des puits parallèlement à la surface, quelle que soit la facilité ou la difficulté d'accès de l'oxygène. On peut renverser cette direction des cloisons en faisant varier les tensions. On découpe dans un tubercule de cette plante des disques de 4-6 cm. d'épaisseur, puis on replie chacune de ces bandes en fer à cheval dont on maintient la courbure au moyen d'un dispositif spécial. Sur la face concave, la direction des cloisonnements devient péricline comme sur des surfaces libres, tandis que sur la face convexe la plupart des cloisonnements sont en direction anticline. (On nomme *périclines* les parois parallèles à la surface, *anticlines* celles qui sont perpendiculaires à cette surface). Ceci s'explique ainsi : Sur une surface libre, les cellules peuvent s'allonger dans la direction perpendiculaire à cette surface; elles sont comprimées

latéralement, donc parallèlement à cette surface. Au contraire, dans la bande courbée, il y a tension dans le sens tangentiel en ce qui concerne la face convexe, compression en ce qui concerne la face concave. Le cloisonnement se fait alors perpendiculairement à l'étirement, c'est-à-dire à la tension maximale.

Cette règle est ordinairement dominante, pourvu que d'autres causes ne viennent interférer. L'allongement se fait en général dans le sens de

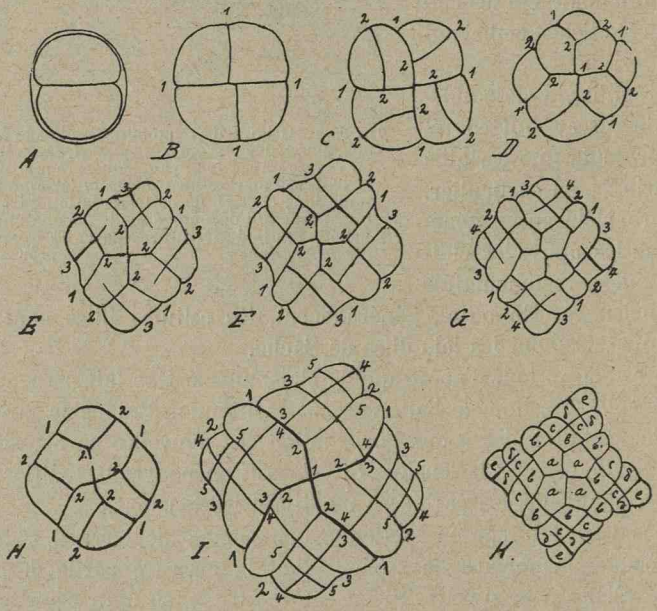


Fig. 60. — Schéma indiquant la succession des plans de segmentation dans la formation des colonies de Volvocinées. — *A-F, Gonium ; A-K, Eudorina.*

la tension et perpendiculairement à celui de la compression; les cloisonnements se font perpendiculairement à cette direction de tension.

Cela étant, on conçoit que les réseaux qu'on observe dans les organes embryonnaires aient la régularité que l'on sait.

Cependant, d'autres facteurs, comme la lumière, des constellations internes, les prédispositions héréditaires, viennent parfois s'opposer à la réalisation de cette règle ou interviennent pour la compliquer.

Lorsqu'une algue unicellulaire Volvocinée se divise, elle s'arrondit tout d'abord puis, par deux cloisons en croix, elle divise chaque quadrant en deux. Sachs a cité d'autres exemples qui illustrent bien les règles qu'il a formulées.

Selon qu'on aura affaire à un organe cellulaire, elliptique ou hyperbolique, les cloisons seront orientées différemment, mais les règles de

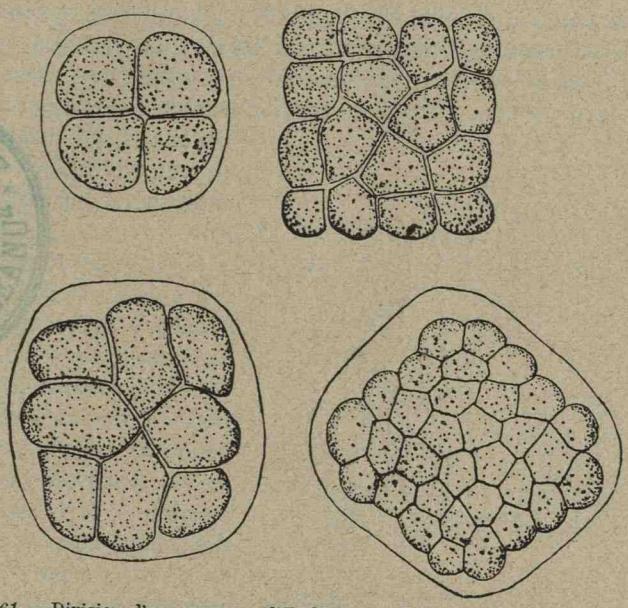


Fig. 61. — Division d'une zoospore d'*Eudorina*. — *I.* Qua lripartition par un cloisonnement crucial ; *III*, même stade que *C*, dans *fig. 60 ; II*, comparez avec *E-F, fig. 60 ; IV.* division en 32 cellules.

Sachs seront facilement retrouvées par un examen, même superficiel, du réseau. Il va sans dire que cette disposition régulière est bientôt modifiée par l'accroissement inégal des cellules et des régions.

Cette règle souffre quelques exceptions qui sont plus apparentes que

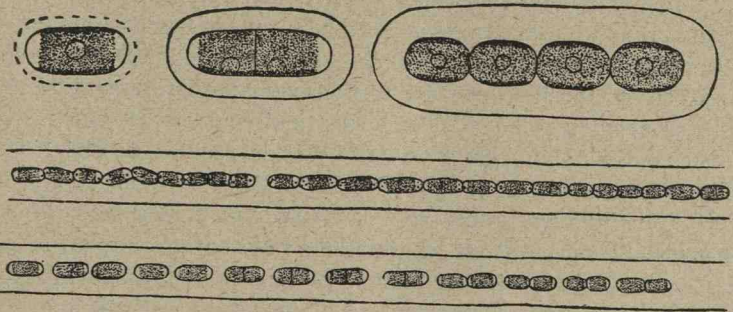


Fig 62 a. — Division intercalaire, chaque cellule capable de se subdiviser. *Hormospora mutabilis* (Chlorophycée).

réelles ou qui ont leur raison d'être dans un état antérieur, lequel influe sur la nouvelle orientation. Le cas du protonema des Mousses sera examiné plus loin.

Ainsi, dans la division simultanée telle qu'on l'observe souvent dans les appareils sporangiaux, lorsque aux dépens d'une cellule il s'en forme quatre, il se produit cinq cloisons qui se coupent entre elles sous des angles égaux, tout en s'attachant rectangulairement sur la paroi externe. Ces angles qui, théoriquement, doivent avoir 120°, se rapprochent beaucoup de cette valeur.

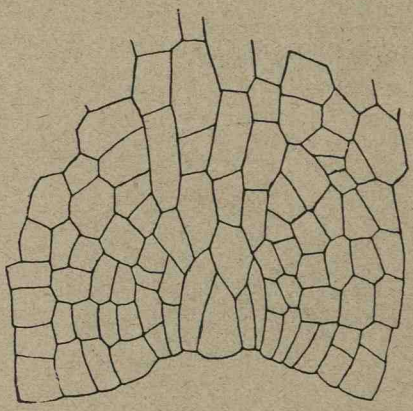


Fig. 62 b. — Point végétatif d'une plante dorsi-ventrale du type des Hépatiques, *Metzgeria*. On voit que la cellule mère, en forme de coin, détache à droite et à gauche deux séries de segments qui constituent la lame de l'Hépatique.

C'est sans doute avec raison qu'on a étendu la loi des attaches orthogonales des membranes en comparant ces dernières pendant leur formation à des lames liquides sans pesanteur comme sont les lamelles d'eau de savon. La membrane, à ce moment, serait comparable à une lame mince et plastique dont les éléments présentent les uns par rapport aux autres une mobilité comparable aux liquides, et le milieu protoplasmique ambiant ou la vacuole étant semi-liquide, ou liquide et de même densité qu'elle, le poids de la cloison se trouve éliminé en vertu du principe d'Archimède.

On a prétendu que les membranes formeraient toujours une surface minimum. Or, on peut expérimentalement déplacer une lame d'eau de savon produite parallèlement au fond d'un vase de manière à la dresser verticalement et radicalement. La surface se trouve diminuée notablement. On peut de cette position, par des mouvements appropriés, ramener cette lame à sa position primitive. Donc, en ce qui concerne les lames de cet ordre, la surface minimum n'est pas la seule position possible.

Des déplacements de ce type s'observent dans la segmentation des Algues unicellulaires. Ainsi chez certains *Chlamydomonas*, le plan de segmentation primitif est longitudinal. Puis on voit le plan de segmentation se déplacer, devenir oblique et, finalement, transversal. Dans cette dernière situation, il occupe évidemment la surface minimum. Mais le contraire est vrai aussi. Chez le *Scenedesmus acutus*, algue

unicellulaire, le premier plan de segmentation est d'abord transversal, puis il se déplace et coupe la cellule obliquement; alors s'établit une nouvelle segmentation perpendiculaire à la première.

La division ultérieure des Volvocinées (Algues vertes) montre aussi des déplacements du plan de segmentation; après le stade *I fig. 61*, les plans se déplacent de manière à disposer les quatre cellules triangulaires en symétrie parfaite par rapport aux axes centraux primitifs. Le cloisonnement se continue maintenant d'après le schéma *(fig. 61)*.

On a vu, d'ailleurs, que l'origine de la membrane est variée, puisque tantôt elle se forme dans l'équateur d'un phragmoplaste, tantôt dans le plan médian séparant deux noyaux sans phragmoplaste, tantôt se découpe au milieu d'un plasma sous l'influence du noyau.

Il faut néanmoins reconnaître que, dans les vrais cas de cloisonnement, la paroi est un appareil équilibré, attaché en disposition orthogonale ou selon le principe des lames minces (120°).

En général, les cellules issues des méristèmes primitifs perdent assez rapidement la faculté de se diviser régulièrement tandis qu'elles restent unies à l'ensemble. Ces cellules sont celles qui tendent à se différencier (v. p. 162); certaines régions, par contre, conservent cette faculté de produire de nouvelles cellules pendant longtemps, parfois indéfiniment. Elles persistent à un état embryonnaire. Ces cellules forment le ou les points végétatifs, là ou les cellules mères.

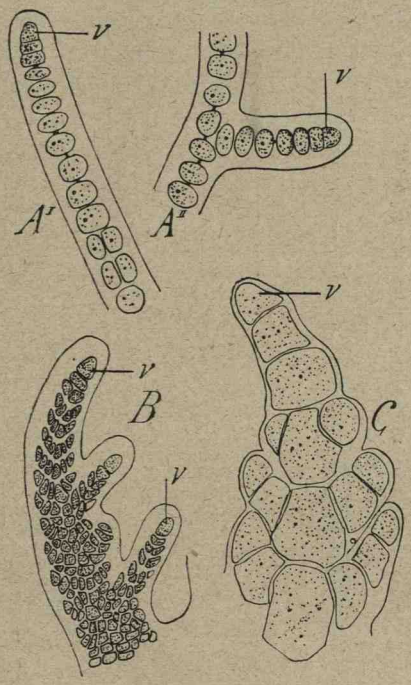


Fig. 63. — *A*, Mode de cloisonnement et localisation des cellules mères dans le *Stigonema ocellatum*. — *v*, cellule mère terminale; *B*, points végétatifs du *Plocamium coccineum*; *C*, du *Ptilota plumosa*, Algues rouges.

On peut, chez des plantes inférieures, les Cyanophycées et les Chlorophycées, trouver tous les types d'hétéromérie et d'isomérie. Absence de localisation des cellules mères, ou localisation de celles-ci, tantôt à la base, tantôt au sommet des thalles. Ainsi dans les filaments sinueux des

Nostocs, chaque cellule, si nous en exceptons certaines cellules différenciées (hétérocystes) (v. aussi p. 158), peut se diviser. Il en est de même chez les *Oscillatoria*. Mais chez les *Stigonema*, la division s'effectue essentiellement au sommet du filament aux dépens d'une cellule mère terminale *(fig. 63, A)*.

Dans ces conditions, la cellule terminale fonctionne comme point d'origine de tout le tronçon considéré. De nouveaux points végétatifs peuvent naître latéralement et produire ainsi une ramification dominée à son tour par une multiplication cellulaire acropète.

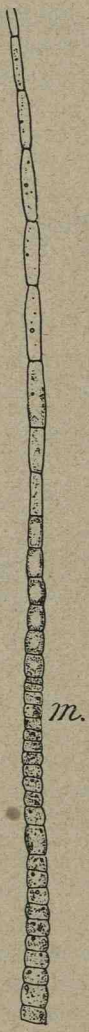


Fig. 64. — Filament de ***Rivularia haematites***, dans lequel on remarque en ***m*** la zone génératrice située au-dessous du poil; cette zone détache vers le bas et vers le haut des segments, les uns acropètes, les autres basipètes.

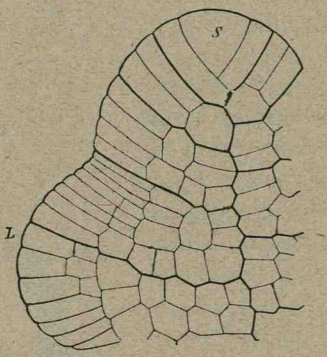


Fig. 65. — Point végétatif d'une Fougère, le *Ceratopteris thalictroides*; la cellule terminale *S* découpe trois séries de segments dont la figure ne donne que les deux qui sont dans ce plan; la limite des segments primitifs est indiquée par un trait plus épais; on peut lire alors la succession des cloisonnements; en *L* se forme une protubérance qui est le point d'origine d'une feuille. (D'après Kny.)

Chez les Rivulariées *(Rivularia)*, la multiplication des cellules est dévolue à une zone subapicale située au-dessous du prolongement du filament, le poil; la zone de multiplication intercalée se divisant plus ou moins activement, il y a production de cellules en direction basifuge et en direction basipète *(fig. 64)*.

Un autre exemple très élégant est celui tiré des Characées. Ici la cellule mère terminale, en produisant des segments en direction basifuge, donne successivement naissance à des cellules qui se différencient en deux catégories. L'une prolifère latéralement en donnant naissance à un bourgeon dont le sommet se comportera comme la cellule mère terminale précédente.

Tout aussi démonstrative est la croissance apicale au moyen d'une cellule mère terminale dans les Algues rouges *(fig. 63, B) (Ploca-*

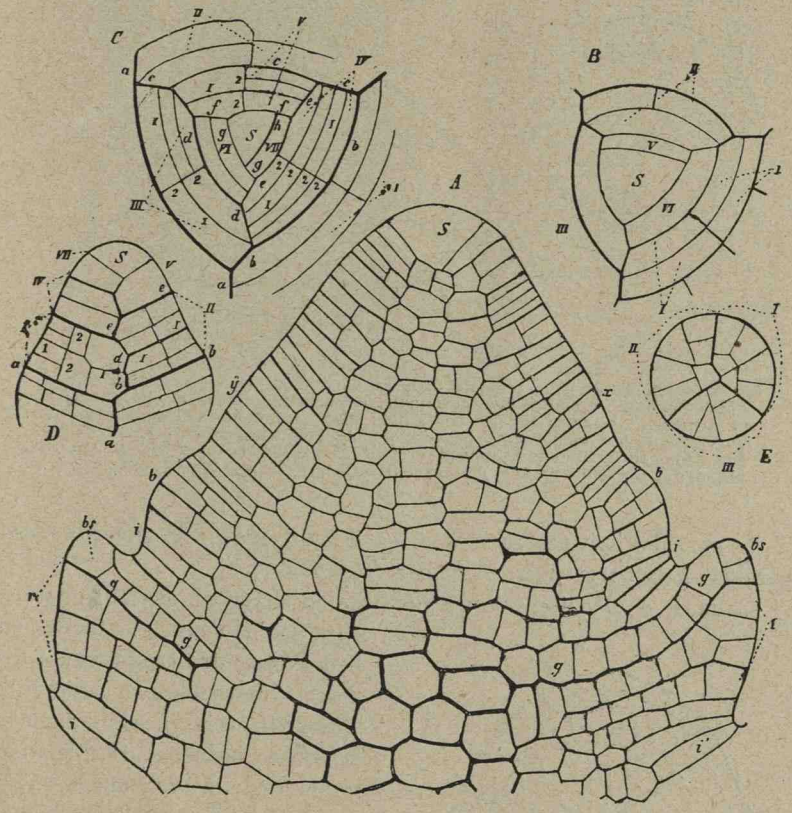


Fig 66. — Point végétatif d'*Equisetum*. — *A*, section longitudinale médiane du sommet de la tige ; la figure précédente permet de mieux comprendre celle-ci ; l'origine des feuilles est indiquée par un cloisonnement tangentiel suivi d'un allongement radial (*x*, *y*-*b*-*b*, *bs*-*bs* ; *B*, sommet du point végétatif vu d'en haut ; *S*, cellule mère terminale, les segments successivement détachés sont indiqués dans l'ordre de leur apparition *I*, *V* (c'est par erreur que le segment *IV* porte le chiffre *VI*) ; *C*, même objet mais avec cloisonnements secondaires dans les segments primaires indiqués ; les premiers plans de segmentation sont indiqués par les lignes *a*-*a*, *b*-*b*, *c*-*c*, *d*-*d*, *e*-*e*, *f*-*f*, *g*-*g* ; à l'intérieur des segments *I*-*VI*, les nouvelles cloisons sont indiquées par des chiffres ; 2, indique que pour *le même segment* les parois qui portent ce chiffre se sont formées en même temps ; *D*, section longitudinale au même stade que *C*.
(D'après CRAMER.)

mium, Ptilota). La feuille de la mousse *Andreaea* a également une cellule mère terminale de cette catégorie.

Chez les Bryophytes (Mousses) et beaucoup de Ptéridophytes, la cellule mère terminale est tétraédrique ; enchâssée par une de ses pointes dans les tissus sous-jacents, elle se subdivise conformément à la loi

de Sachs par des anticlines qui sont parallèles aux trois faces internes *(fig. 65 et 66)*.

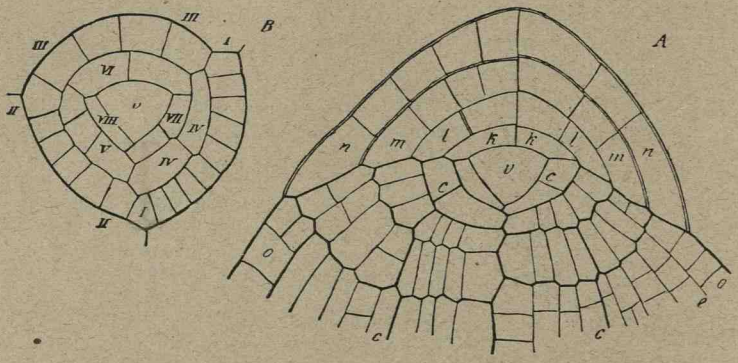


Fig. 67. — Schéma du point végétatif d'une racine de Fougère. — *A*, section longitudinale médiane; *v*, cellule mère terminale, les segments qui formeront le corps de la racine sont indiqués par des traits plus épais; *c*, premier cloisonnement dans un segment; *k*, *l*, *m*, *n*, segments successivement détachés parallèlement à la surface de la cellule mère terminale et formant les assises de la coiffe: *B*, vue du sommet de la cellule mère et des segments. (D'après Nægeli et Leitgeb.)

Lorsqu'il s'agit des racines, il se fait un quatrième cloisonnement parallèle à la paroi externe bombée *(fig. 67)*.

Ce mode de division est si général qu'on le voit réapparaître quand, chez les Mousses, le thalle, au lieu de devenir massif, tend à devenir filamenteux, c'est-à-dire lorsque la croissance en longueur excède de beaucoup la dilatation transversale. Alors, dans ce qu'on a appelé le protonema des Mousses, filaments algoïdes, qu'on a eu tort de comparer aux algues filamenteuses, les cloisons continuent à être obliques. Que cette explication est exacte, cela se voit lorsqu'on compare la formation des bourgeons avec le développement des filaments.

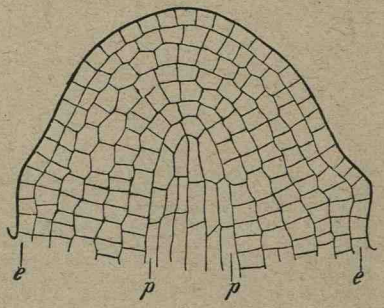


Fig. 68. — Point végétatif de l'*Hippuris vulgaris*; il n'y a plus de cellule mère unique *e*, dermatogène; *p*, plérome, entre ces deux tissus se trouve le périblème (tige).

Cette simplicité, c'est-à-dire l'existence d'une cellule mère terminale, n'est plus retrouvée chez les points végétatifs des plantes supérieures. Chez celles-ci, on a reconnu des assises ou des groupes de cellules mères.

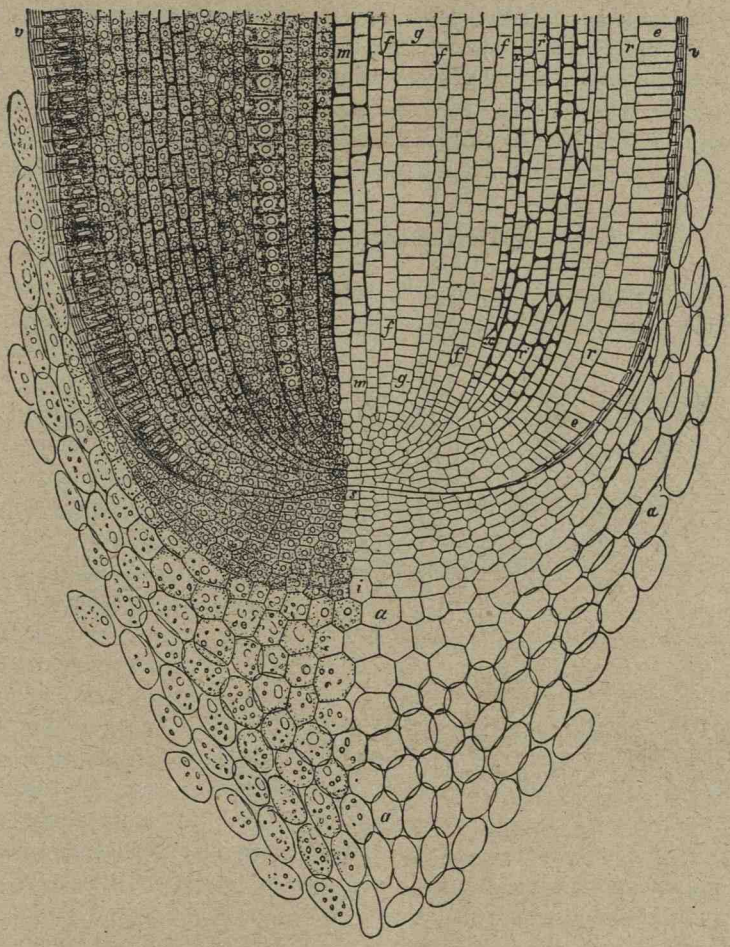


Fig. 69. — Coupe longitudinale du méristème terminal de la racine du ***Zea Mays*** (Maïs) ; l'épiderme qui, ici, s'exfolie tout entier constitue la coiffe dont les cellules en train de se désarticuler sont désignées par *a* ; *s*, initiales de l'épiderme (coiffe) ; *s-i*, jeunes cellules de la coiffe ; l'écorce située entre *e* et *f* a ses initiales propres, de même que le plérome dont l'assise externe est indiquée en haut par par la lettre *f*. (D'après SACHS.)

En général, on distingue chez les Dicotylées, trois histogènes : l'extérieur est appelé *dermatogène*, le moyen *périblème*, l'interne *plérome*. On ne sait dire avec certitude si réellement chacun de ces histogènes ne comprend qu'une cellule mère terminale. S'il en était ainsi, la cellule du dermatogène découperait tantôt à droite, tantôt à gauche, des segments qui viendraient s'empiler pour former la couche épidermique unique. Il en serait de même du périblème. Mais, dans ce

dernier cas, les segments issus de ce cloisonnement se multiplieraient par des cloisonnements périclines puis anticlines *(fig. 68, 69, 70)*. Ces recherches présentant de grandes difficultés, on n'a pas, jusqu'à présent, réussi à établir un schéma satisfaisant. Il suffit ici d'avoir établi l'existence de méristèmes définis et d'avoir montré que, dans l'orientation des cloisons, le réseau primitif peut être exprimé par les règles de Sachs.

Individualisation des cellules.

Les cellules qui résultent du cloisonnement d'un filament ou d'une cellule primitive arrondie, ne sont, au début, que les chambres d'un tout cloisonné. Il y a, il est vrai, dans chacune de ces chambres, un noyau individualisé, mais les protoplastes sont, autant qu'on le sait actuellement, réunis par de fines anastomoses auxquelles on a donné le nom de *plasmodesmes*. Ce sont les filets protoplasmiques qui, peut-être, ont été maintenus pendant que s'organisait la membrane. Il y a donc généralement au début union des protoplastes de l'ensemble des cellules. Cela n'est cependant pas absolu, car nous connaissons bon nombre de cellules qui, dès qu'elles sont formées, ont leur protoplasme individualisé *(Spirogyra)*. Pour mettre en évidence ces plasmodesmes, il faut les gonfler par l'acide sulfurique, puis les colorer par des matières colorantes, comme la nigrosine. Dans certains cas, par exemple lorsqu'on peut démontrer l'existence de ces plasmodesmes dans la membrane des laticifères siphonés, mettant en communication le plasma de ces tubes avec celui des cellules voisines, il devient évident que ces anastomoses protoplasmiques ne peuvent qu'être d'origine tardive. On sait, en effet, que ces laticifères, tubes fort longs et non cloisonnés, se sont allongés en pénétrant dans un autre tissu à la façon d'un parasite. Les communications n'ont donc pu s'établir que tardivement. En général, ces plasmodesmes sont localisés en faisceaux qui traversent les ponc-

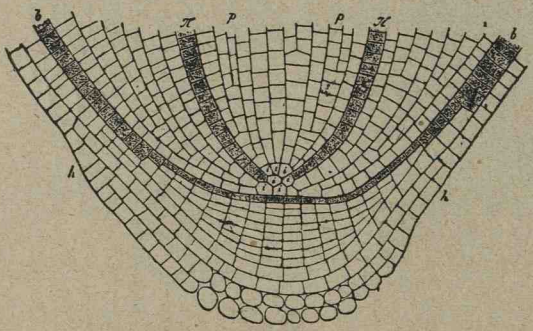


Fig. 70 a. — Schéma du sommet de la racine d'une *Phanérogame dicotylédonée;* l'épiderme ne s'exfolie pas tout entier, l'assise pilifère *b* reste tandis que les assises qui la recouvrent s'exfolient successivement; on voit des initiales *i*, spéciales pour le périblème et le plérome. (D'après REINKE.)

tuations, c'est-à-dire les places amincies de la membrane *(fig. 70 b)*, comme autant de plaques criblées.

La membrane primitive, cloison qui sépare chaque protoplasme est tout d'abord unique. On y a reconnu diverses substances, cellulose, pectose, etc., plus ou moins intimement mélangées. Dans cette jeune membrane, la cellulose est étroitement associée à la pectose, corps inerte, insoluble dans le réactif de Schweizer, qui le transforme à froid en acide pectique. On doit à Mangin une théorie ingénieuse de l'individualisation des cellules. Peu à peu, d'après lui, il se ferait dans le plan moyen de chaque diaphragme cellulosique une ségrégation de matières pectiques unies à la chaux. Il s'établirait ainsi une lame moyenne pectosique séparant des cadres cellulosiques immédiatement adhérents au plasma. Ce serait comme si ces cadres, membranes spéciales des cellules, étaient unis par un ciment interstitiel, le pectate de calcium. Par la dissolution ou la gélification de ce ciment se ferait le décollement des cadres cellulosiques. On peut montrer expérimentalement cette dissolution des lamelles moyennes pectosiques par le procédé suivant: on transforme les pectates insolubles en pectates solubles ou aussi l'on met l'acide pectique en liberté. Ceci a lieu par l'ébullition prolongée ou par l'action successive et à froid d'un acide faible et d'un dissolvant de l'acide pectique: alcalis, sels alcalins (carbonates, phosphates, etc.), sels ammoniacaux à acides organiques (oxalates, citrates). On isole alors facilement les cellules des parenchymes. Il est bien évident qu'ainsi se fait le décollement dans les parenchymes des *Equisetum*, sur la surface des cellules desquels on voit, sous forme de boutons, des résidus de ce ciment. On peut donc s'imaginer que dans la nature cette dissolution ou cette gélification se fait par l'intermède de corps actifs comme des ferments.

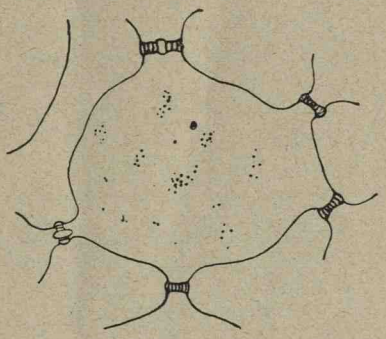


Fig. 70 b. — Plasmodesmes mettant en communication par des plages circonscrites les protoplastes du *Viscum album*.

Dès que le cloisonnement est fait, les cellules grandissent, leur suc vacuolaire augmente et, avec lui, la pression osmotique. Tant que la croissance active de la membrane suit de près l'augmentation du pouvoir osmotique du suc cellulaire, celui-ci est incapable de déformer les cellules, mais dès que la croissance se ralentit, l'afflux d'eau continuant à se produire, la pression osmotique devient assez considérable pour déterminer un état de tension. Si chaque cellule était isolée elle pren-

drait la forme sphérique; c'est à ce moment que le pectate de chaux se gélatinise partiellement aux sommets des cellules encore polyédriques; alors, sous la pression osmotique, les crêtes se décollent au niveau de la lame mitoyenne et les angles des cellules s'arrondissent en déterminant la formation de petits espaces à faces concaves qui représentent les méats intercellulaires. La grandeur des méats dépend de la pression osmotique et de la facilité avec laquelle se produit le décollement des membranes *(fig.72)*.

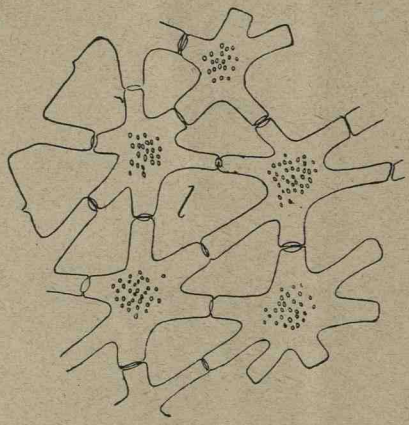


Fig. 71. — Cellules étoilées du *Sparganium*; *l*, lacune.

Ces lacunes, surtout abondantes dans les tissus des plantes aquatiques permettent ainsi la circulation de l'air dans la plante.

On trouve souvent la surface des cadres cellulaires couverte de boutons ou de sculptures en relief de nature pectosique.

Tissus.

L'ensemble des cellules résultant du cloisonnement dans trois directions s'appelle tissu. Ce terme est évidemment impropre puisqu'il ne s'agit pas, en l'espèce, d'un tissu proprement dit mais d'une alvéolation de la masse végétale.

On peut tout d'abord faire une distinction entre les tissus compacts et les tissus lacuneux. Ces derniers peuvent comprendre des méats et des lacunes, les premiers étant le simple produit du décollement des cellules, les seconds résultant d'un décollement suivi de phénomènes de croissance et de cloisonnement. Dans les cas les plus simples, ceux où les cellules sont plus ou moins étoilées, il y a croissance exagérée en certains points, il y a, en d'autres termes, ramification de la cellule par évagination. Chez les *Sparganium*, les cellules en question sont alors comme des cylindres flanqués d'ailes ou de côtes saillantes. Ce sont des lacunes par ramification de cellules *(fig. 71)*.

Mais les lacunes proprement dites résultent de la croissance des cellules bordant le méat, parallèlement à ce dernier, croissance suivie sou-

vent d'un cloisonnement perpendiculaire à la tension, c'est-à-dire à la direction d'allongement *(fig. 72)*.

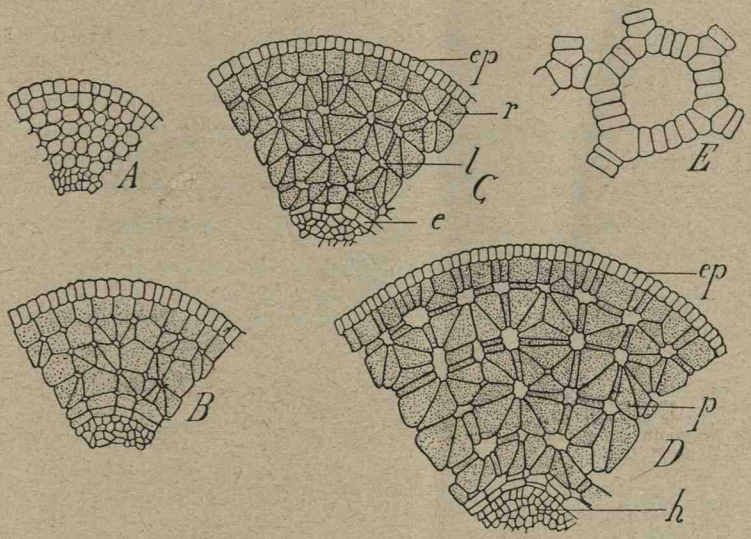


Fig. 72. — Formation des lacunes dans la tige de l'*Hippuris vulgaris*. — *A*, décollement et arrondissement des cellules corticales, on voit déjà le cylindre central défini à ce moment; *B*, il y a eu croissance et les lacunes ne sont plus que des méats quadrangulaires, l'allongement des cellules corticales se faisant, elles se subdivisent perpendiculairement à cette tension (par une paroi diagonale); *C*, la plupart des cellules se sont cloisonnées ainsi, puis plusieurs segments ont découpé des segments parallèlement à l'une des faces; le même phénomène s'accentue; *E*, la segmentation s'étant continuée, la lacune s'est constituée. Durant tout le phénomène le cylindre central est resté distinct; l'endoderme *e* s'est cloisonné (laissé en blanc dans *fig. D*) (*ep*, épiderme; *r*, hypoderme; *p*, cellule corticale).

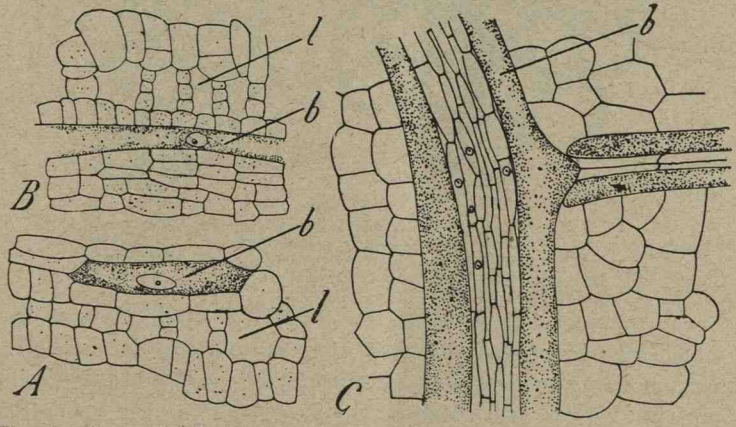


Fig. 73. — *Ouvirandra fenestralis*. — *A*, tissu d'une jeune feuille; *b*, galactocyte jeune à noyau et à contenu granuleux; *l*, lacunes produites par l'écartement et la multiplication des cellules; *B*, galactocyte qui s'est allongé en tube; *C*, plusieurs galactocytes accompagnant les nervures.

Différenciation des cellules.

On peut classifier les éléments cellulaires dans les catégories suivantes :

Biocytes : cellules à parois peu ou pas épaisses, à ponctuations simples, arrondies polyédriques, sinueuses ou ramifiées, vivantes, effectuant les fonctions les plus diverses, respiration, assimilation, métabolisme, chimisme, sécrétion, etc. Leur ensemble constitue le tissu fondamental essentiel, le *parenchyme.* Ces cellules sont généralement séparées les unes des autres par des méats ou des lacunes, mais elles peuvent aussi former des tissus compacts (v. *fig. 70, 72, 73 excl. b).*

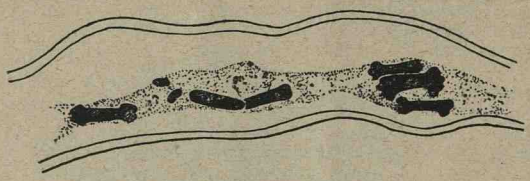


Fig. 74. — Galactocyte d'Euphorbiacée : on n'a représenté qu'un tronçon de cette cellule qui peut atteindre plusieurs mètres de longueur ; le plasma est en gris, les singuliers grains d'amidon en noir.

Parmi les cellules de cette catégorie plus différenciées, il convient de citer les cellules à latex, les *galactocytes* (v. *fig. 73*), les unes courtes

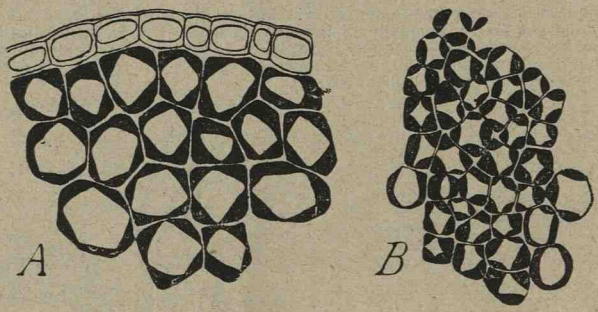


Fig. 75. — *A*, section dans la périphérie de l'écorce du *Mellissa officinalis*, l'épiderme n'est pas teinté, le collenchyme est en noir ; on a laissé en blanc la lamelle moyenne pectosique, en noir la portion cellulosique (collenchyme concave) ; *B*, collenchyme convexe d'un *Althœa*, en blanc la lamelle pectosique.

et uninucléées (Aracées, Aponogétonacées, Fumariacées, Acéracées), les autres plus allongées et tubuleuses, plurinucléées, enfin les tubes siphonés parfois d'une excessive longueur qui croissent presque indéfiniment à partir des tissus embryonnaires en petit nombre où ils se différencient, s'allongeant sans se cloisonner et se ramifiant comme le ferait le filament

endophyte d'un champignon non cloisonné. La paroi de ces laticifères, comme on les appelle, reste rarement mince, elle s'épaissit modérément. Leur protoplasme reste indéfiniment vivant (Euphorbiacées, Asclépiadacées, Apocynacées, Moracées, Artocarpées) *(fig. 74)*.

Le contenu de ces galactocytes, comme celui des vaisseaux laticifères,

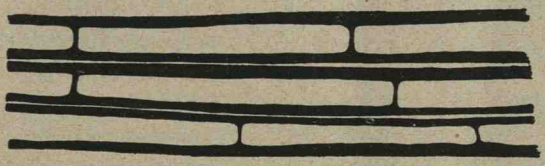


Fig. 76. — Section longitudinale dans le collenchyme figuré en 75 *A* ; les cellules de collenchyme, les collocytes sont allongés.

est excessivement complexe : albumines, amidon, caoutchouc, etc. Dans le latex, le caoutchouc est suspendu en fines gouttelettes (émulsion). C'est un terpène $C_{10}H_{16}$ dérivant de l'isoprène. On y trouve aussi des résines (Guttapercha), des ferments (coagulase, protéase).

Collocytes : cellules à parois inégalement épaissies; épaississements

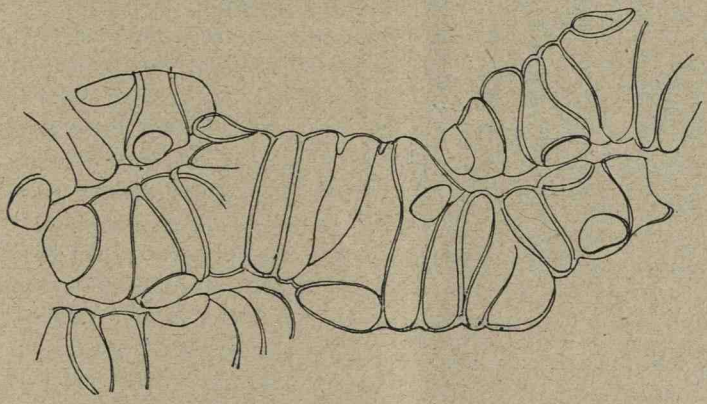


Fig. 77. — Hydrocytes à épaississements spiralés d'une Mousse (*Sphagnum*) ; chaque cellule morte est percée de trous.

surtout localisés aux points de contact des cellules où, par leur réunion, il se forme des colonnettes à trois ou quatre pans selon que le point d'intersection comprend trois ou quatre cellules. Ces pans sont tantôt concaves, tantôt convexes. Les épaississements sont relativement moins cellulosiques et pectosiques. Ces cellules sont vivantes. Elles fonctionnent comme éléments de soutien dans les tissus en voie de croissance.

Ce sont elles qui forment le *stéréome* ou tissu de soutien des jeunes plantes.

Les tissus constitués par ces cellules offrent une grande fermeté, certains collenchymes donnant une résistance de 10 à 15 kil. par cm. de section *(fig. 75)*. Les collocytes sont tantôt presque isodiamétriques, tantôt allongés à la façon des fibres (v. *fig. 76)*.

Hydrocytes ou *hydrocystes :* Ce sont des cellules qui, de bonne heure, se différencient en produisant à la face interne de leur paroi mince des sculptures en anneau, en spirale ou en réseau, ou même seulement des aspérités en forme de boutons, de crochets ou de pointes. C'est le *système trachéal.* Ces cellules sont parfois arrondies, parfois cylindriques, parfois très allongées et fusiformes. De très bonne heure la vitalité de ces cellules disparaît, le plasma est résorbé et il ne reste plus que le squelette cellulaire. Ainsi, dans les feuilles et les tissus périphériques des *Sphagnum* (Mousses) *(fig. 77)*, ces cellules à épaississements spiralés sont en communication, avec l'extérieur, par des trous percés dans la paroi. De cette manière, chaque cellule peut, par capillarité, retenir de l'eau. Dans le parenchyme des Cactées, on trouve de semblables réservoirs (cellules vasiformes des auteurs). La forme spiralée ou réticulée se trouve abondamment représentée dans le parenchyme des feuilles charnues des Orchidées et de beaucoup d'autres plantes; elles forment le manteau *(velum)* de la racine aérienne des Orchidées. (V. *fig. 80.)*

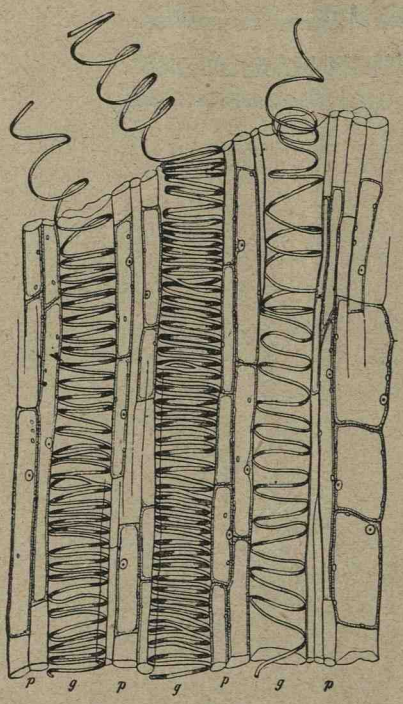


Fig. 78. — Section longitudinale dans un faisceau primaire ; *g*, hydrocytes spiralés ; *p*, biocytes vivants. (D'après FRANK)

Mais le plus souvent ces cellules s'allongent en fuseau. Elles constituent alors ce qu'on appelle communément des *trachées* spiralées, annelées, réticulées. Il est évident que dans tous ces cas l'épaississement en anneau, en spirale ou en réseau, fonctionne comme appa-

reil extenseur protégeant la cellule à paroi mince et dépourvue de turgescence contre la pression exercée sur elle par les cellules osmotiquement actives *(fig. 78 et 79)*.

Ces hydrocytes fonctionnent partout comme réservoirs d'eau. Lorsqu'ils sont allongés ils forment le système aquifère des jeunes organes en voie d'allongement et qui n'ont pas besoin d'un système compliqué pour le transport de l'eau à grande distance.

Ces cellules se remplissent d'eau et se vident facilement, ainsi qu'on peut le voir directement dans les feuilles transparentes de certains *Nepenthes*.

On trouve des cellules de cette catégorie déjà chez les plantes inférieures (Mousses, Hépatiques) ; chez les végétaux supérieurs (Ptéridophytes et Phanérogames) on les rencontre souvent dans les racines, les tiges et les feuilles, associées en cordons primaires qui sont les premières ébauches des nervures nommées souvent faisceaux ligneux primaires. Ils apparaissent surtout là où la croissance et l'allongement sont rapides.

Stéréocytes et sclérocytes : Ce sont encore des cellules qui perdent le plus souvent leur vitalité dès qu'elles sont différenciées. Cependant, chez *Vitis*, *Acer* et *Salix*, par exemple, et dans d'autres plantes, les stéréocytes peuvent conserver leur vitalité

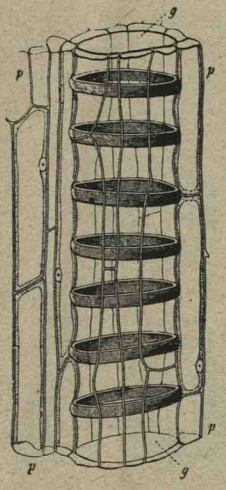


Fig. 79. — Hydrocyte annelé, entouré de cellules vivantes, biocytes *p*.

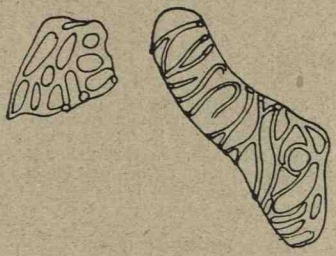


Fig. 80. — Hydrocytes à épaississements réticulés des dernières ramifications sous-épidermiques des faisceaux de la feuille souterraine ; *Lathræa squamaria*.

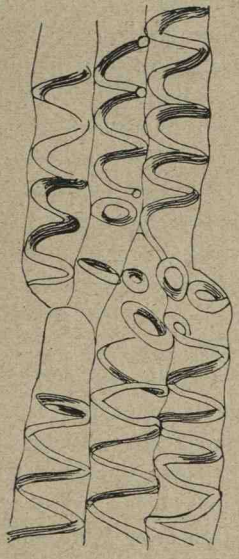


Fig. 81. — Hydrocytes spiralés de l'archidie des *Equisetum*, où ils fonctionnent comme cellules de déhiscence.

assez longtemps, soit dans le liber soit qu'ils appartiennent au bois. Ici, chez *Vitis* même, ils se cloisonnent transversalement et constituent alors une forme de passage vers les biocytes. La paroi des sclérocytes, s'épaississant beaucoup, ne laisse que de petits espaces minces. Ces dépressions dans la paroi épaisse reçoivent le nom de ponctuations. La paroi, devant ces dernières, reste ténue mais imperforée, c'est-à-dire qu'elle n'est traversée pendant son premier âge que par les plasmodesmes (v. p. 159). Lorsque deux ou plusieurs de ces sclérocytes sont contigus, les ponctuations de l'une des parois correspondent à celles de la paroi voisine. De cette manière, il peut s'établir une communication avec les cellules actives pendant le développement de ces sclérocytes *(fig. 82)*.

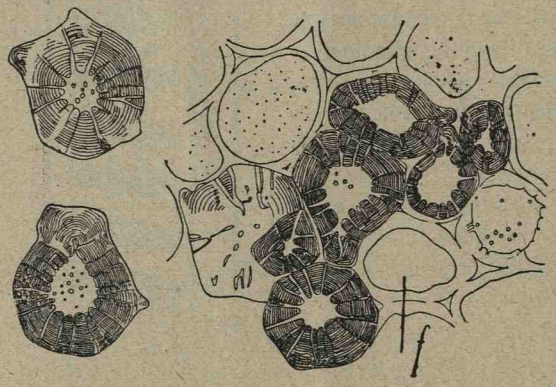


Fig. 82. — Scléréides de la feuille de *Hoya carnosa*.

On peut trouver tous les passages entre des *scléréides*, comme on appelle ces *cellules pierreuses* à ponctuations arrondies, et les *stéréides* ou *fibres*.

Parfois les stéréides dérivent de collocytes corticaux allongés par transformation : ainsi chez plusieurs Gamopétales (Labiées, Acanthacées) ou Dialypétales (Ombellifères).

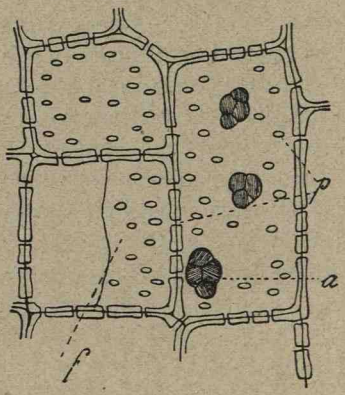


Fig. 82 A. — Cellule du parenchyme ligneux d'un *Dioclea*, dont les parois sont un peu sclérosées; on a représenté à la fois la section des membranes interrompues par des canalicules et la face de ces membranes simplement ponctuées (*p*); *a*, grains d'amidon agrégés.

En effet, les seconds ne diffèrent des premiers que par l'allongement plus accentué qu'accompagne une espèce de torsion marquée par l'orientation oblique de leurs micelles. Les ponctuations y deviennent allongées, elliptiques, ou en forme de fente oblique. La ténacité de la cellulose

augmente également; la réaction typique de la cellulose au chlorure de zinc iodé est souvent plus lente à venir *(fig. 84-87)*.

Lorsque ces stéréides sont très allongées (elles atteignent parfois : *Linum* 4 — 66, *Cannabis* 5 — 55, *Bœhmeria* 60 — 250 mm., *Corchorus* 1,5 — 5 cm. (Jute), *Tilia* 1,25 — 5 cm., *Stipa tenacissima* (alfa) 0,5 — 3,5 cm., *Agave* (vulg. Aloe), elles unissent à la flexibilité une grande résistance à la rupture *(Phormium tenax*, lin de la Nouvelle-Zélande, 15 à 20 kgr. par mm² de section) qui atteint celle du fer forgé et n'est guère inférieure à celle d'un fil d'acier de même section. Ces fibres ont sur l'acier l'avantage d'une plus grande extensibilité. Ce sont ces propriétés et la longueur de ces éléments qui expliquent leur utilisation comme fibres textiles.

Isolées ou en petits groupes comme dans le parenchyme des poires ou la pulpe des baies de *Juniperus*, les *scléréides* sont agrégées et unies dans les tissus osseux comme la coque des noix, le noyau des drupes, les écorces (péridermes scléreux). On les nomme alors cellules pierreuses.

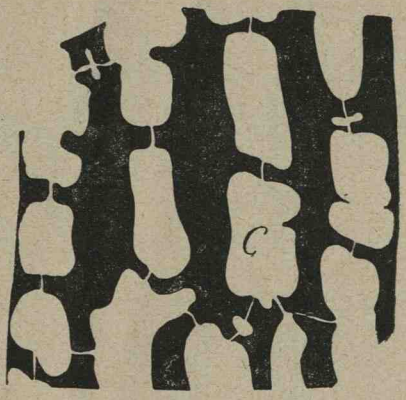


Fig. 83. — Cellules à parois épaisses cornées de l'albumen du Dattier; *C*, paroi, on a laissé en noir le lumen des cellules; on voit chaque cellule communiquant avec les voisines par des portions amincies; c'est un tissu à la fois de soutien et de réserve (v. Germination).

Quant aux fibres, on les rencontre dans tous les tissus, de l'épiderme au centre du végétal; elles constituent des cordons, des bandes, des anneaux, etc., groupés d'une telle manière qu'elles contribuent, à elles seules ou associées de manières diverses aux parenchymes turgescents ou aux cellules solides du bois à donner aux organes à la fois une grande stabilité, une résistance souvent énorme à la traction en même temps qu'une remarquable flexibilité.

Quant à leur forme, elle est très variable : arrondie, polyédrique, ellipsoïde, mais le plus souvent fusiforme et allongée. Il en est de ramifiées comme celles des pétales des *Magnolia*, du parenchyme foliaire des *Camellia*, des *Olea*, des *Moutabea*, etc.

Hadrocytes : Ce sont des cellules dont la paroi s'épaissit en laissant des *ponctuations* dites *aréolées*. Le contenu disparaît de bonne heure au fur et à mesure que s'organisent les sculptures des parois. On pourrait, au premier abord, confondre ces hadrocytes avec les sclérocytes, mais chez ceux-là la ponctuation est plus compliquée. Lorsque la ponctuation

aréolée est arrondie elle se présente de face comme dessinée par deux contours; l'intérieur est plus net, le second forme autour du premier une auréole. C'est que l'amincissement qui est circonscrit par ces contours n'est pas en puits cylindrique mais en entonnoir renversé. Par l'orifice central on pénètre dans une chambre, espèce de cavité en forme de voûte, dont le plancher est la lamelle moyenne qui sépare les deux

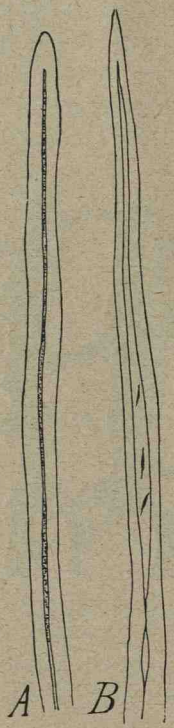


Fig. 84. — Extrémités de deux stéréocytes (fibres).
A. Phormium.
B. Corchorus.

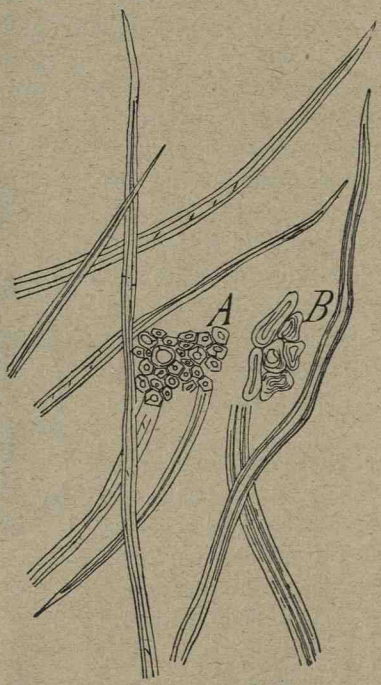


Fig. 85. — *A.* Section transversale des stéréocytes groupés en cordons de l'*Agave*. On voit la section se prolonger dans les fibres à ponctuation en forme de fentes. *B* St. de l'*Urtica dioica*.

ponctuations correspondantes de chaque cellule et le sommet une fenêtre circulaire donnant accès dans le lumen de la cellule. De telle sorte qu'en section transversale la paroi a l'apparence indiquée dans la *fig. 90 c* et de face, celle donnée par la *fig. 91*. Si la section passe par une double paroi entre deux hadrocytes contigus, cette structure se répétant des deux côtés, on a l'image donnée par la *fig. 90, A, C*.

Entre les deux ponctuations correspondantes, la lamelle très mince s'épaissit parfois au centre en un corps lenticulaire, le *torus*. Ce corps

lenticulaire est ordinairement subérifié (v. p. 182), le reste du diaphragme reste cellulosique. Souvent, cependant, cette fine membrane présente le caractère d'une membrane pectosique.

Ces ponctuations fonctionnent comme soupapes. La membrane de fond étant mince et, par conséquent, mobile, sous l'influence d'une pression unilatérale sera poussée vers l'un des orifices et viendra placer son torus subérifié devant l'ouverture. Il y aura donc ainsi obturation.



Fig. 86 — Fibres ligneuses du bois du *Daphne Gnidium* réunies en un système de soutien; on n'a pu en dessiner qu'une partie; on voit les ponctuations en forme de fente de face, et au travers de la paroi, de profil.



Fig. 87. — Stéréocytes ramifiés de la pulpe des fruits du *Juniperus oxycedrus.*

On trouve des hadrocytes dans tous les tissus; mais en général ces cellules sont disposées en un système physiologique, le *hadrome*, le système conducteur pour l'eau.

L'analogie de cette catégorie avec celle formée par les sclérocytes se montre par la variation des ponctuations. Arrondies, elliptiques, allongées, elles présentent cependant toutes cette particularité d'être aréolées.

On appelle les cellules allongées, ainsi ponctuées, *trachéides;* elles constituent à elles seules presque toute la masse ligneuse des Conifères. Les membranes de ces cellules sont ordinairement incrustées ou imprégnées de substances diverses qui y sont à l'état de teinture adsorbée (v. p. 181) ou de combinaisons éthérées avec les celluloses : xylanes, pentosanes, ou gomme du bois (jusqu'au 25 %); on y rencontre, en

outre, un corps de nature aromatique qu'on a pris tout d'abord pour de la coniférine, mais qui en paraît distinct et qu'on peut extraire par le chlorure stanneux; ce corps, nommé *hadromal*, donne avec la phloroglucine-acide chlorhydrique une coloration rouge cerise que certains auteurs ont attribuée à la présence de pentosanes qui fournissent aussi la réaction colorée du furfurol. Les membranes caractérisées par cette belle réaction sont dites *lignifiées;* il faut remarquer ici que d'autres catégories de cellules peuvent lignifier leurs membranes (hydrocytes, sclérocytes, stéréocytes). Cette expression n'a donc pas en botanique la signification populaire de « durci » ou de « ligneux », mais exprime seulement la nature de l'incrustation par opposition à subérifié, cutinisé, minéralisé, etc.

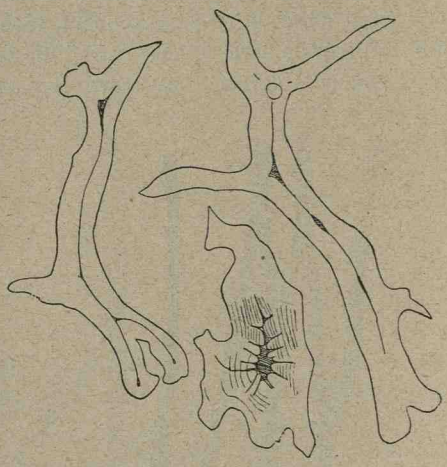


Fig. 88. — Stéréocytes ramifiés du parenchyme foliaire de *Moutabea sp.*

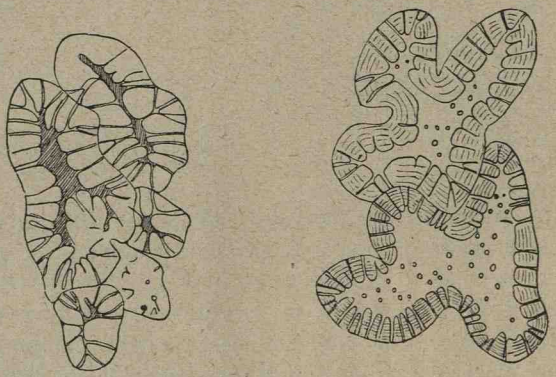


Fig. 89. — Cellules pierreuses (scléréides) du tissu osseux de la noix.

Vaisseaux, canaux ou tubes.

Les vaisseaux sont des canaux résultant de la fusion ou de la communication plus ou moins libre des cellules. Cette fusion ou communi-

cation se fait tantôt par destruction de la paroi qui sépare deux cellules superposées, tantôt par la perforation des amincissements constitués par les ponctuations. Dans ce dernier cas, les ponctuations qui seront perforées sont souvent différentes ou plus grandes que celles qui resteront imperforées. Dans d'autres cas, il ne se forme des ponctuations que sur les plages qui seront finalement perforées. On ne saurait donc considérer l'établissement de ces trouées comme le résultat d'un simple accident. Les vaisseaux se forment en fonction de la différenciation des autres tissus, ainsi que cela paraîtra évident dans la suite.

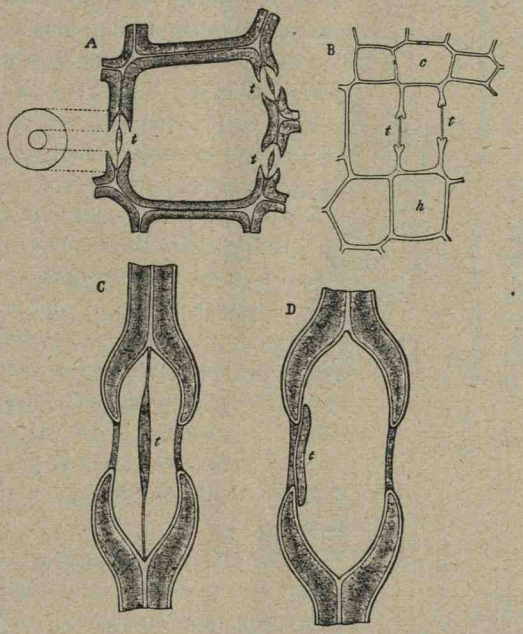


Fig 90 — Pinus sp., A, section transversale dans les hadrocytes ; la lamelle moyenne non lignifiée est incolore, la paroi lignifiée est en gris; t, ponctuations aréolées avec torus; on a représenté en projection la face d'une de ces ponctuations à double contour, le cercle externe correspond au fond de la ponctuation, le cercle interne à l'orifice ; C, ponctuation coupée transversalement avec torus équilibré ; D, le torus a été appliqué contre l'un des orifices.
(D'après Russow et Frank.)

Vaisseaux ligneux.

On appelle ainsi des canaux issus de la fusion d'hadrocytes (trachéides) superposés. Ces éléments étant plus ou moins fusiformes, les parois obliques qui les terminent se perforent et établissent ainsi une communication entre les articles du vaisseau. Lorsque cette paroi oblique terminale a des ponctuations aréolées disposées en échelle (scalariforme), la communication s'établit par une série de fentes *(fig. 92)*.

Lorsque cette paroi est couverte de grosses ponctuations aréolées arrondies *(Ephedra helvetica) (fig. 93)*, la paroi est perforée par plusieurs gros trous circulaires; quelquefois on remarque que la ponctuation n'a pas résorbé complètement la membrane mince. Il est à remarquer alors que les ponctuations dont la membrane de fond disparaît plus tard sont, dès le début, plus largement ouvertes que celles qui sont sur

les côtés des trachéides. Chez l'*Epacris heteronema*, la communication s'établit par de nombreuses fentes; dans les Fougères, les communications sont en échelle.

Lorsque enfin il se forme un seul trou, la ponctuation primitive est large et occupe au moins les deux tiers de la paroi. Ainsi, les bords de la ponctuation étant conservés, on voit nettement en section longitudinale la double fourche bien caractéristique pour les ponctuations aréolées opposées *(fig. 96* et v. aussi *fig. 97)*

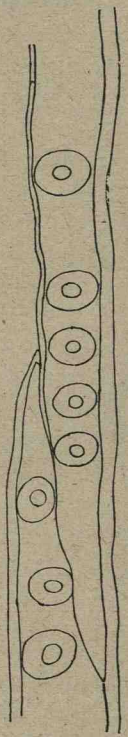


Fig. 91. — Hadrocyte (trachéide du bois de Conifère : deux extrémités de trachéides chevauchent ; on voit les ponctuations aréolées, de face.

Par ce procédé peuvent communiquer des files de cellules très allongées. Les vaisseaux du *Ficus elastica* atteignent ainsi 30 à 60 cm. de longueur.

On trouve les plus gros et les plus longs vaisseaux dans les tiges des lianes. Leur diamètre atteint chez des *Mucuna* et des *Stigmaphyllum* 0,5 à 0,6 mm.; quant à leur longueur elle peut varier de 10 cm. à plusieurs mètres et même atteindre la longueur de la tige entière.

Il faut, dès maintenant, remarquer que les ponctuations sur des éléments cellulaires quelconques et, en particulier, sur les parois des vaisseaux, ne sont pas uniformément distribuées, mais que le même élément trachéidal peut être dépourvu de ponctuations sur l'une ou l'autre de ses faces.

Chez plusieurs plantes qui n'ont que des vaisseaux et pas de trachéides, les extrémités des articles des vaisseaux sont souvent atténuées de manière à augmenter la surface de contact par laquelle, au moyen de perforations plus nombreuses ou de larges ponctuations, la communication s'établit *(Albizzia, Ficus)*.

Sur beaucoup de trachéides et sur la paroi interne de beaucoup de vaisseaux ligneux, on observe la production d'épaississements tertiaires spiralés circulant le long de la paroi épaissie qui sépare les ponctuations ordonnées en spirales *(Tilia)*. Parfois on trouve ces spires tertiaires d'épaississement, qui ne sont pas déroulables comme celles des trachées, géminées *(Cytisus)*, c'est-à-dire disposées deux par deux *(fig. 95, 96)*.

Vaisseaux ou tubes criblés.

Ceux-ci ont pour particularité de conserver leur plasma, mais de perdre le plus souvent, leur noyau de bonne heure, de telle sorte que

chaque article de ces vaisseaux est encore une cellule vivante, mais qui est incapable de se diviser. Les communications qui s'établissent entre les articles superposés sont des trous assez petits, groupés régulièrement en une *plage* dite *criblée* ou grillagée. Cette portion de la paroi est de nature différente, car elle ne se colore pas ou se colore très faiblement par le rouge Congo, tandis qu'elle absorbe bien le rouge d'aniline. On voit au bout d'une certain temps des points épars sur ces plages gonfler, puis se perforer en produisant un fin canal central ou se dissoudre complètement. Les perforations sont, chez beaucoup de Dicotylédones, d'une extrême petitesse, à tel point qu'on peut se demander si les plaques sont réellement perforées. Grâce aux perforations de ces plaques criblées, les sacs protoplasmiques de tous les articles sont en communication et forment un système continu. Il est facile, dans le *Cucurbita Pepo*, de s'en convaincre par plasmolyse des cellules (v. *fig. 98*).

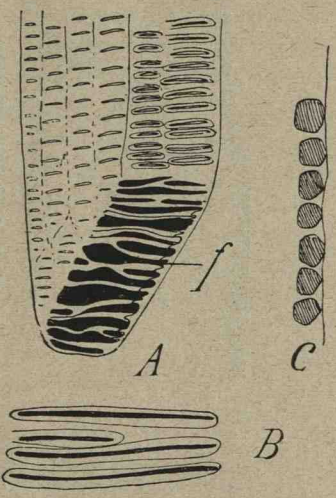


Fig. 92. — Hadrocyte des cordons conducteurs d'une Fougère. *A.*, extrémité d'un hadrocyte-vaisseau, la paroi présente des ponctuations aréolées (à double contour), allongées transversalement; *B.*, quelques images de ces ponctuations : l'orifice est marqué en noir ; *C.*, section longitudinale dans une paroi qui montre de profil les ponctuations figurées en *B*. En *f* on voit les trous nombreux par lesquels deux hadrocytes communiquent librement (vaisseau).

Chez les Conifères, les tubes criblés sont de longues cellules prismatiques appointies aux extrémités; les faces obliques par lesquelles les articles sont adhérents, sont couvertes de cribles; sur les parois longitudinales, on voit un nombre relativement moindre de petites plaques criblées, placées sur les parois radiales, par lesquelles peuvent communiquer les uns avec les autres les tubes criblés contigus; ces tubes sont également en communication avec des cellules vivantes (rayons médullaires) qui sont disposées en files radiales et servent d'intermédiaire entre le tube criblé et le reste des biocytes.

Ces tubes sont entiers chez les Cryptogames vasculaires et les Conifères, mais chez les Phanérogames Angiospermes on les trouve accompagnés de cellules vivantes, allongées comme les articles et typiquement nucléées. Ce sont les *cellules compagnes*, lesquelles communiquent avec les tubes criblés par de petites plages criblées, semblables à celles des parois transversales.

Ces cellules compagnes sont des cellules sœurs des articles du tube

criblé qui, au début, se divisait inégalement. Ces cellules vivantes ont un protoplasme dense; on n'y remarque point de vacuole centrale comme

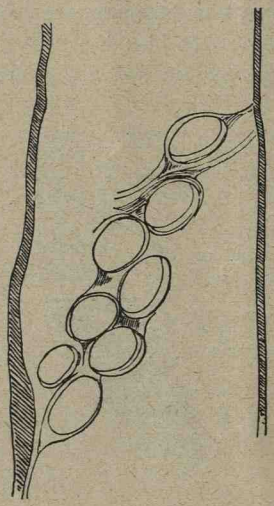


Fig. 93. — ***Ephedra helvetica***, paroi oblique perforée de plusieurs trous qui établissent la communication entre deux articles du vaisseau (vue de face).

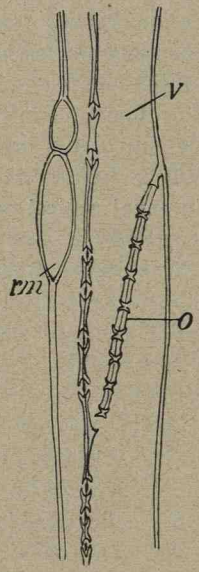


Fig. 94. — Section longitudinale dans le bois d'*Ephedra*. *V*, vaisseau, *rm*, rayon médullaire, *O*, l'un des orifices (figurés de face dans la *fig. 93*).

dans le tube criblé, en d'autres termes, elles ont les caractères de cellules embryonnaires.

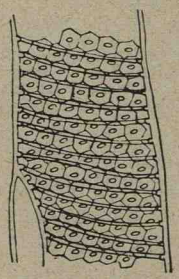


Fig. 95. — Portion d'un hadrocyte de ***Tilia*** dont on voit la paroi sur laquelle les ponctuations aréolées sont devenues polyédriques et sont séparées par une spire tertiaire d'épaississement.

Elles ne constituent pas un système continu dans le sens longitudinal, car elles sont loin d'être superposées; ainsi dans le *Vitis*, où elles ne sont pas isolées mais disposées plusieurs autour de chaque tube dont elles sont un segment découpé de bonne heure. Comme elles ne se succèdent pas en direction longitudinale, on ne peut les considérer comme effectuant une fonction de conduction dans ce sens; elles semblent donc bien appartenir en propre à chaque article. A tort ou à raison, on leur assigne le rôle d'intermédiaire entre le tube criblé et les parenchymes avoisinants. On peut aussi supposer que ce sont des cellules productrices d'enzymes et qui, par conséquent, règlent l'état chimique et physique des réserves des tubes criblés.

On attribue, sans doute avec raison, aux tubes criblés une fonction de conduction des substances élaborées par les synthèses qui se passent dans les cellules actives (v. p. 76).

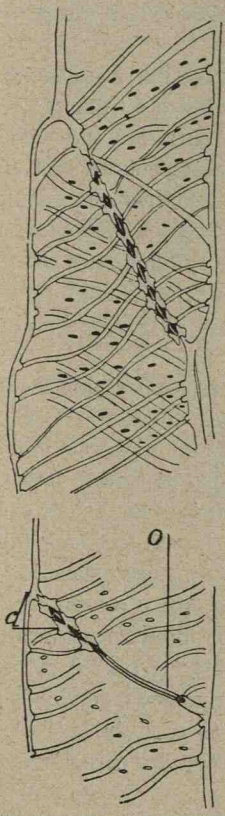


Fig. 96. — Point de jonction entre deux hadrocytes de *Tilia* ; on a représenté les spires d'épaississement tertiaire dont on voit l'origine sur les épaississements de la paroi oblique qui présente une série de ponctuations aréolées (fermées) de deux artic les trachéides de *Tilia* ; *B*, *O*, perforation de la paroi transversale ; *d*, deux ponctuations aréolées avec spirales d'épaississement tertiaire.

Les tubes criblés ne restent pas indéfiniment actifs ; lorsqu'ils sont provisoirement mis hors d'usage, on voit leur plaque criblée recouverte par un double cal. Celui-ci est tout d'abord une revêtement des perforations ; le dépôt formé rétrécit l'orifice, au travers duquel ne passe plus qu'un mince filet de plasma ; puis ces bouchons débordant, ils arrivent, par leur confluence, à recouvrir la plaque tout entière ; alors sa surface est comme couverte par des polygones marqués au milieu d'un trou très étroit. Le cal est formé d'une substance appelée *callose*, et qui présente les propriété suivantes : insolubilité dans le réactif de Schweizer, pas de réaction avec le chlorure de zinc iodé, solubilité dans la soude caustique à 1 % et l'acide sulfurique à froid, non colorable par les réactifs des substances pectiques, mais colorabilité par le

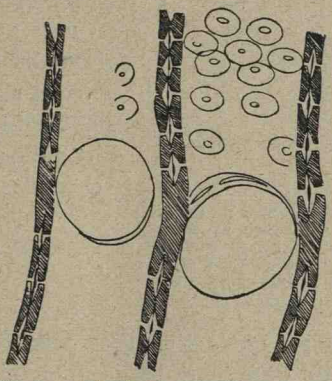


Fig. 97. — Section longitudinale dans le bois du *Daphne Gnidium* ; on voit les parois à ponctuations aréolées de profil et de face. On a aussi représenté les trous par lesquels communiquent les articles des vaisseaux.

bleu d'aniline, la coralline iodée, etc. Ces cals sont parfois redissous ; ainsi, au printemps, après avoir, durant l'hiver, interrompu la marche de la sève élaborée, on les voit disparaître et rétablir les communications (*Vitis*).

Chez certaines Monocotylédones, dans les rhizomes, ce jeu de fermeture et d'ouverture se répète chaque année, tandis que dans beaucoup de plantes Dicotylées les anciens tubes criblés, même ceux qui ont perdu leurs cals, cessent d'être actifs.

Les tubes criblés, si hautement organisés, ne sont point l'apanage des plantes supérieures, on en trouve chez les Algues brunes du groupe des Laminariées. Il est intéressant de constater que chez ces puissantes plantes marines, où ces éléments se sont différenciés et qui n'ont certainement aucune affinité avec les plantes supérieures, la complexité des appareils morphologiques est accompagnée d'une différenciation anatomique correspondante comme si l'un était fonction de l'autre.

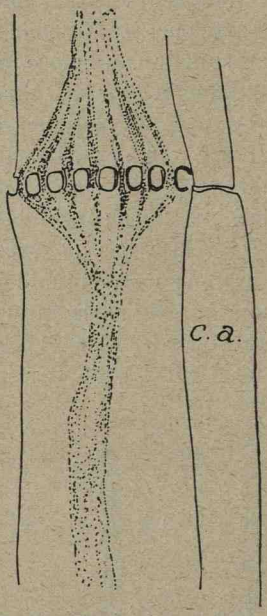


Fig. 98. — Tube criblé du *Cucurbita Pepo*; on voit le sac protoplasmique contracté communiquant par les plaques perforées; *c. a.* cellule compagne.

Le contenu des tubes criblés paraît correspondre à une fausse solution de corps protéiques; cette fausse solution est liquide et peu visqueuse dans le tube intact, mais à l'air ou sous l'influence des réactifs elle coagule très facilement. Il y a toujours tout autour un revêtement protoplasmique. Aussi longtemps que le noyau est conservé, on peut y constater des mouvements protoplasmiques. La vitalité de ces tubes est, en outre, démontrée par la présence de plastides amylogènes, capables de produire de l'amidon qui, parfois, manifeste les caractères de l'amylodextrine.

Vaisseaux laticifères.

Ceux-ci résultent également de la disparition des parois de séparation entre les articles des cellules laticifères. Ces cellules étant, chez beaucoup de plantes, très irrégulièrement disposées, les canaux ou tubes laticifères peuvent se ramifier et s'anastomoser, de façon à constituer un réseau compliqué.

Ces laticifères qu'il ne faut pas confondre avec les laticifères du type galactocyte siphoné sont donc des cellules ou des complexes vivants; leur plasma entoure un liquide émulsion qui contient des albumines, des sucres, souvent de l'amidon, des gommes, des résines, des alcaloïdes (comme dans le latex des Papavéracées : morphine, codéine, thébaïne, papavérine, narcotine, etc., des caoutchoucs, substances qui sont des

hydrocarbures, etc.). Ils sont ordinairement riches en ferments. Comme ces tubes sont en relation avec les tissus en croissance et en particulier avec les méristèmes on comprend qu'ils puissent être remplis de déchets de toute espèce.

On trouve de semblables canaux dans les familles suivantes : Papavéracées, Papayacées, Convolvulacées, Sapotacées, Campanulacées, Composées, Musacées, Aroïdées ; chez quelques plantes on a montré que, avec l'âge, le plasma et les noyaux disparaissaient. On n'a donc plus, en fin de compte, qu'un canal sécréteur; ce type de lactifère est ainsi intermédiaire entre la catégorie des vaisseaux criblés et les canaux ou poches sécrétrices.

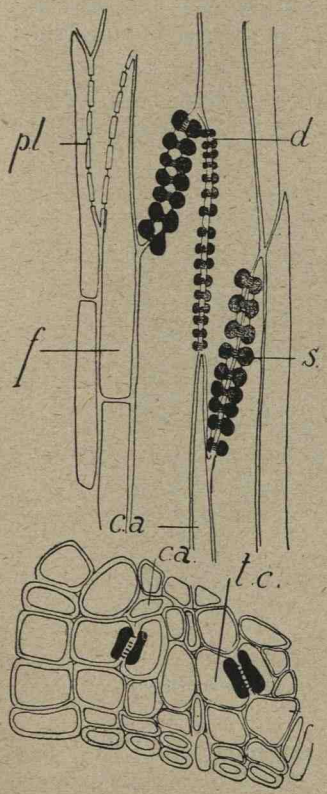


Fig. 99. — Section longitudinale dans le tissu criblé du *Spinovitis* sp, en haut *d*, série de perforations recouvertes par des cals ; *s*, plaques criblées superposées recouvertes chacune par un cal ; *c. a*, cellule compagne ; en bas, section transversale ; *t. c*, tube criblé avec plaque recouverte par un cal ; *c. a.* cellule annexe.

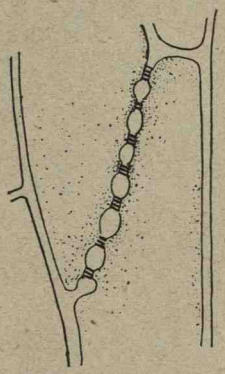


Fig. 99A — Section faite au niveau d'une plaque criblée de *Spinovitis*; on a représenté en pointillé le contenu ; on voit les perforations indiquées par des canalicules qui sont munis de cals dans le tube représenté dans la fig. 99.

Cellules et poches ou canaux sécréteurs ou excréteurs.

Parmi les sécrétions il faut établir une classification rationnelle :

A. Inorganiques.

B. Organiques.

Les sécrétions inorganiques principales sont :

1° le carbonate de calcium;

2° l'oxalate de calcium;

3° la silice.

La surface des membranes végétales est souvent incrustée de carbonate de calcium : ainsi la membrane des plasmodiocarpes ou faux fruits des Myxomycètes.

Chez les Characées, ce dépôt de carbonate de calcium est très abondant, de même chez certaines algues Siphonées. On avait cru qu'il ne

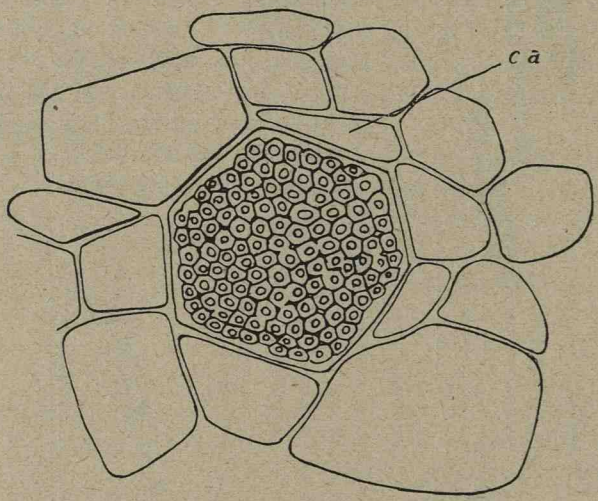


Fig. 100. — Plaque criblée du *Cucurbita Pepo*; *c a*, cellule compagne.

s'agissait, dans ce cas, que de dépôts de calcium provenant de la décomposition du bicarbonate de calcium dissous dans l'eau. Il paraît qu'au moins dans certaines plantes, le carbonate de calcium est bien une excrétion. Ces dépôts deviennent importants dans les Siphonées; certaines couches géologiques (éocène des environs de Paris) sont en grande partie formées de débris appartenant à ce groupe d'Algues. Chez les *Lithothamnium*, Algues rouges des mers, ces dépôts sont tout aussi importants; ils forment ce qu'on appelle les coraux végétaux.

Beaucoup de tufs lacustres (brèches) doivent aussi leur origine à ces concrétions minérales dues à l'action d'algues comme les *Gongrosira*, les *Oocardium*, les Rivulariées, etc.

Mais les plus intéressants des dépôts de carbonate de calcium sont ceux qui sont connus sous le nom de *cystolithes*. Les cellules à cystolithes produisent en des points définis des boutons cellulosiques dont les cou-

ches externes plus ou moins gélifiées s'incrustent de carbonate de calcium. Finalement, ce dernier cristallise à la surface de ces expansions et constitue des glandes cristallines très caractéristiques. Ces cystolithes sont typiques pour certaines familles : Acanthacées, Moracées, Urticacées, etc. On rencontre aussi le carbonate de calcium déposé dans la membrane moyenne de beaucoup de tissus lignifiés ou des fibres (fruits du *Lithospermum*).

L'oxalate de calcium paraît être un produit accessoire des synthèses. On le voit surtout abonder là où il y a une grande activité chimique. Il

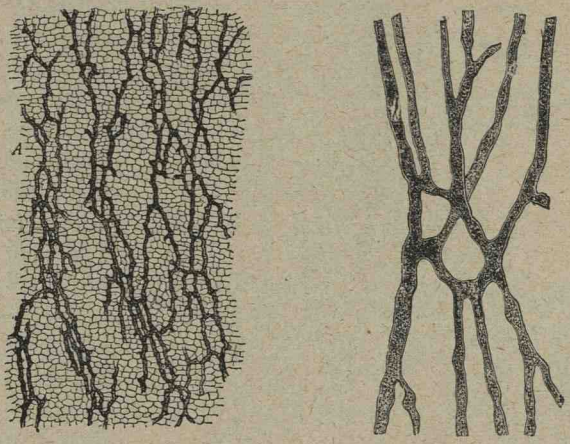


Fig. 101. — Réseau des vaisseaux laticifères dans la racine du *Scorsonera hispanica* (d'après Sachs). — *B.* Vaisseau laticifère isolé du *Papaver somniferum* (d'après Vogl).

apparaît sous des formes cristallines, tantôt dans l'épaisseur des membranes, tantôt dans le suc cellulaire.

Il revêt alors les formes suivantes :

1° Cristaux isolés rhomboédriques *(fig. 104, E.)*.

2° Styloïdes ou cristaux prismatiques du système monoclinique ou des formes maclées qui rappellent les macles du gypse *(fig. 104, E, F)*.

3° Cristaux octaédriques du système tétragonal (quadratique) qui sont ordinairement petits *(fig. 104)*.

4° Des oursins composés de cristaux quadratiques ou clinorhombiques *(fig. 104-105)*.

5° Des sphérites à structure sphérocristalline.

6° Raphides *(fig. 106-108)*.

7° Poudre cristalline, sable tétraédrique.

Parfois ces différentes formes se trouvent dans une même plante.

La distribution de ces diverses formes est souvent caractéristique pour une espèce et peut servir à la reconnaître dans une poudre végétale, si on combine cette observation avec d'autres. Ainsi chez certaines plantes *(Atropa Belladona)* on voit s'accumuler l'oxalate sous forme d'une poudre cristalline (points brillants de certaines feuilles).

Souvent, il est en macles étoilées auxquelles on a donné le nom d'oursins. Ces derniers ont un centre organique. Les cellules dans lesquelles apparaissent ces oursins perdent de bonne heure leur noyau; finalement le plasma est résorbé et la macle cristalline est localisée dans une cellule morte dont la paroi interne est souvent ou subérifiée ou cutinisée (v. cutinisation).

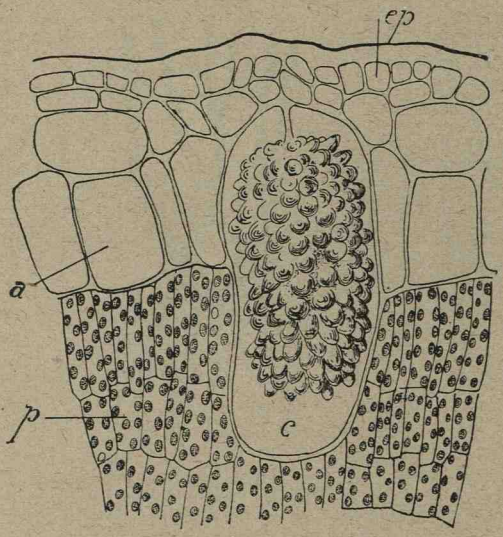


Fig. 102. — Section transversale dans la feuille du *Ficus elastica*; *ep*, épiderme; *a*, hypoderme aquifère; *c*, cellule à cystolithe; *p*, parenchyme palissadique.

On appelle *raphides* des cristaux d'oxalate de calcium en aiguilles, groupées en faisceau; de là le nom *(fig. 106-108)*. Ces raphides naissent dans une vacuole du plasma. Pendant qu'elles grossissent, le noyau de ces cellules se désorganise, le protoplasma subit une modification mucilagineuse, si bien qu'en fin de compte ces aiguilles sont logées dans une gelée uniforme. On a voulu voir dans ces faisceaux d'aiguilles un appareil protecteur contre les herbivores et, de fait, à la mastication, l'enveloppe mucilagineuse qui entoure ces faisceaux d'aiguilles se gonflant se décharge avec violence à la manière d'une bombe qui explode et projette les raphides, qui pénètrent dans la langue en causant une brûlure persistante.

Corps siliceux. — Souvent il se fait, dans les membranes, un dépôt de silice; le sommet des poils d'*Urtica* [ortie] (v. *poils*) est imprégné de silice tandis que la base en est calcifiée; de même sont silicifiés les poils adultes de *Loasa*, de *Morus* et de *Broussonetia*. Parfois dans de petites cellules se font des dépôts de silice sous forme de corps concrets (Orchidées, Podostémacées, etc.). Chez beaucoup d'Aristoloches il se forme,

dans la membrane, des corps siliceux assez gros pour être vus à la loupe; il en est de même du *Loranthus europœus* et de plusieurs Olacinées où la silice imprègne tantôt une partie de la membrane, tantôt comme chez d'autres remplit toute la cellule.

Excrétions sur les membranes. — On appelle *cutine* une excrétion qui se localise souvent à la périphérie des membranes, qu'elle recouvre parfois comme d'un vernis. Cette substance, de nature chimique encore

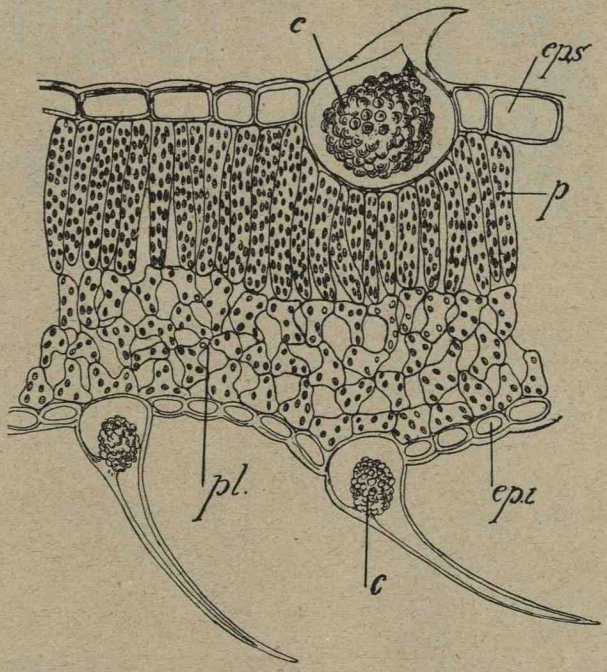


Fig. 103. — Section transversale dans la feuille du *Cannabis saliva*; *eps*, épiderme superieur; *c*, cystolithe; *p*, parenchyme palissadique à grains de chlorophylle; *pl*, parenchyme lacuneux; *epi*, épiderme inférieur.

inconnue, résiste parfois fortement à l'action des acides, mais elle est ordinairement dissoute par la potasse bouillante. Elle donne avec la chrysoïdine une teinte jaune dorée alors que la subérine, avec laquelle elle a été souvent confondue, reste incolore par ce réactif. Elle incruste parfois la paroi dans toute son épaisseur, mais le plus souvent la cutine se dépose à la surface des membranes, où elle forme une pellicule plus ou moins épaisse, la *cuticule*. On a remarqué que cette excrétion se fait ordinairement à la surface des cellules qui aboutissent vers l'extérieur de la plante, c'est-à-dire vers l'atmosphère externe, ou qui bordent les lacunes *(Nymphœa)*. Le cas intéressant des cellules à oursins d'oxalate

de calcium dont la paroi interne est cutinisée a été mentionné plus haut. Cet enduit est très imperméable à l'eau. C'est, par conséquent, une substance isolante. Les expériences ont montré que la présence de cette substance abaisse beaucoup l'évaporation. On ne s'étonnera donc point

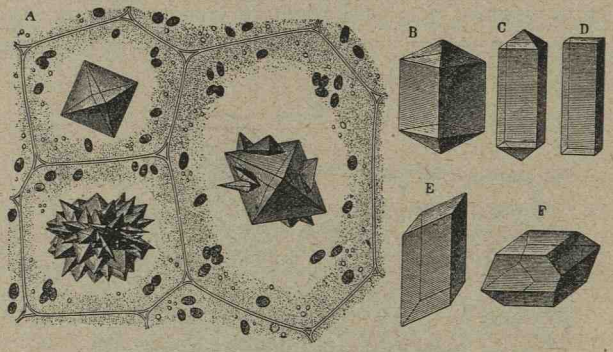


Fig. 104. — Oxalate de calcium. (D'après FRANK.)

de trouver plus tard que les plantes qui résistent le mieux à la sécheresse sont celles qui sont garnies à leur périphérie d'une épaisse pellicule de cuticule. Lorsque cette cutine est continue, elle forme souvent une peau

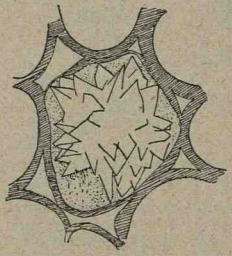


Fig. 105. — Cellule du pétiole de *Hoya carnosa* contenant un oursin d'oxalate de calcium.

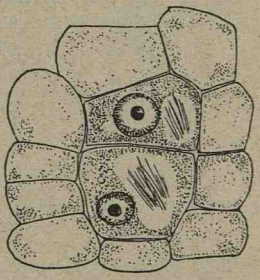


Fig. 106. — *Ornithogalum umbellatum*, cellules dans les vacuoles desquelles on voit apparaître les raphides; le noyau n'est pas encore modifié.

qui, s'étant moulée sur la périphérie du végétal, en répète tous les détails. On peut parfois facilement enlever la cuticule de l'épiderme.

Les membranes dites *subérifiées* sont imprégnées d'une excrétion constituée principalement par des acides gras et des dérivés aromatiques.

Les *cires* sont aussi des excrétions qui s'ajoutent souvent à la cuticule, à la surface de laquelle elles viennent en granulations menues constituer ces graisses qui donnent aux organes verts les teintes glauques, aux fruits colorés (prunes, genévriers) la teinte bleuâtre bien connue. On

peut facilement enlever ces cires en lavant les épidermes à l'éther. La cire peut aussi se déposer en forme de bâtonnets *(Saccharum officinarum)*, de croûtes *(Copernicia*, cire végétale), de peaux (diverses feuilles de Palmiers).

Il est évident que cette substance diminue également l'évaporation.

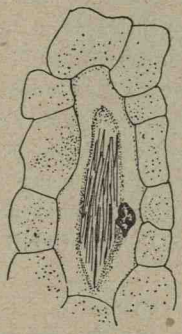


Fig. 107. — Cellule du jeune tubercule d'Orchidée dans laquelle on voit les raphides entourées par une enveloppe mucilagineuse; le noyau est déformé.

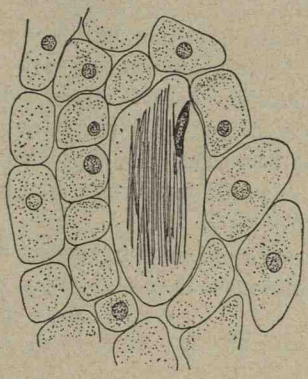


Fig. 108. — Comme *107*, mais plus avancé.

Essences et résines.

On ne sait pas encore exactement comment se forment les essences, les baumes et les résines. Ce sont des hydrocarbures simples ou oxydés

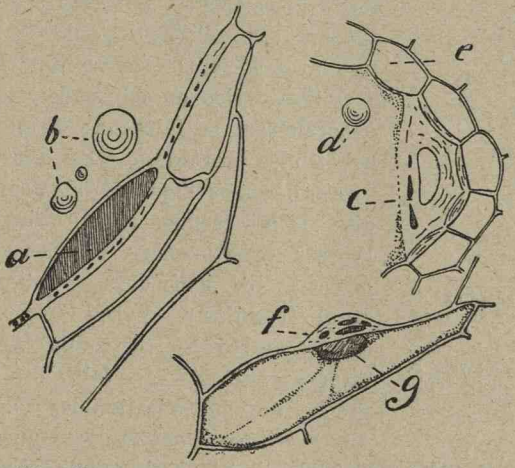


Fig. 109. — *Myoporum.* *a*, poche sécrétrice dans l'épaisseur de la membrane; *b*, sécrétion; *c*, paroi gélifiée dans laquelle apparaît la sécrétion ; *d*, sécrétion ; *f*, épaississement de la paroi avec sécrétion dans l'intérieur ; *g*, noyau de la cellule sécrétrice appliqué contre la membrane sécrétrice. (D'après J. Briquet.)

($C_{10}H_{16}$, $C_{10}H_{18}O$, etc.) comme les essences de menthe, de genévrier, de térébenthine, de cannelle, de girofle, de citron, dont les unes sont de simples hydrocarbures à chaîne ouverte de la série grasse, les autres des corps compliqués de la série aromatique. Certaines de ces essences restent enfermées dans les cellules sécrétrices, où elles paraissent se former dans des vacuoles spéciales; on a aussi prétendu que l'essence même, dans ce cas, se forme dans une couche gélifiée de la membrane qui, sous l'influence de l'essence, fait vésicule dans le lumen et finit par crever dans la cellule, qu'elle remplit (Magnoliacées, Lauracées, Myrtacées) ; le plus souvent ces corps sont excrétés à travers la membrane. Cette dernière, sous l'influence de ces essences, s'exfolie ou sépare ses feuillets, si bien qu'il paraît que les gouttelettes de l'essence se soient formées sur place. On a prétendu que ces substances naissent effectivement dans la membrane, dont elles ne seraient qu'un produit d'altération *(fig. 109)*.

Il est cependant extrêmement improbable que sans l'activité du plasma la membrane puisse être active. On ne connaît pas d'excrétion de cette sorte qui se serait faite à partir de la membrane d'une cellule ayant perdu son plasma.

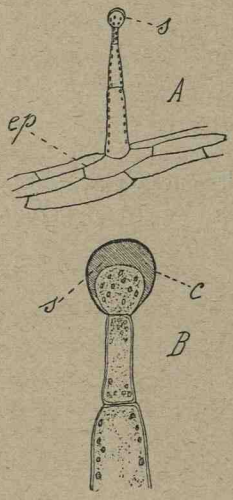


Fig. 110. — Poil sécréteur de *Primula* ; *ep*, épiderme ; *s* cellule sécrétrice sur laquelle la cuticule commence à se soulever ; *B*, sommet d'un poil avec cuticule soulevée (*c*) ; *s*, sécrétion.

Lorsque cette sécrétion se fait à la périphérie du végétal, par exemple sur un poil, on voit très souvent l'essence se localiser sous la cuticule, qui, étant soulevée, forme autour de la goutte d'essence une membrane plus ou moins distendue *(fig. 110)*. Si la sécrétion se fait à la périphérie d'une surface épidermique, toute la cuticule étant soulevée, il se forme une large poche sous-cuticulaire. Lorsque cette excrétion a lieu au milieu des tissus, on voit généralement se faire une lacune bordée par les cellules excrétrices. C'est dans cette lacune qu'est déversée l'essence ou la résine. L'origine de ces lacunes est en principe celle des lacunes précédemment décrites. Les lacunes peuvent être sphériques ou allongées en un canal (Conifères, Ombellifères). Souvent les cellules de bordure, au contact de la sécrétion, se désorganisent; il se fait alors de proche en proche une multiplication des cellules en direction centrifuge *(Copaifera*, quelques Conifères).

Chez les Ombellifères, l'initiale, c'est-à-dire la cellule mère des biocytes excréteurs, se divise en croix, et les cellules s'écartent; comme elles sont

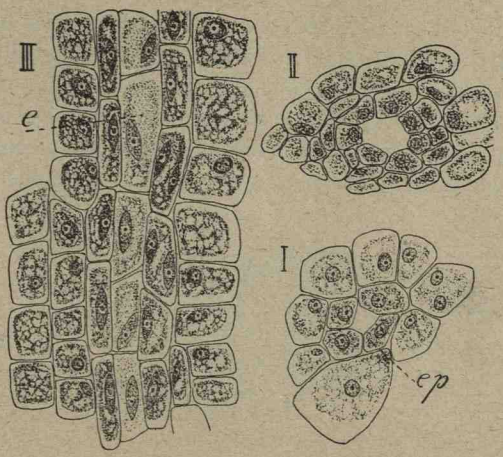


Fig. 111. — Origine du canal sécréteur dans l'*Hedera Helix*. *I*, la cellule mère s'est divisée en quatre cellules épithéliales : *II*, les cellules épithéliales se sont multipliées ; *III*, section longitudinale dans le canal tapissé de cellules épithéliales à noyaux fusiformes *e*.

disposées en files longitudinales, la lacune produite est allongée (Conifères, Araliacées, Ombellifères *(fig. 111 et 112)*.

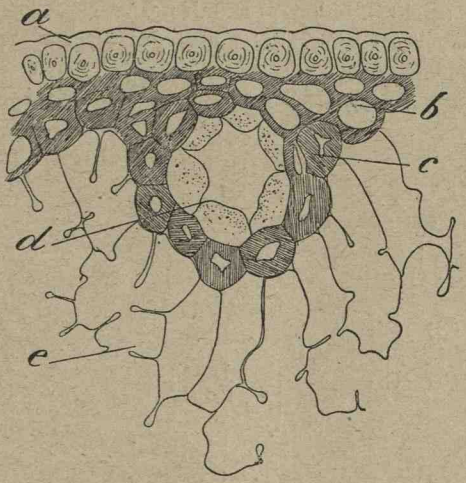


Fig. 112. — Section transversale dans la feuille d'un *Pinus*. *a*, épiderme scléreux ; b, manteau de cellules fibreuses ; gaine scléreuse autour de l'épithélium du canal (*d*) ; *e*, cellules ramifiées chlorophylliennes.

Dans le parenchyme des *Ginkgo*, il n'y a pas d'écartement de cellules, mais la poche se produit par l'altération des cellules sécrétrices.

Les produits qui sont déversés sont souvent de simples hydrocarbures (essence de térébenthine), mais ces essences s'oxydent facilement à l'air en produisant des corps variés dont le terme est la résine oxydée.

Ce sont ordinairement des substances liquides qui ressemblent aux huiles, mais qui en diffèrent par leur solubilité dans l'alcool et leur volatilité : des alcools de la série grasse comme combinaisons éthérifiées

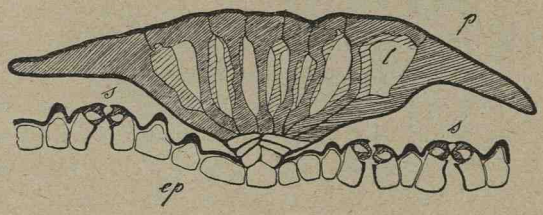
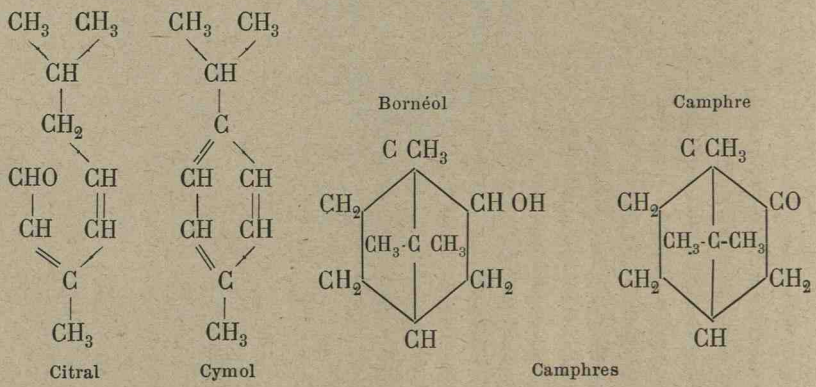


Fig. 113. — Poil du *Rhododendron ferrugineum*. *p* et *s*, épiderme; *l*, lacune résinifère résultant de l'écartement des cellules du poil qui restent unies au sommet et à la base.

(alcools butylique, amylique, alcool méthyl-amylique), liés aux acides butyrique, isobutyrique *(Arnica, Anthemis)*, valérianique; des dérivés aliphatiques ($C_{10}H_{16}$ ou $C_{10}H_{18}O$), c'est-à-dire des corps à chaîne ouverte comme le citral qu'on peut faire passer facilement à l'état de chaîne fermée cyclique (Citral-Cymol), des terpènes qui sans doute naissent de la façon décrite ($C_{10}H_{16} - C_{10}H_{18}O$). Ce sont des corps très variés, desquels dérivent les camphres par oxydation.



Les résines sont des corps complexes, solides, et le plus souvent des mélanges très hétérogènes qui sont dissous dans les essences ; leur nature chimique est encore obscure, mais on sait cependant qu'on y rencontre des

corps *acides* (acide résinolique $C_{20}H_{30}O_2$); des *alcools*-résinols (alcools et phénols : pinorésinol $C_{17}H_{12}O_2(OCH_3)(OH)_2$; laricirésinol $C_{17}H_{12}(OCH_3)_2(OH)_2$; des *résino-tannols*, phénols aromatiques avec caractère tanin : Résine d'ombellifère, de Sumac, du Pérou; des oxyterpènes. A ces vrais terpènes sont mélangés, comme dans les Labiées, des corps d'autre constitution comme le menthol, le thymol, etc.

CHAPITRE IV

ORGANOGÉNIE

Sous ce nom nous comprenons l'histoire du développement du corps végétal tel qu'on peut l'étudier sans le secours du microscope, c'est-à-dire en considérant la masse végétale comme un tout dont on ignore la différenciation interne. C'est comme si l'on considérait la plante comme formée d'une pâte molle qu'un ouvrier modèlerait à son gré. L'organogénie comprendra donc l'origine des organes, leur développement et leur apparence définitive.

Il n'y a dans les végétaux supérieurs que deux catégories d'organes fondamentaux, les tiges ou axes et les feuilles ou appendices des tiges. Les racines ne sont, à proprement parler, que des appareils d'origine endogène sur lesquels nous aurons à revenir.

Le corps du végétal se différencie bientôt après la première période embryonnaire, en zones dont les unes conservent ce caractère embryonnaire, les points végétatifs, et les autres, les zones d'allongement. C'est sur les premières que naissent les nouveaux organes et en particulier les ramifications et les organes appendiculaires, les feuilles. Le schéma de Sachs permettra de mieux préciser notre pensée *(fig. 114)*.

Origine et développement des feuilles.

Si l'on examine attentivement la *fig. 114* on verra que les masses embryonnaires sont des portions du point végétatif terminal qui ont gardé le caractère embryonnaire. Cette continuité du système embryonnaire, capable d'un développement ultérieur, a été mise en évidence par Sachs. Weissmann a depuis lors repris cette idée dans sa théorie de la continuité du plasma germinatif. Il y a donc tout lieu de penser que, étant des fractions du point végétatif terminal, les points végétatifs latéraux ont le même potentiel que le sommet.

Les jeunes organes, feuilles et branches, prennent naissance sur ces points végétatifs de la même manière; au début ils sont sensiblement identiques, ils apparaissent comme des mamelons arrondis. Leur ordre

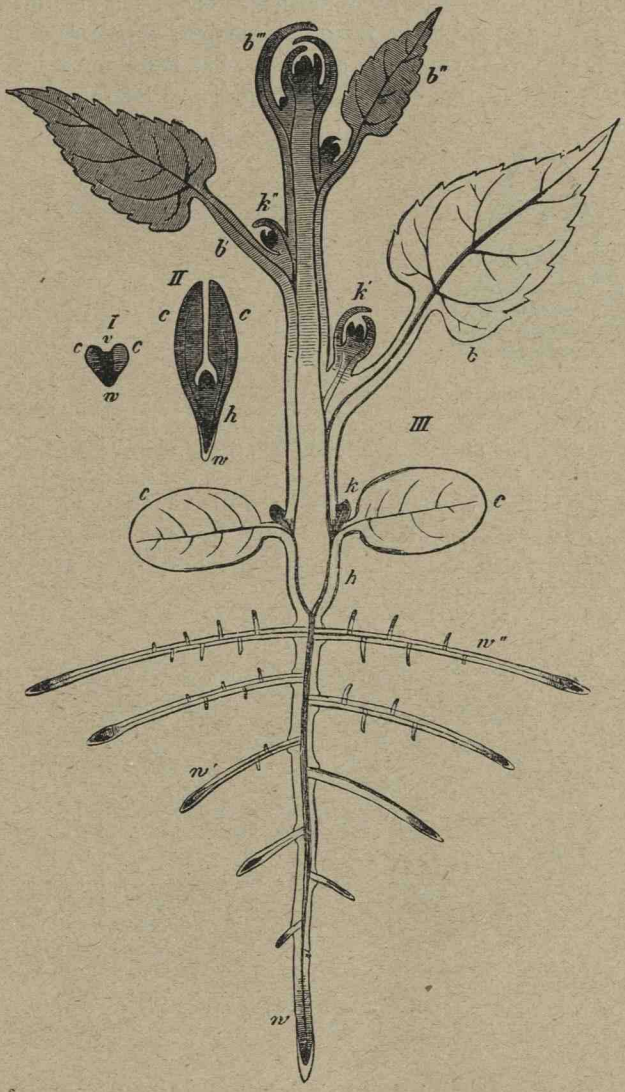


Fig. 114. — Schéma du développement d'une plante Dicotylédonée. *I* et *II* états embryonnaires, c'est-à-dire dans la semence; *III*, plantule; *c*, cotylédons; *h*, axe hypocotylé, premier entrenœud de la tige; *k*, bourgeons; *b*, feuilles; *w*, racines; les tissus embryonnaires sont en noir; les zones en voie d'allongement sont en gris. (D'après SACHS).

d'apparition est acropète, c'est-à-dire que les plus nouveaux sont plus près du sommet; la succession se fait ainsi de bas en haut *(fig. 115*

et 116). Bientôt le mamelon se prolonge à sa base selon une ligne perpendiculaire à l'axe de la plante; il tend à devenir triangulaire et il s'aplatit selon le même plan. On passe ainsi de l'état mamelon à l'état écaille *(fig. 119)*. Très souvent cette écaille se prolonge latéralement; en effet,



Fig. 115. — Point végétatif de l'*Hippuris vulgaris*. (D'après SACHS.)

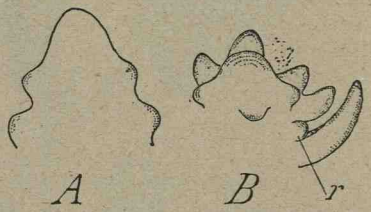


Fig. 116. — *A*, point végétatif de *Myriophyllum* portant les mamelons foliaires (primordium); *B*. Id. vue d'en haut; *r*, un bourgeon, c'est-à-dire une ramification (tige) naissant en forme de mamelon à l'aisselle d une jeune feuille.

du cône végétatif se soulève un tissu en forme de lame, en concordance avec les bords basilaires de l'écaille. Ainsi se forme une gaine qui tend à occuper une portion plus ou moins étendue sur le pourtour de l'axe (c'est-à-dire du cône végétatif).

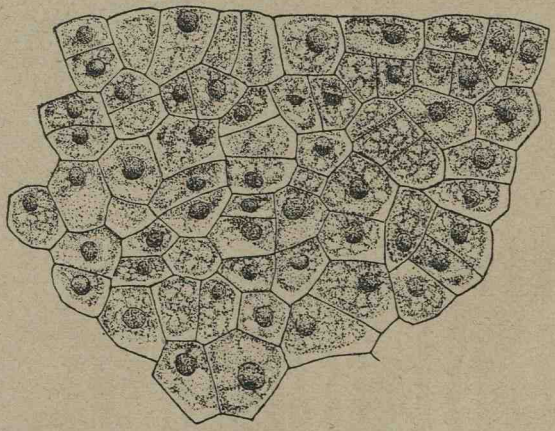


Fig. 117. — Section longitudinale dans le point végétatif du *Ginkgo biloba*. Il n'y a pas de cellule mère terminale, mais un groupe de cellules en voie de division.

Par une croissance exagérée des bords de l'écaille, cette dernière devient concave, son dos se bombe. C'est sous cette forme que se présentent beaucoup de jeunes feuilles au début *(fig. 119, B)*.

Les feuilles des Monocotylées, qui souvent sont entières, naissent de la

même manière, mais leur base se prolonge en une gaine autour de l'axe. Donc ici, dès le début, les feuilles sont engainantes. Si dans la suite cet anneau s'élève uniformément, sauf en un point, il se produira la gaine

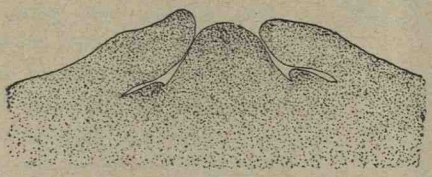


Fig. 118. — Point végétatif de *Gingko biloba ;* les feuilles naissent comme des protubérances.

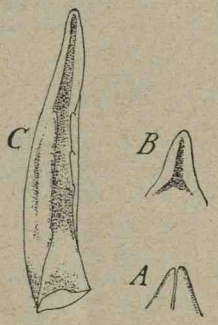


Fig. 119. — *Aucuba japonica ;* deux jeunes feuilles déjà à l'état d'écaille; *B*, une de ces feuilles vue du côté interne, un peu plus grossie; *C*, jeune feuille plus avancée (pleuroplaste, voir plus loin).

fendue bien connue des Graminées; si au contraire l'anneau s'élève régulièrement, il se produit le manchon, la gaine fermée des Cypéracées; enfin, si cet allongement se fait inégalement en progressant des bords vers le limbe, on aura la gaine obliquement ouverte de beaucoup de Monocotylédonées. Tantôt le limbe s'allonge en prolongement de la gaine, dont il n'est alors que la continuation (cas général), tantôt il naît comme un appendice particulier. Dans le premier cas, ce limbe peut se maintenir égal, la feuille devient alors rubanée ou linéaire; tantôt il s'y fait un développement excessif vers la base, alors le limbe devient ovale ou cordiforme, enfin, la zone qui sépare un limbe de cette catégorie, de la gaine peut s'allonger tardivement et soulever le limbe par une espèce de tige à laquelle on donne le nom de *pétiole*. L'apparition de ce dernier est généralement tar-

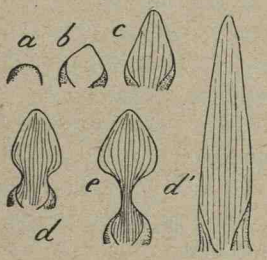


Fig. 121. — Schéma illustrant le développement d'une feuille de Monocotylédonée; *a*, primordium arrondi; *b*, écaille dont la base se prolonge en gaine; *c*, allongement de l'écaille en limbe : *d'*, allongement de ce limbe en continuité directe sur la gaine; *d*, autre développement (*Smilax, Smilacina*), la portion située entre la gaine et le limbe reste étroite tandis que le limbe s'élargit, *e*, id. un peu plus avancé, il s'est formé un pétiole.

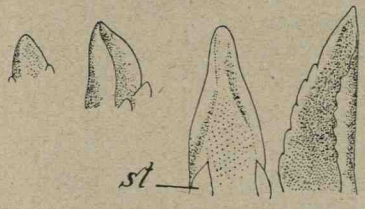


Fig. 120. — Développement de la feuille dans l'*Ilex aquifolium ;* on voit à la base les stipules; la feuille conserve longtemps son type écaille; en 4 apparaissent assez tardivement les dents.

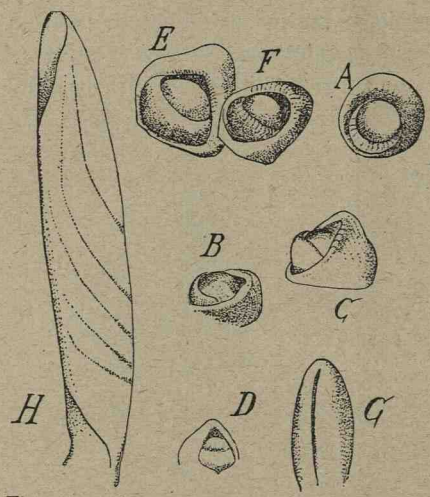


Fig. 122. — Développement de la feuille dans le *Smilacina bifolia*. *A*, point végétatif vu de sommet portant deux jeunes feuilles engainantes ; *B*, id. vue de profil ; *C*, id. ; *D*, vue de face, la feuille s'est prolongée en une gaine complète ; *E*, *F*, id. ; *G*, par l'inégal développement la feuille s'est enroulée en coquille ; H, sur la gaine le limbe continue à s'enrouler en cornet. Le pétiole n'est pas encore formé.

dive. Le schéma suivant montre cette succession *(fig. 121)*.

Lorsque le limbe devient très élargi, c'est généralement que des deux côtés de la feuille primitive la lame s'allonge, se dilate en deux ailes, les deux moitiés de la feuille. Or le côté dorsal de ces limbes s'accroissant plus que la face ventrale, le limbe s'enroule sur lui-même *(Smilacina, fig. 122, G, H)*.

Chez les *Smilax*, une complication nouvelle vient s'ajouter *(fig. 124)*: à la limite du limbe et de la gaine on voit apparaître deux protubérances stipulaires, c'est-à-dire qui peuvent être considérées comme appendices de la feuille typique comprenant gaine, pétiole et limbe. On remarquera que l'apparition de ces appendices précède celle du pétiole, ce dernier étant, à de rares exceptions près, d'origine tardive. Mais chez d'autres Monocotylées, il a une autre évolution, ce qui montre qu'on ne saurait donner pour l'organogénèse de la feuille une seule expression.

On sait par exemple, depuis longtemps, que le limbe de la feuille des *Iris* naît sur le dos de la gaine primordiale à la façon d'un appendice orienté transversalement par rapport à la gaine; le vrai sommet de la feuille est donc en *c*. Mais comme ce limbe s'accroît beaucoup, la petite différence de niveau entre le point d'origine du limbe et le sommet de la gaine disparaît et le limbe paraît alors constitué par les deux moitiés repliées de la gaine *(fig. 125)*.

Dans l'*Arum maculatum*, il se produit au sommet de la gaine, sur le côté interne, un

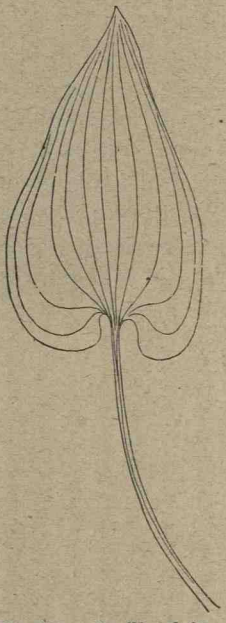


Fig. 123. — Feuille adulte du *Smilacina bifolia*.

appendice conique ; c'est sur cette face qu'on voit s'élever un bourrelet vaginiforme qui deviendra le futur limbe et qui s'enroule à la façon de celui des *Smilacina* décrit plus haut. Déjà à ce moment, on voit l'indi-

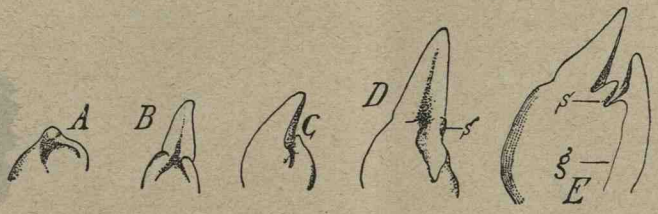


Fig. 124 — *A*, point végétatif entouré par la gaine, au sommet de laquelle on voit naître le limbe sous forme d'un mamelon; *B*, le limbe est plus développé, il devient concave; on voit les deux protubérances se former au sommet de la gaine; *C*, deux jeunes feuilles; *D*, état plus avancé d'une feuille dont la base est tout à fait engainante, *s*, stipules; *E*, id plus une feuille plus jeune à l'opposé.

cation du pétiole qui s'allongera beaucoup dans la suite pour faire sortir de terre le limbe enroulé. C'est une règle que lorsque les feuilles naissent sur des points végétatifs souterrains, leur pétiole se différencie de bonne heure. Ce pétiole fonctionne alors comme appareil térébrateur pour sortir le limbe du sol *(fig. 126)*.

Le développement de la feuille du *Ranunculus Ficaria* est analogue, le pétiole s'allonge beaucoup ; le limbe se développe à l'air, où il croît et s'étale.

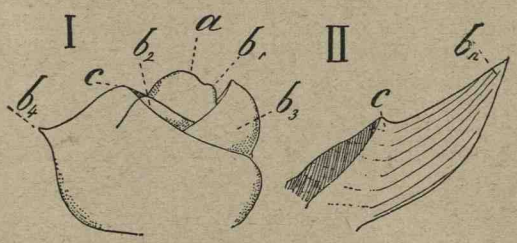


Fig. 125. — Développement de la feuille d'Iris du type *I. germanica*. *I*, point végétatif; *a*, sommet du point; b_1, premier mamelon foliaire; b_2, feuille engainante; b_3, id. on ne voit point encore de limbe; b_4, feuille dont la gaine entoure tout le pourtour du bourgeon, en *c*, le sommet de cette gaine, sur le dos de laquelle, en b_4, naît le limbe, *II*, schéma d'une feuille plus avancée; *c*, sommet de la gaine; *bn*, limbe inséré longitudinalement sur le dos de la gaine
(En partie d'après GŒBEL.)

Dans les Gymnospermes nous étudierons deux types, celui des *Pinus* (Pins) et des *Ginkgo*. Chez les pins, la jeune feuille apparaît comme un mamelon qui s'élève en colonne sans autre différenciation. Cette forme aciculaire ne peut être considérée comme originelle, car l'existence d'écailles élargies sur les rameaux longs montre bien que, chez ces végétaux, le type ordinaire des feuilles existe aussi.

Dans les *Ginkgo (fig. 127)*, on voit tout d'abord s'élever une colonne à cinq pans qui s'élargit de bas en haut; le sommet est légèrement tronqué en toit et, par conséquent, divisé en deux champs égaux trapé-

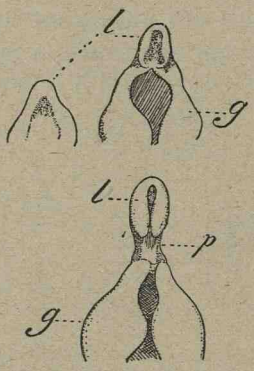


Fig. 126. — Origine du limbe et du pétiole dans l'*Arum maculatum*. I, écaille produisant à son sommet une protubérance qui (*l*) portera le limbe; II, le bourrelet vaginiforme qui deviendra limbe est formé; III, état plus avancé, *g*, gaine, *p*, pétiole, *l*, limbe.

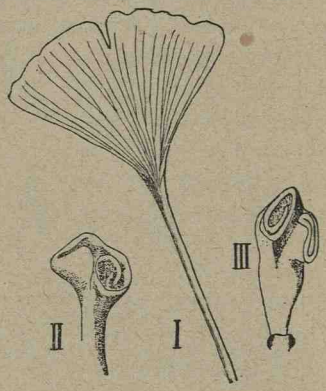


Fig. 127. — *Ginkgo*, états plus avancés du développement de la feuille. I, état définitif, II, III, sur la colonne pétiolaire se dessine le limbe.

zoïdes. C'est sur le bord de ces deux champs qu'on voit s'élever



Fig. 128. — Jeune feuille de *Mahonia aquifolium*; les folioles dont on ne voit que trois qui cachent celles qui leur sont opposées (*f*), sont comme insérées sur des excavations de la feuille primitive; on voit que cette dernière est étagée et articulée; *e*, entrenœud foliolaire; *s*, stipule; *g*, gaine.

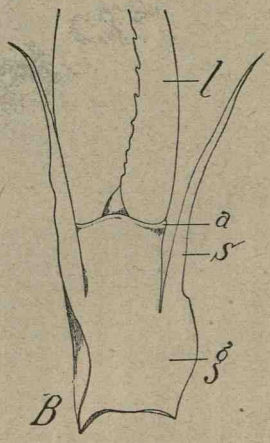


Fig. 129. — *B*, base de la feuille figurée en *A*, vue de face; *g*, gaine; *s*, stipules; *a*, articulation sur laquelle sont insérées les deux premières folioles (*l*) qui, étant plissées, enroulées, se recouvrent par leur bord.

un bourrelet qui se prolonge en courbe hélicoïdale, de manière à occuper toute cette surface; ces deux hélices se rejoignent au point de faîte. Ce bourrelet n'a plus qu'à s'élever pour constituer le limbe émarginé et au début enroulé par ses deux bords, limbe qui est celui des *Ginkgo*. Plus tard le pétiole s'allongera. Mais il convient de remarquer que chez cette plante, le pétiole est primitif et le limbe secondaire. Il faudrait, pour comprendre la raison de ce curieux développement, connaître la mor-

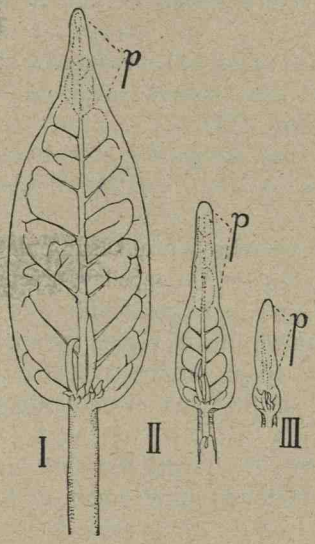


Fig. 130. — Développement de la feuille de *Gonolobus* sp. I, II, III, divers états de développement; *p*, précurseur.
(D'après RACIBORSKI.)

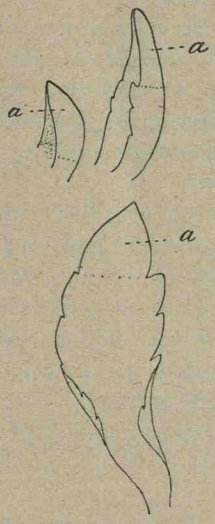


Fig. 131. — Feuille basiplaste d'*Impatiens noli tangere*; *a*, portion tout d'abord formée.

phogénèse des plantes qui ont été alliées aux Ginkgo, mais qui sont actuellement éteintes.

Chez les Dicotylédonées, les feuilles sont infiniment variées. Connaître l'origine, le développement, la structure et les fonctions des feuilles de ces plantes, serait savoir les deux tiers de la Botanique.

Les feuilles y sont *simples* ou *composées*. Dans le premier cas, la feuille comprend une gaine, un pétiole et un limbe, le tout en continuité; il n'y a pas d'articulation qui sépare ces diverses parties. Cette feuille simple peut être finalement entière ou découpée, comme l'on dit. En réalité, lorsque la feuille n'est pas entière, elle est ramifiée, car ce qu'on nomme ordinairement découpures, sont des ramifications de la feuille primordiale.

Chez les feuilles composées *(fig. 128-129* et *174, 177)*, les ramifica-

tions (découpures) sont articulées sur l'axe de la feuille et les folioles (ramifications) tombent isolément lorsque la feuille a atteint tout son développement et qu'elle a fini sa carrière. D'ailleurs, dans leur développement, il y a similitude parfaite entre les feuilles simples, découpées, ramifiées et les feuilles composées.

On peut, au point de vue du développement du limbe, faire trois catégories :

Les feuilles *basiplastes* dont le développement se fait du sommet vers la base.

Les *acroplastes* dont le développement se fait de la base vers le sommet.

Les *pleuroplastes* qui développent leur limbe à partir de la ligne médiane, qui se flanque de deux ailes *(fig. 119)*.

Beaucoup de feuilles des lianes sont basiplastes, c'est-à-dire, leur sommet est développé bien avant leur base *(Gonolobus, Tamus communis, fig. 130)*.

Grâce à cette disposition, les tiges volubles pendant leur nutation ne sont pas encore garnies de limbes développés. On appelle « précurseur » cette portion premièrement développée du limbe des feuilles des lianes.

Le développement basiplaste est également très visible dans la feuille de l'*Impatiens noli-tangere;* le lobe entier qui termine la feuille est tout d'abord fourni; la portion dentée ne naît que plus tard et toujours vers la base *(fig. 131)*.

Parmi les acroplastes on peut citer les feuilles des Mousses, des Lycopodinées, de la plupart des Monocotylédones, du *Gentiana asclepiadea*, etc., etc.

On cite comme appartenant au type pleuroplaste : *Aristolochia, Rhamnus, Frangula, Sorbus Aria, Corylus, Aucuba.*

Ramification des feuilles.

Il est plus que probable que le type ramifié représente un état primitif et que la feuille entière est, en quelque sorte, une réduction par arrêt de développement. La feuille étant une pousse à croissance limitée, c'est-à-dire dont le point végétatif s'épuise assez vite, les ramifications sont considérées comme des *primordium* de second ordre naissant sur une pousse modifiée dorsiventrale.

Il y a deux modes principaux de ramification des feuilles quand on ne considère que les organes adultes, le mode *penné* et le mode *palmé*. Dans le premier, les lobes sont disposés symétriquement le long d'un axe comme les pennes sur l'âme d'une plume.

Dans le second, les lobes semblent converger vers un même point comme des rayons, tels les doigts d'une main palmée.

Chaque ramification peut à son tour se ramifier, la feuille devient alors compliquée : bipinnatiséquée, bipennée, etc.

Or l'histoire du développement montre que cette distinction est tout arbitraire. En effet, comme on le verra, il suffit d'une faible différence dans l'allongement pour que l'on passe du type palmé au type penné. Ceci explique la coexistence de feuilles palmées et de feuilles pennées dans le même genre *(Potentilla, Acacia)*.

D'autre part, la morphologie comparée des états définitifs, par exemple des feuilles dans un même genre, ne peut nous donner des éclaircissements suffisants sur les affinités. Il faudrait connaître les stades antérieurs. En effet, à l'état définitif, des lobes qui étaient très marqués à l'origine, ne sont parfois plus visibles ou deviennent indistincts.

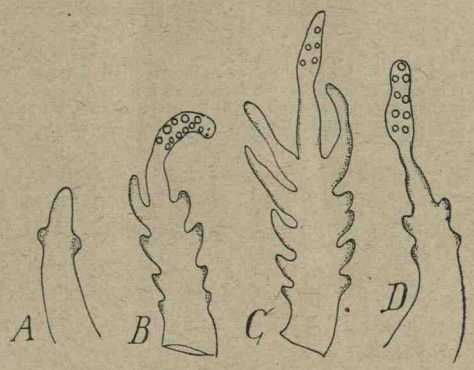


Fig. 132. — Développement des ramifications de la feuille penniséquée du *Myriophyllum proserpinacoïdes*. *A*, première apparition des lobes; *D*, le lobe terminal avec ses glandes fonctionne comme appareil protecteur; aux deux premiers lobes ont succédé deux seconds : *B-C*, développement ultérieur.

Nous appelons *phyllopode* l'axe de la feuille de la base au sommet, à l'exception des ramifications; on a voulu distinguer en outre la partie inférieure qui se présente souvent en forme de gaine sous le nom d'*hypopode;* la partie qui donne le pétiole est appelée *mésopode*, enfin, celle qui correspond au limbe et supporte les ramifications serait l'*épipode*. On verra plus loin que l'origine et le développement des feuilles sont si variés que cette classification n'exprime que la manière d'être d'un petit nombre de cas.

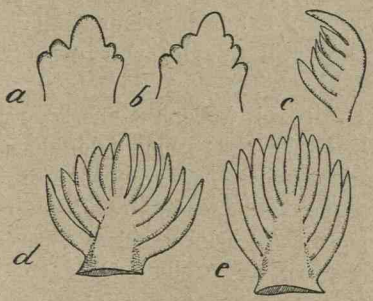


Fig. 133. — Origine et développement des folioles dans le *Fraxinus excelsior*, *a*, *b*, développement acropète des ramifications sur le phyllopode; *c*, *d*, *e*, états plus avancés.

Il n'y a pas de règle générale quant à l'ordre d'apparition des ramifications. On peut cependant dire que les lobes qui, à l'état adulte, sont les plus grands, apparaissent les premiers. On distinguera la

ramification acropète, la ramification basipète et la ramification amphipète.

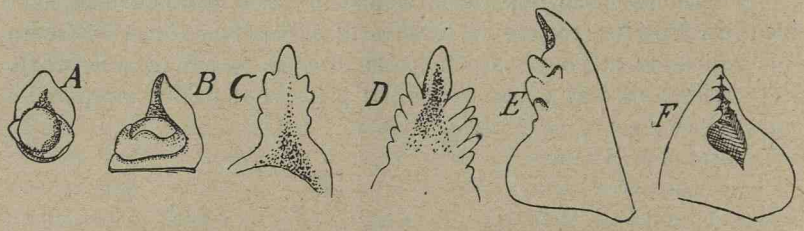


Fig. 134 — Développement de la feuille du *Valeriana officinalis*. *A*, vue du sommet du point végétatif avec trois primordium; l'un a déjà développé une gaine circulaire; *B*, vue de profil; *C*, développement basipète des ramifications; *D*, *E*, id ; *F*, on voit la gaine largement développée qui fonctionne comme appareil protecteur des feuilles suivantes.

Les ramifications naissent comme les feuilles elles-mêmes sous forme d'un mamelon. Un exemple typique et facile à étudier est celui fourni par le *Myriophyllum proserpinacoides*, où la ramification est basipète; la feuille qui naît ainsi qu'il a été décrit plus haut s'allonge beaucoup en forme d'écaille étroite. Bientôt on voit apparaître très près du sommet deux mamelons, puis en série descendante les lobes successifs *(fig. 132)*.

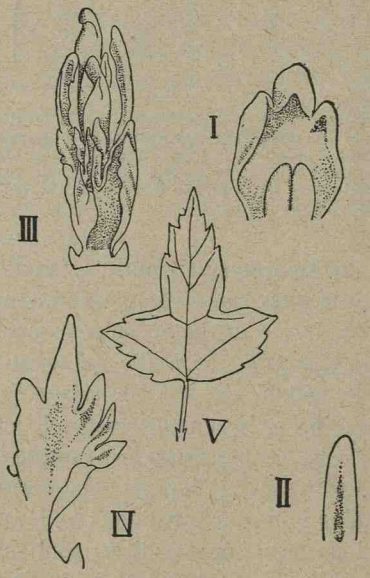


Fig. 135. — Développement de la feuille du *Viburnum Opulus*. *I*, écaille du bourgeon trilobé presque réduite à la gaine; au centre deux jeunes feuilles opposées; *II*, une jeune feuille (phyllopode) vue de la face supérieure; *III*, état avancé de la feuille, à trois ramifications principales repliées sur elles-mêmes et lobées; *IV*, ramifications du lobe externe; on voit qu'il s'en est plus formé vers l'extérieur que vers l'intérieur; *V*, forme de la feuille adulte avec pétiole et stipules.

Dans le *Fraxinus excelsior*, le développement est acropète, et cependant le lobe inférieur adulte est plus petit que les suivants *(fig. 133)*.

On voit également que l'axe de la feuille reste pendant longtemps triangulaire comme le primordium d'une feuille ordinaire. Il faudra, pour que les lobes soient séparés, que cet axe s'allonge beaucoup; alors sa forme triangulaire primitive disparaît et ne se maintient qu'à la base, où elle s'élargit en gaine, tandis que dans sa partie moyenne elle s'amincit, relativement, en un rachis à peu près égal.

D'autres fois l'apparition des lobes se fait à partir du milieu vers les deux extrémités. Dans ces conditions, on remarque que les lobes ou les folioles adultes vont diminuant de grandeur vers les deux extrémités. Enfin, comme chez certaines Papilionacées *(Onobrychis sativa)*, le développement est presque simultané; ce n'est que dans les premiers stades qu'il est possible de s'assurer que la succession est acropète.

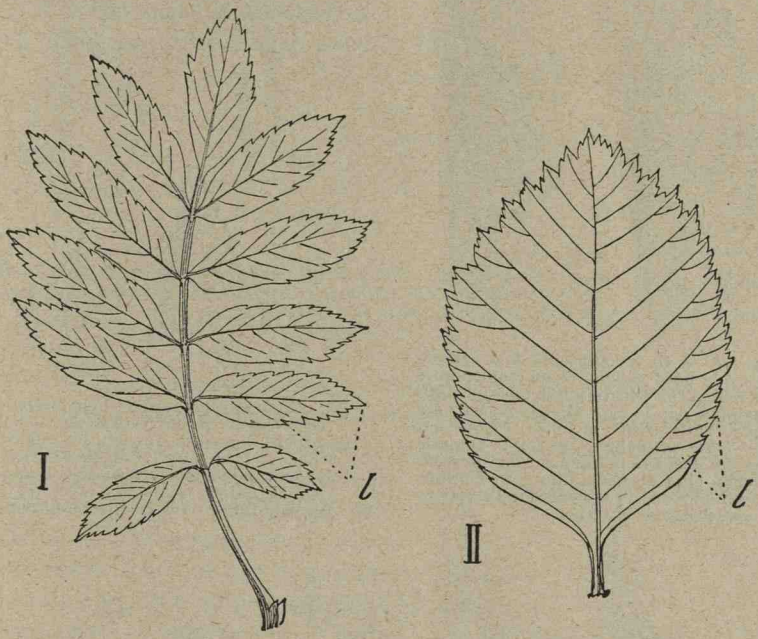


Fig. 136. — *I*, feuille adulte du *Sorbus Acuparia; II*, feuille adulte du *Sorbus Aria; l*, portion de foliole ou de limbe correspondant; dans *II*, chaque nervure aboutit à une dent qui correspond au sommet d'une foliole; on a marqué en *II* les nervures tertiaires qui correspondent aux nervures externes des folioles.

Mais il faut maintenant considérer les cas de feuilles ramifiées sur le type penné, dont les lobes ou les folioles sont eux-mêmes découpés. Les ramifications des lobes naissent de bonne heure également et de la même manière que naissent les ramifications de la feuille primitive. Dans ce dernier cas, les lobes naissent comme des protubérances sur le rebord épaissi de la feuille primitive. Ce dernier développement aboutit à une feuille ramifiée sur le type palmé. On conçoit qu'il dépende uniquement de l'allongement selon la ligne médiane, pour que cette feuille passe au type penné. C'est ce qu'on observe d'ailleurs chez certains *Acer (Acer Negundo*, Erables).

Il dépendra également du degré relatif de développement de la portion moyenne (phyllopode) et des ramifications, si ces dernières auront la valeur de dents, de lobes, de segments ou de folioles.

Dans le genre *Sorbus*, où nous avons des feuilles simples mais dentées, des feuilles simples mais lobées irrégulièrement ou des feuilles pennées, la comparaison de ces types nous montre que tandis que



Fig. 137. — On a représenté dans cette figure le bord gauche d'une jeune feuille (2 mm.). On voit le phyllopode primitif indiqué par le cône allongé à partir duquel l'aile s'est étendue repoussant les lobes primaires ; on voit le sommet de ces derniers indiqué par une proéminence plus accusée; des ramifications secondaires se dessinent vers l'extérieur (comparez avec *fig. 139*).

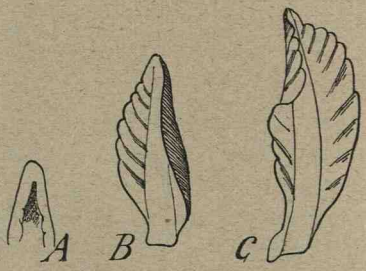


Fig. 138. — Développement de la feuille du *Sorbus Aria*. *A*, phyllopode sur le bord enroulé duquel on aperçoit les ramifications ; *B*, *C*, sur le phyllopode s'est développée, au-dessous des ramifications qui restent rudimentaires, une lame qui formera le limbe de la feuille définitive.

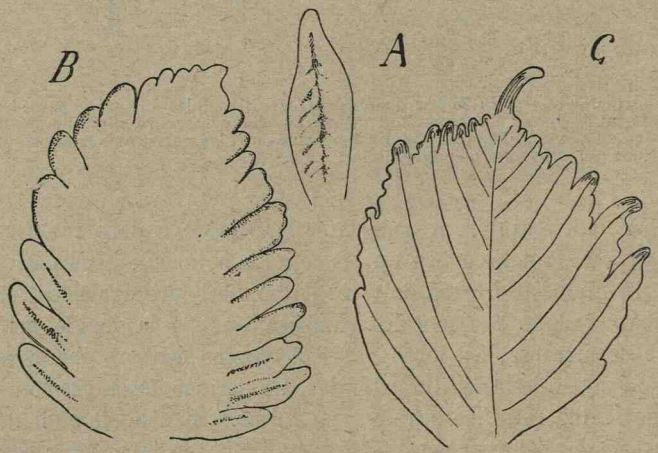


Fig. 139. — Développement de la feuille du *Sorbus Mougeoti*. *A*, phyllopode à bords enroulés et portant les lobes ; *B*, développement acropète des lobes qui restent plus accusés vers la base ; *C*, état un peu plus avancé ; les lobes ont été écartés du centre par l'extension du phyllopode pleuroplaste.

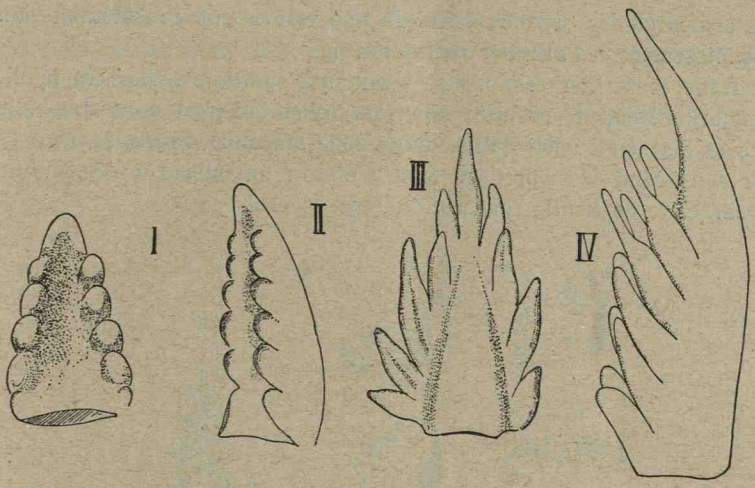


Fig. 140. — Premiers développements de la feuille du *Sorbus Aucuparia*. *I*, sur le phyllopode naissent les mamelons latéraux, origine des ramifications ; *II*, id. vue de profil ; *III* et *IV*, stades plus avancés. Le phyllopode qui, dans *fig. 139*, s'était développé en ailes latérales reste étroit ; ce sont les lobes qui l'emportent.

dans le *S. Aucuparia* les lobes s'allongent sur le phyllopode, chez le *S. Mougeoti*, ces lobes sont soulevés tous ensemble par une zone d'accroissement aliforme. Dans le *S. Aria* les lobes sont moins saillants. Ces lobes rudimentaires vont se subdivisant selon le mode suivant : les premières dents apparues correspondent aux nervures secondaires de premier ordre, puis une dent, puis plusieurs dents externes apparaissent et enfin seulement la dent interne de chaque lobe.

Il est évident que ce développement ne peut s'expliquer qu'en homologuant ces lobes rudimentaires avec les folioles dentées du *Sorbus Aucuparia*. Cet exemple a été choisi pour montrer l'extrême analogie qui réunit les deux extrêmes et qui permet de concevoir que des formes si différentes en apparence puissent réellement appartenir à des espèces voisines *(fig. 136-140)*. Il faudra donc se garder d'attribuer à la morpholo-

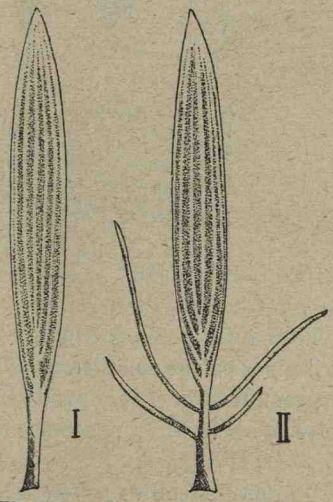


Fig. 141. — *I*, jeune feuille plissée de *Phœnix dactylifera* ; *II*, stade plus avancé, montrant les premières découpures qui vont s'organiser en espèces de folioles.

(D'après GŒBEL.)

gie comparée des organes définitifs une valeur trop considérable dans l'établissement des affinités naturelles.

Dans ce dernier cas, il est évident que, puisque toutes ces feuilles sont primitivement nettement ramifiées, celles qui paraissent simples ne le sont que par l'intercalation d'une zone moyenne d'accroissement qui par son grand développement tend à effacer, au moins à l'état adulte, le caractère de feuille ramifiée du type général.

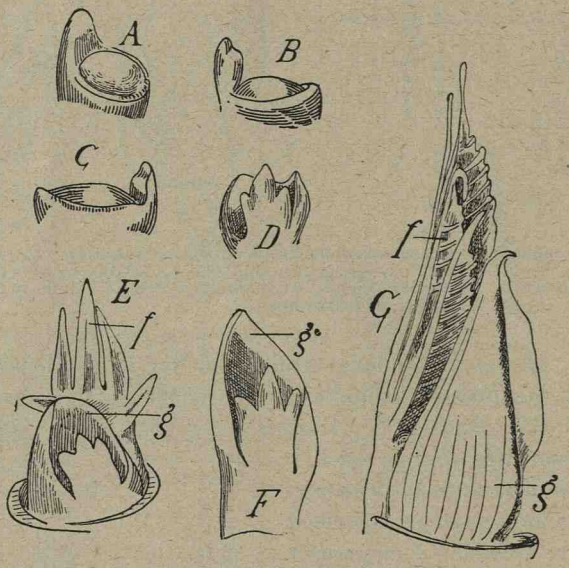


Fig. 142. — Développement de la feuille du *Ricinus communis*. *A*, le sommet du point végétatif est entouré par la gaine circulaire, à gauche le phyllopode; *B*, id. vue de profil, apparition des premiers lobes; *C*, on voit mieux la gaine; *D*, la gaine s'est développée en capuchon (en arrière), en avant le phyllopode trifurqué; *F*, stade un peu plus avancé, *g*, gaine qui dépasse maintenant le phyllopode; *E*, deux jeunes feuilles: on a enlevé à la feuille *f* sa gaine en capuchon qui entourait et protégeait la feuille, la gaine et le phyllopode; *G*, état plus avancé avec gaine enroulée en cornet *g*.

Tout autre est le développement des feuilles découpées des Palmiers. Ici il n'y a pas de ramification. La feuille primitive plus ou moins plissée en éventail *(fig. 141)*, par l'allongement de l'axe ou rachis foliaire arrive à se déchirer successivement en pseudo-folioles de bas en haut *(fig. 141, II)*.

On appelle feuilles *peltées* celles qui, à l'état définitif, ont leur pétiole inséré sur l'une des faces du limbe. On doit distinguer deux catégories : les feuilles *hypopeltées* et les feuilles *épipeltées*.

On peut donner comme exemple des feuilles épipeltées le *Ricinus*

communis. Ici de bonne heure, la feuille primitive se prolonge en une gaine circulaire, c'est-à-dire que sur le pourtour d'une zone annulaire, les tissus périphériques s'élèvent en anneau qui entoure le point végétatif; cette gaine croît tout d'abord assez rapidement pour couvrir le sommet du bourgeon. Bientôt la feuille se trifurque; puis apparaît un pétiole rudimentaire en forme de colonne; les lobes suivants se succèdent en série basipète sur les bords de cette colonne ; les derniers se forment en avant et sont réunis par une lame qui s'élève au-dessous d'eux.

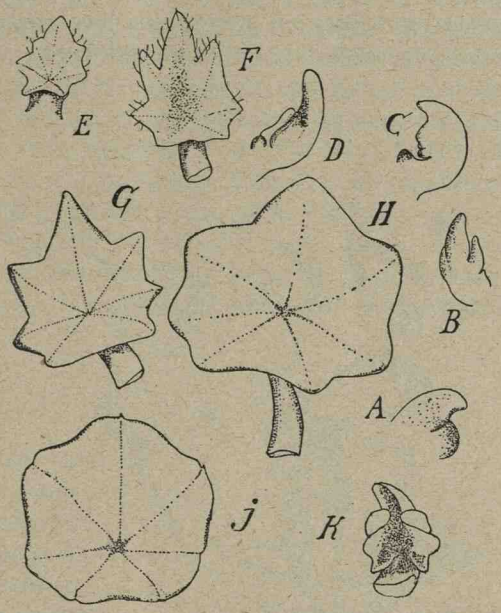


Fig. 143. — Développement de la feuille épipeltée du *Tropæolum majus*. *A*, point végétatif avec feuille encore au stade écaille; *B*, le phyllopode est trilobé; *C*, id. de profil, à l'aisselle le nouveau point végétatif (futur rameau); *D*, id.; *E*, aux trois premiers lobes sont venus succéder quatre nouveaux selon le type décrit dans *Ricinus communis*; on voit, en avant, l'expansion qui soulève les deux lobes; *F*, état plus avancé, *H*, la feuille est encore un peu lobée; en *J*, les lobes se sont presque effacés; *K*, figure à intercaler entre D et E.

Les lobes sont dès lors séparés par la croissance active d'une zone discoïde qui, s'étendant en avant du pétiole comme en arrière, détermine la position anormale du pétiole. Dans la feuille adulte du *Ricinus communis* les lobes sont proportionnellement moins importants qu'au début, alors que le limbe était encore rudimentaire. Cela est encore plus évident quand on suit le développement de la feuille peltée du *Tropæolum majus* [Capucine]. Le principe du développement est le même que dans le type précédent, mais la forme de la feuille primitive y est mieux effacée. On voit qu'en fin de compte les lobes primitifs sont tout à fait cachés puisque les portions saillantes de ce limbe semi-orbiculaire sont justement celles qui étaient précédemment dans les sinus *(fig. 143)*.

Ces exemples suffiront pour montrer l'importance de l'organogénie lorsqu'il s'agit de déterminer à quelle catégorie appartient une feuille.

On distingue dans les feuilles peltées deux catégories : les feuilles *épipeltées* et les feuilles *hypopeltées*. Chez les premières, la base du

limbe est à la face supérieure du pétiole de sorte que leur bouclier, à l'état naissant, est intercalé entre ce pétiole et la région supérieure de la tige. Chez les feuilles hypopeltées, c'est la face externe, soit inférieure du primorde, qui produit la base du bouclier par son accroissement en un bord plus ou moins saillant. Le pétiole se trouve alors intercalé entre le bouclier et la région supérieure de la tige, cas inverse du précédent. Les feuilles assimilatrices proprement dites sont épipeltées; on trouve la forme hypopeltée dans quelques cotylédons.

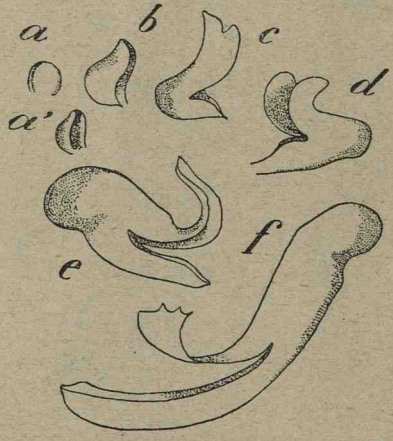


Fig. 144. — Développement du staminode-ascidie de l'*Aconitum paniculatum*; *a*, primordium; *a'*, développement exagéré de la face dorsale; *b-c*, *d-f*, stades successifs.



Fig. 144 bis. — Staminode-nectaire d'*Aconitum Lycoctonum*; *a*, pétiole; *b*, ascidie.

Les feuilles peltées peuvent passer par toute sorte de transitions aux feuilles nommées *ascidies;* ce sont des feuilles en cornet ou des portions de feuilles dont le développement est semblable à celui des feuilles épipeltées. Un peu au-dessous du sommet du primordium triangulaire de *Darlingtonia* se fait une dépression, tandis que les bords s'accroissent et constituent le tube de l'ascidie; lorsque à la base s'élèvera un pétiole, celui-ci aura le limbe qui paraîtra en continuité, mais de fait les bords de ce limbe sont également venus se prolonger du côté interne, si bien que ce pétiole est extérieur par rapport au limbe.

Le développement en ascidie s'observe à l'état normal surtout chez des plantes insectivores comme *Darlingtonia*, *Sarracenia*, *Nepenthes*, *Utricularia*, *Cephalotus*. On sait que, dans ces ascidies, tombent de petits

animaux qui sont digérés par le liquide ferment qui y est contenu ou à défaut de ferment y pourrissent en fournissant un liquide organique nutritif *(Sarracenia)*.

On trouve également des ascidies dans le genre *Dischidia*, un épiphyte des tropiques (Malaisie). Elles y forment un sac allongé à ouverture étroite. La surface interne, ici, correspond à la face inférieure de la feuille normale. La croissance apicale de la jeune feuille étant arrêtée de bonne heure, il se fait une croissance intercalaire active dans la portion moyenne avec un maximum sur la face ventrale qui devient convexe, tandis que l'autre devient de plus en plus concave. Ces appareils sont probablement des citernes dans lesquelles l'eau peut s'accumuler. En outre, on voit souvent des racines adventives entrer dans les ascidies de *Dischidia*, où elles trouvent l'humidité et une sorte d'humus.

Le développement de beaucoup de carpelles, c'est-à-dire de feuilles fertiles femelles, se fait de la même manière, il en est de même des staminodes nectaires des *Helleborus*, des *Aquilegia*, des *Aconitum*, etc. (v. *fig. 144-144 bis*).

Vernation.

Les jeunes feuilles dans le bourgeon, avant leur épanouissement, sont plissées ou enroulées de diverses manières, dont chacune est typique pour le genre ou l'espèce. Nous avons vu celles de *Smilacina* enroulées sur elles-mêmes; celles de *Ginkgo* sont enroulées par leurs deux bords ; dans les feuilles ramifiées, par exemple dans celle d'*Acer campestre*, la feuille se plisse en éventail; les folioles des feuilles composées comme celles du *Fraxinus* sont également pliées le long de leur ligne médiane; chez les Fougères elles sont enroulées en crosse. Chacune de ces dispositions permet à la feuille d'occuper dans le bourgeon le plus petit espace et diminue ainsi la surface d'évaporation. Sur beaucoup de



Fig. 145. — Sommet d'une tige de *Rosa* sp.: *a*, stipules fonctionnant comme écailles protectrices du bourgeon; *b*, stipules à la base de la feuille en voie d'épanouissement ; *c*, aiguillons.

jeunes feuilles à ce moment, on voit se développer des poils abondants qui remplissent tous les interstices du bourgeon.

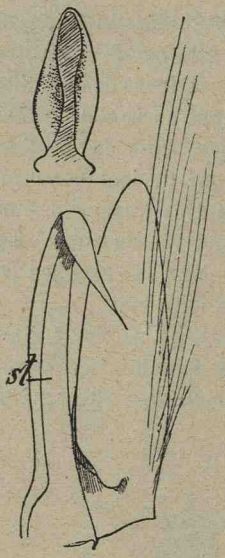


Fig. 146. — Jeune feuille et stipules du *Populus Tremula ;* dans la fig. supérieure on voit les stipules rudimentaires à la base du phyllopode; dans l'autre les stipules sont déjà longues.

Stipules.

Ce sont des appendices pairs des feuilles qui continuent la gaine ou la remplacent. La distinction à faire entre des gaines modifiées ou des stipules, lorsque ces dernières sont connées, n'est pas facile. Sur les feuilles adultes elles ne jouent ordinairement pas un rôle bien défini. Pour comprendre leur fonction, il faut les suivre dans leur développement et dans leurs rapports avec les feuilles voisines *(fig. 146, 147, 142)*. Leur origine et leur temps d'apparition varient. Ordinairement, elles apparaissent plus tardivement que le phyllopode, mais on a cité *(Cunonia)* des plantes où les stipules précèdent le phyllopode. On trouve qu'en général elles naissent d'autant plus tôt que leur fonction de protection est plus réelle. Les stipules qui n'ont pas ce rôle naissent tardivement *(Sambucus)*. Dans le *Populus Tremula (fig. 146)* elles atteignent de bonne heure la même longueur que le limbe. Chez les Cupulifères, *Castanea*, *Fagus*, etc., les stipules, qui se développent également de bonne heure, deviennent rapidement scarieuses, ce qui les rend très efficaces dans le bourgeon comme appareils protecteurs contre la sécheresse. On les voit tomber dès l'épanouissement des feuilles, car leur rôle est alors terminé.

Dans le *Ricinus communis*, il se forme une stipule intrapétiolaire qui est l'exagération de la gaine devenue circulaire. Or cette stipule l'emporte au début

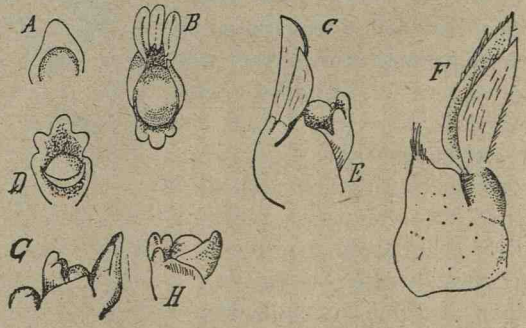


Fig. 147. — Développement de la feuille du *Trifolium pratense*. *A*, primordium et point végétatif ; *B*, les trois lobes sont formés et la gaine entoure le sommet; *C*, chaque lobe, foliole, a son pétiolule articulé, la gaine s'est prolongée en stipules; on voit, au centre, le point végétatif puis, à l'opposé, une plus jeune feuille ; *F*, id.; *G*, *H*, divers états des mêmes feuilles.

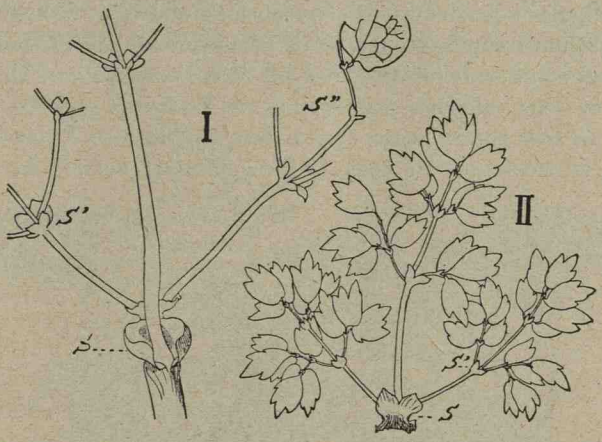


Fig. 148. — *Thalictrum aquilegifolium*. *I*, portion d'une feuille ramifiée; à chaque nœud foliolaire on voit les stipelles qui servaient à entourer les jeunes ramifications; *II*, feuille moins compliquée du sommet de la tige; à la base gaine et stipules.

sur la feuille, qu'elle dépasse et finit par envelopper *(fig. 142, g)*.

Comme on le voit, cette protection est très efficace et s'applique non seulement à la feuille à laquelle appartient cette stipule, mais tout autant au bourgeon qui est enfermé dans cette boîte. — On connaît les belles stipules rouges du même genre qui protègent le bourgeon chez les *Ficus*. Cependant chez ces dernières c'est la feuille suivante qui est protégée tandis que la feuille à laquelle appartient la stipule est protégée par la stipule de la feuille immédiatement inférieure.

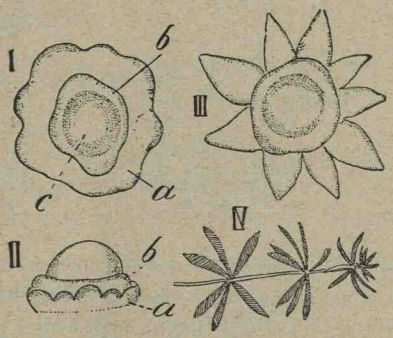


Fig. 149. — Feuilles et stipules de *Galium*. *I*, point végétatif, vu du sommet; *c*, autour de l'anneau *b* avec les deux mamelons foliaires et les stipules interpétiolaires; le trait *b* traverse l'un des primordium foliaires de l'anneau extérieur; ce primordium est accompagné de deux primordium stipulaires; à gauche de *a* un primordium en train de se diviser; *II*, vue latérale; *III*, autre vue de face; *IV*, rameau feuille.

Certaines familles de Dicotylées sont caractérisées par leurs stipules : Artocarpées, stipules en capuchon, Magnoliacées, id.; Rubiacées, stipules interpétiolaires ; Polygonacées, *ochrea* ou stipule intrapétiolaire circulaire en forme de gaine; Légumineuses et Rosacées, stipules libres. Les grandes feuilles du *Thalictrum aquilegifolium* (Renonculacée) ont des stipules et des stipelles à chaque ramification du rachis foliaire *(fig. 148)*.

Les stipules sont donc très souvent des organes protecteurs transitoires. Quelques stipules, dans la suite du développement, prennent la fonction des limbes foliaires et ont un rôle d'assimilation. On connaît surtout, de cette catégorie, les stipules du *Lathyrus Aphaca;* celles-ci naissent de très bonne heure. Quant aux stipules des Rubiacées, elles naissent, de même que les deux feuilles opposées, comme des protubé-

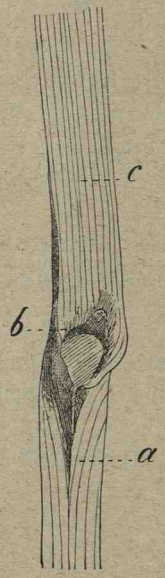


Fig. 150 bis. — Portion de feuille d'une Graminée : *a*, gaine fendue en long; *b*, ligule à la limite de la gaine et du limbe c.

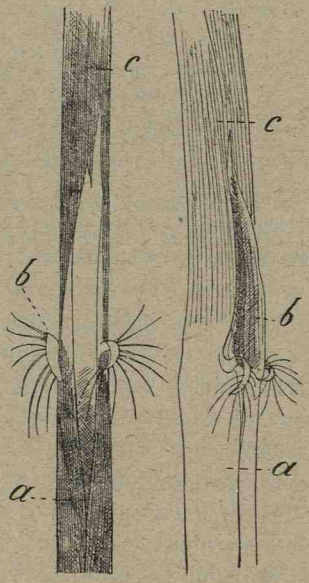


Fig. 151. — *Oryza sativa; a*, gaine se continuant en une ligule (laissée en blanc) accompagnée de deux oreillettes *b; c*, limbe rubané; *II*, id., vue de profil.

rances d'un anneau complètement circulaire qui entoure le point végétatif. Sur deux points opposés s'élèvent des mamelons vigoureux foliaires, dans l'intervalle l'anneau primordial produit un ou deux (ou même plus) mamelons secondaires, qui seront les stipules interpétiolaires *(Galium, fig. 149)*. Parfois tous les mamelons naissent et se développent presque en même temps *(Sherardia arvensis)*.

Chez beaucoup de Monocotylédonées, Hélobiées, on voit se former entre le primordium, phyllopodium, et l'axe une série de petites écailles, sorte de poils élargis qu'on retrouve plus ou moins modifiés dans la ligule de la feuille des Palmiers, qui naît de la même manière. Quant à la *ligule* des Graminées, c'est une production tardive à la limite de la gaine

et du limbe. C'est une émergence qui se développe en gaine, parfois sans nervures, parfois nerviée *(Oryza, Psamma)*. On trouve des formations ligulaires analogues chez quelques *Thalictrum* (v. *fig. 148)*, où à chaque



Fig. 152. — Fougère arborescente; tronc portant les cicatrices des feuilles tombées; au centre une fronde enroulée en crosse ; frondes bipinnatiséquées.
(D'après Le Maout.)

articulation de la feuille composée se voient de minces appendices scarieux qui, au début, enveloppaient les jeunes ramifications.

On voit aussi souvent sur l'entrenœud de plusieurs espèces de tiges

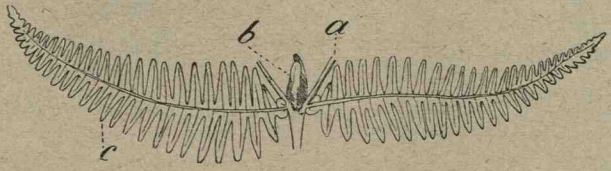


Fig. 153. — Sommet d'une fronde de *Gleichenia*. *c*, segments pinnatisé-qués ; *a*, ramification qui porte plus haut des segments comme *c* ; *b*, sommet de la fronde protégé par des phyllomes en forme d'écailles.
(Gœbel.)

des lignes saillantes qui peuvent s'élever en formes de bandes ou d'ailes étroites et dont l'insertion correspond aux marges d'insertion de la feuille:

on a alors l'impression que la feuille se prolonge par ses bords basilaires en ailes foliacées, qui courent souvent le long de plusieurs entrenœuds jusqu'à la feuille qui est située exactement au-dessous de la feuille considérée. Ces appareils ont évidemment la valeur physiologique des feuilles, mais au point de vue de la morphologie, il convient de les considérer comme des expansions spéciales des tiges (*Genista sagittalis*, *Baccharis* sp. plantes de prairies sèches).



Fig. 154. — *Lygodium* sp. Fougère (Schizéacée) dont la fronde est voluble. (Le Maout.)

Evolution particulière de quelques phyllomes.

Mais nous allons rencontrer, dans quelques végétaux, des feuilles ou tout au moins des phyllopodes qui paraissent prolonger pendant longtemps l'activité de leurs points végétatifs.

Ce sont en particulier les Fougères qui conservent longtemps leur point végétatif, à tel degré que la base et la région moyenne de la feuille sont déjà développées, alors que le sommet est occupé

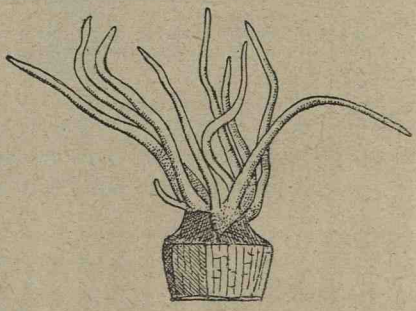


Fig. 155. — Germination de l'*Utricularia vulgaris*. (Gœbel.)

par un épipode enroulé en crosse et terminé par une cellule mère terminale ; le développement est donc clairement basipète, les ramifications naissent latéralement ; celles-ci souvent se dichotomisent et se ramifient à leur tour. De là, l'extrême complication de quelques feuilles de Filicinées ; le développement des lames foliacées se fait par croissance

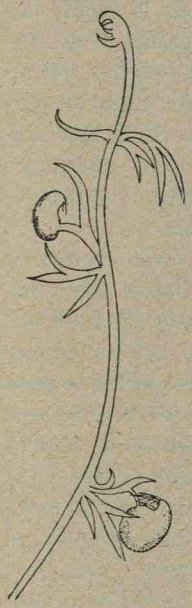


Fig 156. — Portion du phyllome d'*Utricularia minor*, qui fonctionne comme tige ramifiée.

marginale, il est donc plus ou moins pleuroplaste.

Il paraît que toutes les frondes des Fougères sont dérivées de feuilles primordiales à ramification dichotomique comme cela se voit clairement lors du développement de la première feuille *(fig. 160)*.

Souvent le sommet lui-même finit par se transformer en un lobe de même forme que les latéraux *(Adiantum)* et la croissance est arrêtée. Mais chez les Gleichéniacées, dont les feuilles sont ramifiées sur le type penné, le point végétatif arrête sa crois-

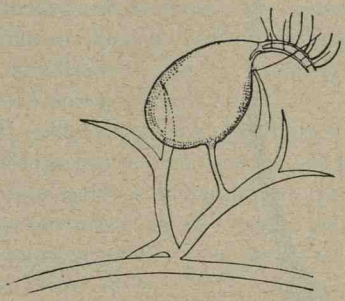


Fig. 157. — *Utricularia vulgaris*, portion d'un phyllome avec lobes foliacés et lobes ascidies.

sance, tandis que se développent latéralement les ramifications plus anciennes; ce point végétatif est alors recouvert, soit par des lobes rudimentaires qui fonctionnent comme écailles, soit par des poils qui l'entourent *(fig. 153)*. Après un temps de repos, la croissance reprend de nouveau, si bien que la fronde en question est définitivement constituée par une série d'articles superposés et qui correspondent à chaque renouveau d'activité ; ces feuilles parfois immenses s'élèvent alors jusque sur les arbres.

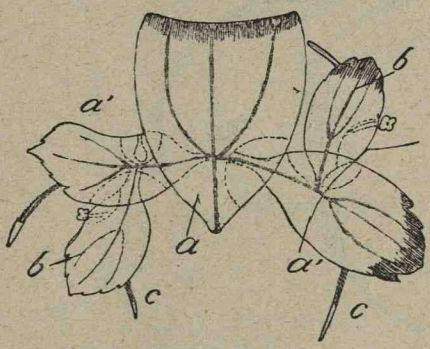


Fig. 158. — *Lemna trisulca*. Ramification des phyllomes qui se substituent aux axes manquants ; *a*; phyllome portant à sa face inférieure des proliférations foliacées qui prolifèrent à leur tour.
(D'après HEGELMAIER.)

Le type le plus élevé de cette catégorie est fourni par le genre *Lygodium*

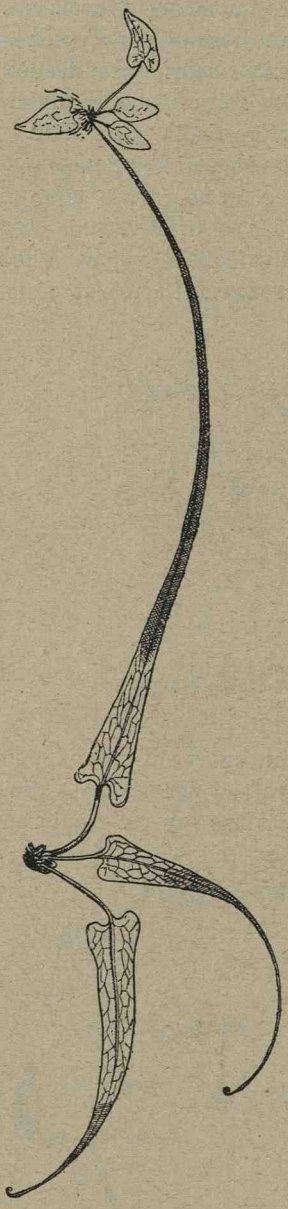


Fig. 159. — *Scolopendrium rhizophyllum* (Creeping fern), fougère qui dans la nature produit au sommet de ses frondes pousses et racines.

(fig. 154). Fougère dont le rachis des feuilles est voluble et paraît avoir une croissance indéfinie; ces feuilles qui atteignent une très grande longueur peuvent remplir toute une serre et leurs ramifications, disposées en alternance chez les espèces volubles, simulent le feuillage d'une tige liane.

On rencontre aussi une croissance indéfinie des organes foliaires chez quelques espèces d'*Utricularia* où les feuilles constituent le végétal tout entier jusqu'au moment où se forment les pousses florifères. A la germination on voit sortir de l'embryon une dizaine de feuilles étroites *(Utricularia vulgaris, fig. 155)* qui tantôt s'allongent en pousses ramifiées tantôt développent des ascidies qui fonctionnent comme trappes à animaux; c'est un insectivore. Le mode de ramifi-

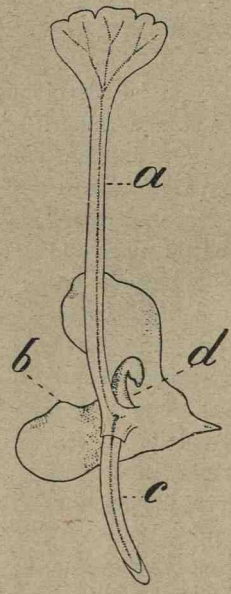


Fig. 160. — Cotylédon de Fougère; *b*, prothalle; *c*, racine.

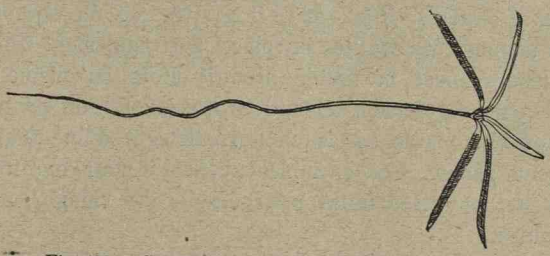


Fig. 161. — Cotylédons verticillés de l'*Abies pectinata*.

cation de ces feuilles et leur développement rappellent celui des Fougères; les lobes se dichotomisent et deviennent, en se ramifiant, les pinnules plus ou moins découpées dont la *fig. 156* donne l'idée; certains lobes ne prennent pas ce développement mais deviennent des ascidies *(fig. 157)*.

Ce qu'il y a de très intéressant, c'est que, du côté supérieur, au-dessous du point végétatif, naissent des primordiums qui, devenant des pousses, sortent de l'eau et portent de petites écailles. Enfin, au bout d'un certain temps, s'élève de ces phyllomes, une tige dressée qui se termine par une inflorescence. Cet *Utricularia* ne produit pas de racines.

Les Lemnacées *(fig. 158)* réalisent un développement semblable; on n'y peut distinguer de vraies tiges.



Fig. 162. — *Aponogeton distachyus*. *I*, embryon différencié en un cotylédon réservoir charnu *a*, une gaine *c* et une plumule (bourgeon) *b*; *II*, vue de face du même *III*, germination plus avancée; *b*, coléoptile.

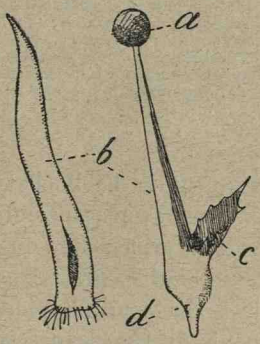


Fig. 163. — Cotylédon suçoir de Monocotylédonée; à gauche embryon d'*Alisma Plantago* avec cotylédon engainant; à droite germination de l'*Agave Wizlizeni*; *a*, semence; *b*, cotylédon; *c*, plumule.
(LUBBOCK.)

Chez les Fougères *(fig. 159)*, il arrive que du sommet, ou au-dessous du sommet des feuilles en place, sort également un axe feuillé adventif; généralement la feuille produit alors en même temps des racines endogènes également adventives qui fixent son sommet au sol. Alors la nouvelle plante est issue normalement d'une feuille dont le sommet prend racine. Ces exemples suffisent pour montrer combien sont vaines les tentatives faites pour établir des catégories morphologiques absolues.

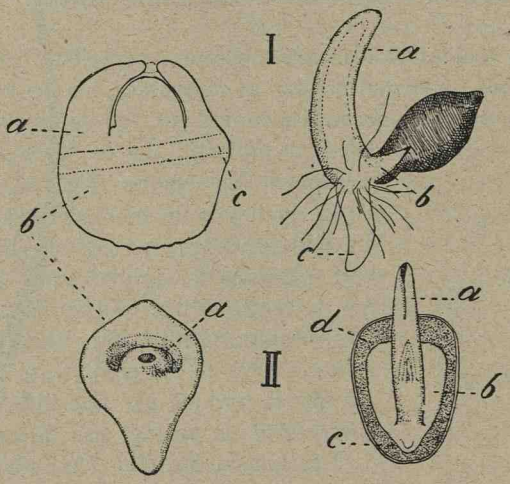


Fig. — 164. — I. Embryon de *Cyperus* ; à gauche : *b*, le suçoir *c*, zone d'allongement intercalaire qui séparera le suçoir de la coléoptile *a* ; à droite, germination ; de la zone d'allongement est sortie la radicule ; la coléoptile a été séparée par un entrenœud du cotylédon-suçoir dédoublé ; *II*, à gauche, embryon de *Hordeum* ; on voit en *a*, la ligule qui deviendra coléoptile ; à droite : un schéma montrant la relation de l'embryon vis-à-vis du tissu nourricier *d* ; *b*, scutellum ; *c*, origine endogène de la radicule ; *a*, coléoptile élevée par l'allongement d'une zone basilaire.

(En partie d'après GŒBEL.)

A côté des feuilles habituelles, qui fonctionnent comme appareil d'assimilation, nous avons plusieurs catégories d'appareils foliacés qui, nés à la façon d'un primordium ou nés comme pousse latérale d'une tige à la façon d'une feuille, prennent un développement particulier, et au lieu d'aboutir à une feuille typique munie d'un pétiole et d'un limbe ordinaire produisent des organes souvent hautement différenciés. Lorsqu'il sera question de la fleur nous verrons de nombreux exemples de ces déviations.

Mais déjà dans les appareils végétatifs nous en trouvons plus d'un dont la nature, à ne considérer que l'état définitif, est problématique.

Les premières feuilles qui se développent à partir de l'embryon sont nommées *cotylédons*. Chez les Fougères, le cotylédon est généralement plus simple que les feuilles qui se développent dans la suite *(fig. 160)*.



Fig. 165. Plantule de *Tilia* (D'après LUBBOCK.)

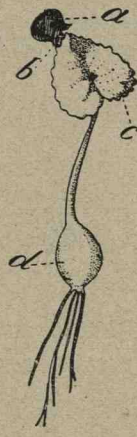


Fig. 166. — Germination du *Cyclamen* ; *a*, tégument séminal ; *c*, cotylédon unique ; *b*, sommet du cotylédon fonctionnant comme suçoir. (GŒBEL.)

Les Cycadacées et plusieurs Conifères ont des cotylédons fort simples. Chez les Monocotylédones le cotylédon peut n'être qu'un corps cylindrique ou aplati terminant un *protocorme* ou corps végétatif em-

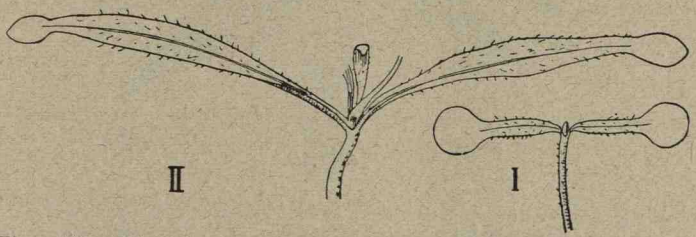


Fig. — 167. — Métamorphose des cotylédons dans l'*Œnothera bistorta* *I.* premier stade ; *II*, développement de la partie basilaire. (D'après LUBBOCK.)

bryonnaire indifférencié. A la base de cette feuille spécialisée naît un bourgeon. Or le cotylédon peut être un réservoir; il est alors charnu, rempli d'amidon, d'huiles et de matières protéiques *(Aponogeton, fig. 162)*; ou bien il est un organe spécialisé, un suçoir au moyen duquel

la plante en germination digère les réserves déposées dans la semence, autour de l'embryon.

Chez beaucoup de Monocotylédones cette première feuille est à peine

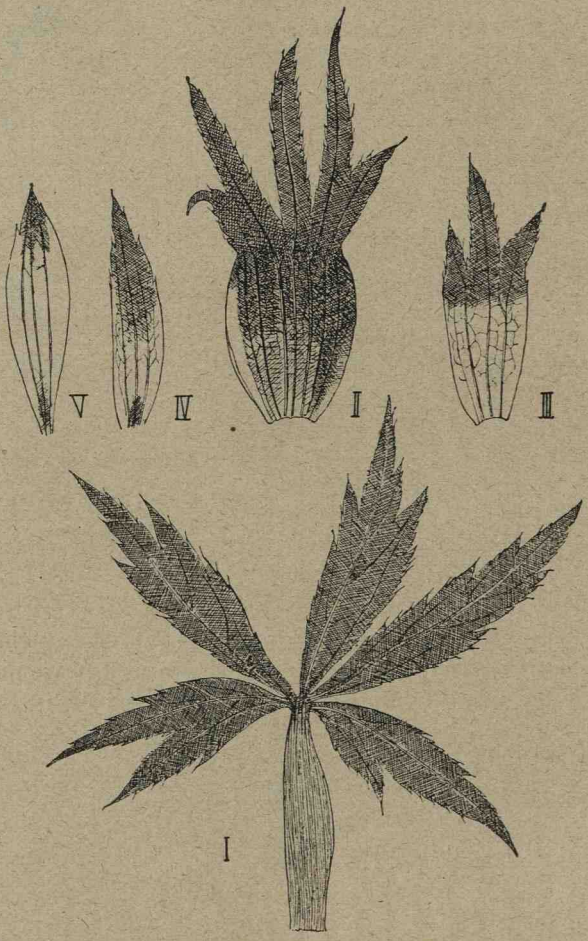


Fig. 168. — *Astrantia major* Feuilles successives dans la région florifère. *I*, le pétiole est remplacé par la gaine; IV-V, feuilles (bractées) plus rapprochées du sommet; la gaine l'emporte sur le limbe qui se simplifie. On a représenté en gris les portions vertes.

déviée; elle possède un limbe, une gaine. Chez les moins compliquées le sommet du cotylédon fonctionne comme suçoir tandis que sa base s'allonge beaucoup *(fig. 163)*. Mais cette structure assez simple qui est celle de beaucoup de Liliacées est remplacée chez d'autres par des appareils

accessoires qui montrent déjà une complication plus grande, associée à une division de fonctions.

On peut suivre assez nettement le développement de ce que l'on a appelé *suçoir (scutellum)* et coléoptile des embryons de Graminées en comparant les formations homologues des Cypéracées. En principe, le cotylédon des Cypéracées ou des Tradescantiées ne diffère de celui des

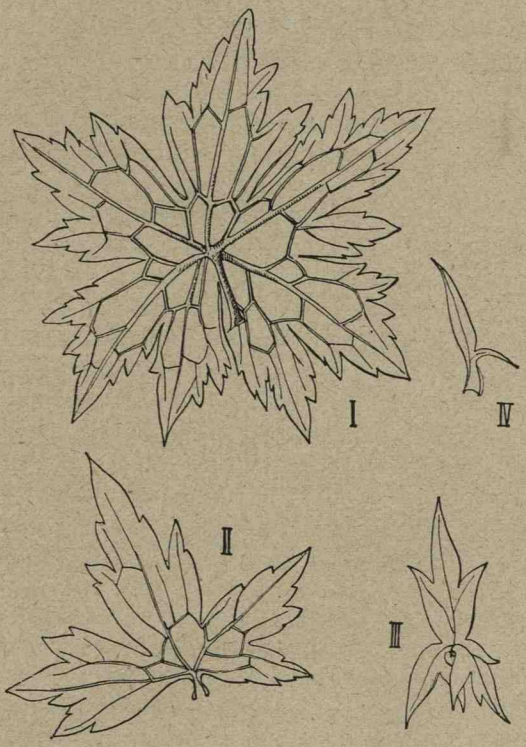


Fig 169. — Feuilles (bractées) dans la région florifère de l'*Aconitum Lycoctonum*. *I.* feuille palmilobée ; *II*, plus simplifiée ; *III-IV*, réduites à un limbe rudimentaire sans pétiole.

Alismatacées et des Liliacées que par la production d'une espèce de stipule intra-pétiolaire *(fig. 164)*.

Elle est bien visible dans le genre *Cyperus; fig. 164, I, b* donne l'idée d'un stade plus avancé; la stipule intra-pétiolaire s'est élevée en forme de cornet entourant la plumule; par une croissance intercalaire l'épipode du cotylédon est séparé par une espèce d'entrenœud.

Dès ce moment-ci, le cotylédon est dédoublé en un suçoir *(b)* et une coléoptile *(a)*. Cette morphologie permet de lire la morphologie du coty-

lédon des Graminées. Si nous examinons un embryon non mûr de *Hordeum* ou de *Zea Mays* nous voyons que la coléoptile naît à la façon d'une stipule intra-pétiolaire qui s'allonge à mesure que s'allonge aussi le bourgeon. Cette stipule peut, comme chez d'autres Monocotylédones, se séparer du cotylédon suçoir par l'allongement intercalaire de la tige qui les supporte *(fig. 164, II)*.

Chez les Dicotylédones il y a ordinairement deux feuilles cotylédonaires opposées (rarement une seule) qui doivent être considérées comme des déviations plus ou moins accentuées du développement habituel

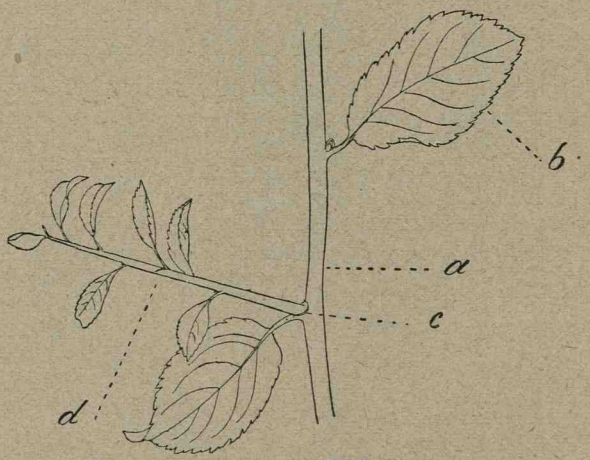


Fig. 170 — Prunus spinosa. a, rameau ; *b*, feuille du rameau long ; *c*, feuille à l'aisselle de laquelle le rameau épineux *d* s'est développé.

dans les circonstances particulières de la vie embryonnaire (défaut de place, forme du sac embryonnaire, nourriture abondante, parasitisme).

La forme des feuilles cotylédonaires rappelle parfois celle des feuilles ordinaires *(Tilia, Dalechampia, Ipomœa Quamoclit [Cyclamen*, un seul cotylédon]) ; mais le plus souvent, les cotylédons ont une forme simple à limbe elliptique, orbiculaire ou linéaire; il est assez rare que le cotylédon ait une morphologie plus compliquée que celle de la feuille assimilatrice *(fig. 165)*.

Dans les Œnothéracées on peut assister à une véritable *métamorphose* des cotylédons. Les deux cotylédons primitifs qui sont ici des réservoirs, sont ordinairement oblongs ou orbiculaires-sessiles ou à peine pétiolés; mais, immédiatement après la germination, ils subissent un développement basiplaste qui fait naître un appareil foliaire surajouté, poilu, plus ou moins denté et qui a, maintenant, la fonction assimilatrice *(fig. 167)*.

On saisit bien, dans cet exemple, combien fonction et morphologie sont intimement dépendants.

Les feuilles déviées du type vrille sont étudiées à propos des vrilles d'origine variée.

Durant l'évolution d'une plante, les feuilles sont souvent très dissemblables aux différentes époques. C'est ainsi que les feuilles basilaires de beaucoup de végétaux herbacés sont autres que celles des tiges aériennes. Cette même différence s'observe dans la partie supérieure de la tige, où, en raison du développement des appareils floraux, il se fait, en général, un appauvrissement dans la morphologie des phyllomes. Si elles sont profondément divisées sur la tige elles deviennent souvent plus simples vers l'inflorescence. Elles finissent parfois par se réduire à cette portion de la feuille à laquelle on donne le nom de gaine ou d'hypopode *(Astrantia major, fig. 168)*.

Ces déviations ou arrêts de développement en tant qu'intensité de différenciation ne sont cependant pas de nature à empêcher ces feuilles de prendre parfois un grand accroissement. Il faudrait, en effet, toujours séparer ces deux notions : croissance et évolution. Un appareil peut atteindre une grande dimension et rester à un degré d'évolution inférieur et *vice versa*. Dans le développement de la feuille, nous avons noté plusieurs stades successivement parcourus jusqu'à l'état définitif. Plus une feuille, dans son évolution, réalisera de stades successifs, plus on la considérera comme compliquée. Dans une série donnée, tous ces stades sont parcourus à des degrés divers. Or, nous avons vu que cette évolution se fait, chez la plupart des végétaux, pendant que les phyllomes sont encore enfermés dans le bourgeon. Mais au début du développement, à partir de l'embryon, le métabolisme chimique de la germination est assez intense pour restreindre l'activité de l'évolution des jeunes feuilles. Aussi voyons-nous le plus souvent ces premières feuilles évoluer moins loin que les suivantes.

Puis lorsque, dans une pousse florale, se développent à la fois fleurs et feuilles, l'activité du développement qui se fait dans les bourgeons floraux arrête les feuilles dans leur développement, aussi les voit-on rester à un degré d'évolution primitif. Néanmoins, la différenciation des appareils floraux étant faite, il arrive souvent que ces phyllomes attardés dans leur différenciation prennent une grande dimension, sans pour cela continuer leur évolution (qui est toujours gemmaire). Ainsi se dilatent beaucoup de phyllomes attardés en pièces d'un involucre parfois fort brillant *(Astrantia major)*.

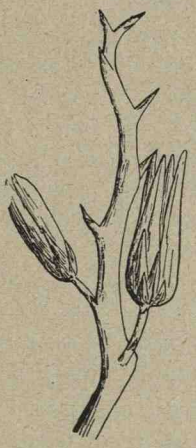


Fig 171 — Sonchus cervicornis.

Faisons remarquer tout spécialement que l'histoire du développement et du progrès organique des appendices foliacés est celle du bourgeon avant l'épanouissement. La morphologie comparée des appareils adultes est incapable de pénétrer plus avant dans le mystère des affinités et des homologies. Toute organographie rationnelle comparée doit donc être basée sur la connaissance des organes, de leur apparition à leur état définitif.

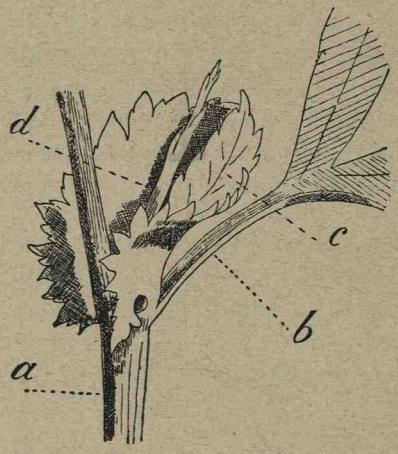


Fig. 172. — Crataegus oxyacantha ; a, rameau ; *b*, feuille munie de stipules *c* à l'aisselle de laquelle naît un rameau spinescent *d*.

Une comparaison des appareils adultes peut n'avoir aucune signification tant qu'on ignore l'histoire du développement.

Nous verrons, quand il sera question de la morphogénèse expérimentale, combien ces principes sont importants.

Il est cependant des cas où un organe déjà différencié ayant déjà fonctionné peut continuer son évolution, par conséquent se transformer. C'est à ces cas seulement que convient le terme de *métamorphose*.

Parmi les déviations du type habituel que subissent les membres homologues ou analogues du végétal, il faut citer, en première ligne, les *épines*. Ces épines sont d'origine axiale, radicale ou foliaire. Tous les membres du végétal sont représentés dans cette catégorie biologique (organes floraux y compris).

Rameaux épineux. — La première catégorie est celle des rameaux qui, tout d'abord normaux, portent des feuilles et des inflorescences; puis, les unes et les autres tombées, l'allongement du rameau se continue pendant un temps, s'arrête ensuite et le rameau se métamorphose en épine par sclérose *(Prunus spinosa) (fig. 170)*.

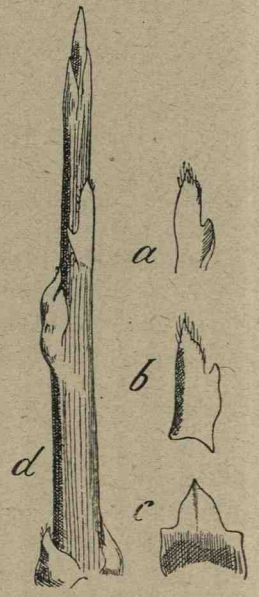


Fig. 173. — Id., Détail du rameau spinescent *d*, portant les feuilles rudimentaires *a*, *b*, *c*.

Dans l'*Asparagus horridus* les rameaux sont tout d'abord herbacés; ils portent des phyllomes rudimentaires et des fleurs denses. A ce moment ils sont si tendres qu'on les mange à la façon des Asperges (*Asparagus officinalis*). Ils fleurissent, puis s'allongent et s'épaississent en s'indurant.

Dans le *Smilax balearica* non seulement les stipules deviennent épineuses, mais les rameaux eux-mêmes durcissent tardivement et se terminent en épines.

Il faut aussi faire rentrer dans cette catégorie les curieuses épines du *Sonchus cervicornis* qui sont formées par les inflorescences dont les bourgeons inférieurs deviennent des fleurs tandis que les supérieurs s'allongent immédiatement en épines (*fig. 171*). Mais dans les plantes épineuses les plus caractérisées comme le *Cratægus oxyacantha* [Aubépine], le *Polygala Balansæ*, le *Hualania colletioides* ou les *Colletia* sur les jeunes rameaux verts qui finiront par s'allonger et se durcir en épines, l'évolution des phyllomes s'arrête de bonne heure ou bien ils restent rudimentaires et tombent peu après leur apparition (*fig. 173*). Dans le *Citrus trifoliata* et d'autres espèces spinescentes on trouve à l'aisselle de chaque feuille un bourgeon dont l'un ou même les deux premiers phyllomes ont évolué en longues épines (*fig. 174-175*).

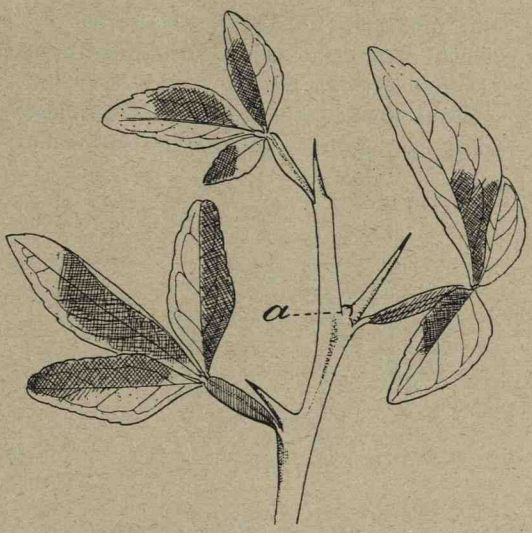


Fig. 174. — *Citrus trifoliata*, rameau feuillé, à feuille composée : *a*, bourgeon.

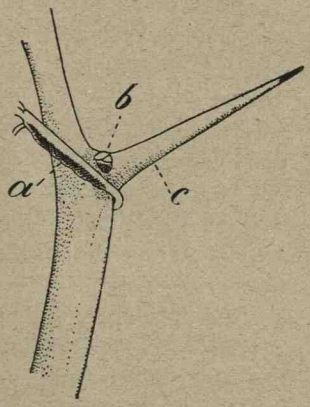


Fig. 175. — *Id.*, *a*, pétiole de la feuille à l'aisselle de laquelle s'est formé le bourgeon *b* dont la première feuille *c* est spinescente.

Les épines si abondantes sur les tiges charnues des Cactées sont éga-

lement des phyllomes spinescents; on trouve tous les passages entre des épines typiques et des feuilles; de même chez *Berberis* [Epine-vinette], où se produit l'évolution inverse; ici en supprimant l'axe terminal, le point végétatif d'un axe secondaire se développant, les feuilles qui y évoluent prennent toutes les formes intermédiaires entre les épines vraies et les feuilles *(fig. 176)*.

Beaucoup de feuilles de plantes des contrées sèches deviennent épineuses, c'est-à-dire transforment leur sommet en une pointe plus ou moins dure; nous citerons les feuilles aciculaires épineuses des *Juniperus*; dans les Andes bon nombre de plantes appartenant aux familles les plus diverses, terminent leurs feuilles en épines. En général, la spinescence est due au développement, dans la partie terminale, d'un tissu sclérotique.

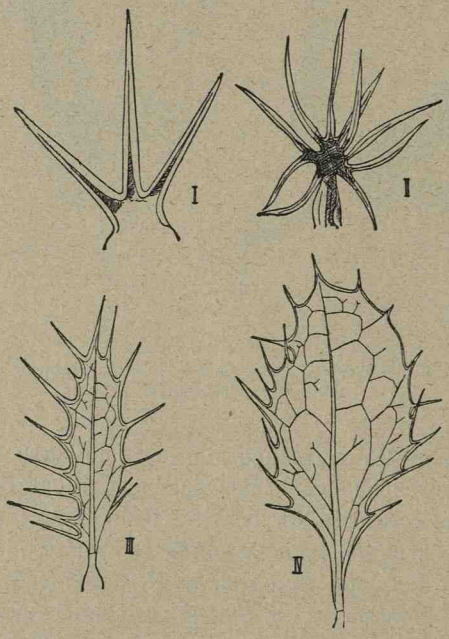


Fig. 176. — *Berberis vulgaris*, passages entre les feuilles trifurquées spinescentes des rameaux longs et les feuilles assimilatrices des rameaux courts.

Chez nous, l'*Ilex Aquifolium* [Houx], dont les feuilles sont coriaces, a des feuilles garnies d'épines qui sont des lobes de bonne heure transformés.

Mais tandis que chez ces plantes l'évolution directe amène, dans les conditions habituelles, les primordes jusqu'à la production des épines, chez les Astragales épineux, l'épine foliaire ne s'établit réellement qu'après le développement des feuilles pennées et après la chute des folioles. Alors le rachis foliaire continuant à se développer, à s'allonger, se transforme en une longue épine. Il y a, ici, vraiment *métamorphose*.

Les stipules elles-mêmes sont souvent après leur première évolution transformées en épines. Ainsi dans le *Robinia pseudo-Acacia* [Robinia, faux Acacia] où elles persistent après la chute des feuilles changeant ainsi de fonctions *(fig. 177)*.

Chez quelques Acacias proprement dits, ces stipules-épines deviennent assez fortes pour qu'on s'en serve comme pointes de flèches ou comme

alènes. Dans l'*Acacia sphærocephala* ces stipules persistantes non seulement sont épineuses mais elles sont bientôt vidées et communiquent avec l'atmosphère au moyen d'une ouverture par laquelle pénètrent des fourmis qui y élisent domicile *(fig. 178)*. On appelle cette association d'une plante avec des fourmis : *Myrmécophilie.*

Enfin, des racines elles-mêmes peuvent se développer en épines. Ainsi chez les Palmiers *Acanthorhiza* les racines qui sortent du tronc au-dessus de la base se dirigent horizontalement, perdent leur coiffe et sclérifient leurs tissus. Les racines épines du *Dioscorœa prehensilis* et d'autres *Dioscorœa* se forment tout autour d'un tubercule qui est ainsi protégé. C'est aussi sur une tige souterraine que se forment les lacis de racines épines qui caractérisent une Iridée xérophyte du genre *Moræa*. Sur les tubercules d'un épiphyte de la Malaisie, le *Myrmecodia echinata*, plante myrmécophile, c'est-à-dire donnant, dans des chambres disposées comme à cet effet, *asile à des fourmis*, se voient un grand nombre de racines sans coiffe qui, rapidement, se sclérifient.

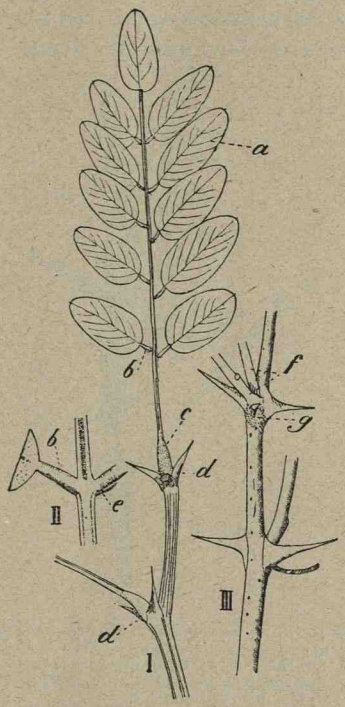


Fig. 177 — Stipules épines du *Robinia pseudo-Acacia*. *I*, rameau portant la feuille *d*, dont le limbe n'est pas dessiné ; *d*, stipules ; *c*, renflement basilaire de la feuille composée ; *b*, renflement basilaire de chaque foliole ; *II*, portion du rachis foliaire ; *b*, renflement basilaire de la foliole ; *III*, rameau muni de stipules spinescentes ; *f*, rameaux axillaires.

Tiges ou Axes.

Les tiges ou axes sont les appareils qui supportent les feuilles. Ils procèdent du bourgeon, de l'embryon ou des bourgeons latéraux quand il s'agit des ramifications *(fig. 179)*.

Le bourgeon est un cône végétatif (donc axe) couvert de jeunes feuilles aux divers degrés de développement. Comme d'ordinaire le développement des feuilles est tout d'abord plus rapide que celui du cône qui les porte, les plus anciennes dépassant les plus jeunes, elles les recouvrent tant en longueur qu'en largeur. Leur croissance étant en outre exagérée sur le côté dorsal, chaque feuille s'applique en forme d'écaille sur les suivantes. Il en résulte un cône couvert par l'imbrication des

feuilles jeunes, c'est ce qu'on appelle un bourgeon en activité *(fig. 180)*. A une distance variable du sommet l'axe s'allonge et tend à séparer les feuilles qui étaient tout d'abord contiguës. Le point végétatif produisant continuellement de nouveaux tissus, ceux-ci n'ont plus qu'à s'allonger pour écarter les feuilles et leur permettre de s'étaler. On peut facilement s'assurer de ce fait en portant vers le sommet d'un axe en développement, à des distances égales, des traces à l'encre de Chine. L'écartement de ces repères, dans un temps donné, sera l'expression de la rapidité de l'allongement.

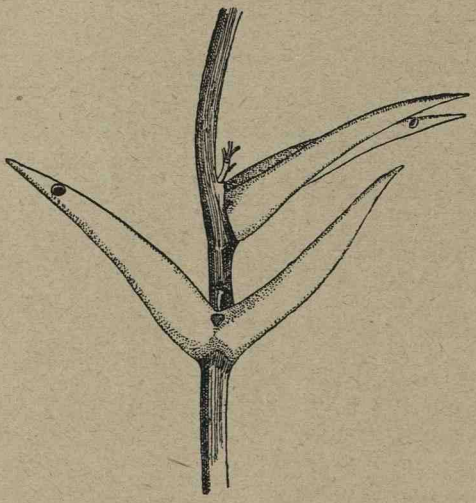


Fig. 178. — Rameau d'*Acacia sphaerocephala* portant des stipules persistantes et grossies après la chute des feuilles. On voit à gauche un trou par lequel pénètrent des fourmis qui y élisent domicile ; à l'aisselle des stipules, des rudiments d'axes.

Chez les végétaux, où les tiges s'allongent peu, les feuilles restent imbriquées ou au moins rapprochées; chez les lianes, au contraire, où les axes s'allongent beaucoup, les feuilles peuvent être extrêmement éloignées (surtout pendant les premières périodes, alors que la liane tend vers la lumière).

Dès le début, on voit souvent apparaître (chez les plantes supérieures Angiospermes), à l'aisselle, c'est-à-dire à l'angle formé par la base de la feuille et le cône végétatif, un nouveau cône végétatif (v. *fig. 179-180)*.

Ce cône axillaire peut rester rudimentaire ou se couvrir bientôt de feuilles comme le cône terminal. Ainsi, à chaque base de feuille on a, en puissance, le renouvellement du végétal. Ces bourgeons axillaires sont souvent protégés uniquement par la base de la feuille; cette base peut être engainante ou constituée de telle façon que le bourgeon puisse s'y loger aisément, par exemple, dans une dépression de la base du pétiole *(fig. 181)*.

Chez les plantes à feuilles caduques cette protection cesse ordinairement d'être efficace au moment de la chute.

Les feuilles extérieures des bourgeons de certaines de nos plantes fonctionnent provisoirement comme appareil protecteur pendant la

période de repos hivernal en se plissant de telle manière qu'elles arrivent à recouvrir les suivantes; en outre elles se garnissent d'une laine abondante *(Viburnum Lantana, Pterocarya caucasica) (fig. 182)*. Mais d'ordinaire, les feuilles extérieures du bourgeon hibernant sont modifiées, ordinairement simplifiées, écailleuses. Chez les plantes à feuilles composées *(Fraxinus, Æsculus)*, les écailles qui recouvrent le bourgeon sont simples et imbriquées par paires et épaissies; il en est de même dans l'*Æsculus Hippocastanum* (Marronnier d'Inde), mais ici la protection est rendue plus effective par un enduit résineux. Ces écailles ont la valeur de feuilles primitives alors qu'elles ne sont encore composées que d'une gaine (protophylle). Dans le *Viburnum Opulus*, les écailles du bourgeon sont simplement trilobées comme l'est au début le protophylle *(fig. 135, I)*. Un cas très particulier est celui des Castanéacées chez lesquelles les écailles du bourgeon sont des stipules; entre elles, le limbe est si rudimentaire qu'à ce moment on ne l'aperçoit plus. Ici donc, les écailles sont disposées deux par deux.

Dans beaucoup de bourgeons on peut constater de l'extérieur à l'intérieur une complication progressive à laquelle on a donné autrefois, mais bien à tort, le nom de métamorphose. Ce sont des états divers de développement de primordiums primitivement semblables mais qui ont chacun manifesté une évolution particulière.

L'exemple classique est celui des Cerisiers *(Prunus cerasus)*; les écailles extérieures sont restées à l'état de protophylles. Sur les suivantes on voit les rudiments du

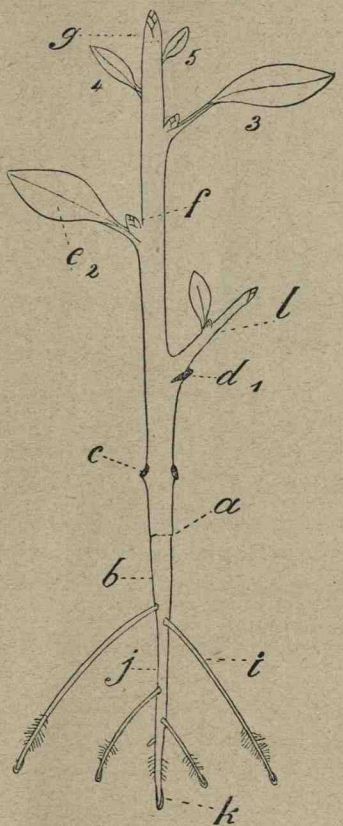


Fig. 179. — Schéma représentant l'ordonnance des membres sur un axe de Spermaphyte ; *a*, collet ; *b*, racine terminale; *c*, cicatrices laissées par la chute des cotylédons; *d* cicatrice laissée par la chute d'une feuille ; e_2, seconde feuille munie du bourgeon axillaire *f*; 3-5, feuilles successivement développées ; *g*, bourgeon terminal ; *l*, ramification née à l'aisselle de la feuille *d*, avec une feuille, un bourgeon axillaire et un bourgeon terminal ; *i*, racine latérale d'origine endogène munie de poils absorbants terminée par une coiffe désignée par *k* sur la racine terminale.

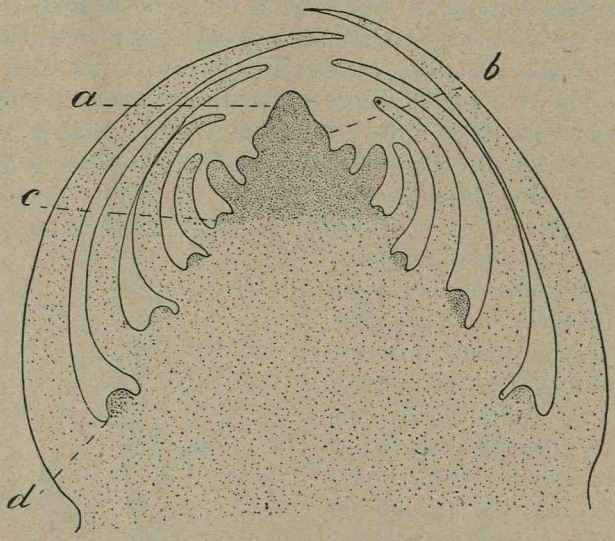


Fig 180 — Schéma représentant l'ordonnance des pièces dans un bourgeon en activité. *a*, point végétatif terminal ; *b* primordium d'une première feuille ; *c*, point végétatif latéral à l'aisselle d'une feuille en différenciation ; *d*, point végétatif latéral à l'aisselle d'une feuille plus ancienne.

limbe et des stipules insérés sur la gaine; puis gaine et stipules l'emportent beaucoup sur le développement du limbe; enfin les stipules sont encore très allongées et, finalement, elles ont la longueur normale. Les écailles du bourgeon des *Ribes* sont également des phyllomes au stade écaille; de l'extérieur à l'intérieur du bourgeon on voit le limbe progressivement augmenter et l'emporter finalement sur la gaine *(fig. 183)*. Ces exemples nous montrent combien le développement du protophylle peut varier selon la position que les feuilles occupent dans le bourgeon. Il est évident que des appareils protecteurs de ce genre sont surtout efficaces dans les régions où le

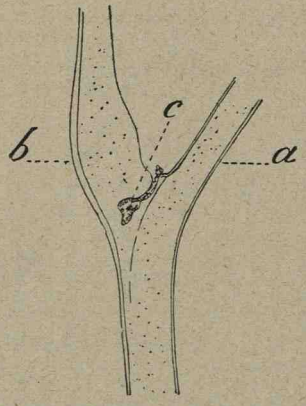


Fig. 181. — Robinia pseudo-Acacia ; section longitudinale passant par la base du pétiole porté sur le rameau *a ; b*. pétiole ; *c*, cavité à la base de ce dernier dans laquelle sont protégés les bourgeons.



Fig. 182. — Viburnum Lantana, bourgeon protégé par des feuilles plissées et tomenteuses.

danger de dessiccation est grand pendant la période de repos (hiver ou période de sécheresse). Les bourgeons des plantes aquatiques submergées ne sont pas ordinairement protégés par des écailles et on conçoit que cette protection, efficace surtout contre la dessiccation, soit ici inutile. Mais on trouve chez ces plantes des *hibernacles*, sorte de bourgeons bulbilles *(Hottonia, Utricularia, Potamogeton)*. Ce sont souvent de simples bourgeons de la tige dressée *(P. acutifolius)* dont les feuilles sont protégées par leurs ligules plus développées que dans le cas ordinaire. Dans le *P. crispus*, c'est un sommet de branche dont la base persistante des feuilles s'épaissit. A l'aisselle de chaque feuille est un bourgeon caché par la ligule.

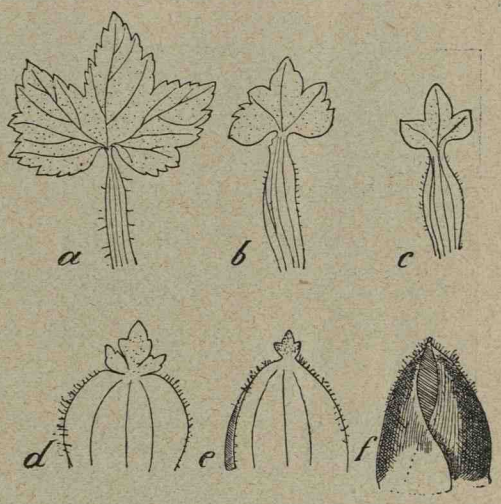


Fig. 183 — *Ribes*. *a*, feuille intermédiaire entre une feuille assimilatrice et la feuille écaille à gaine très développée ; *a-f*. on voit que, à mesure que la feuille prend une fonction protectrice, la gaine l'emporte sur le limbe qui reste de plus en plus rudimentaire.

On peut aussi partir de l'embryon pour caractériser les membres du végétal.

Ainsi dans un embryon de Monocotylédonée on distingue un organe appendiculaire unique correspondant à une feuille normale; dans les cas les plus généraux cette feuille cotylédonaire est portée par un axe, le premier entrenœud, auquel on peut donner le nom d'*hypocotyle* ou *protocorme*. Parfois il se continue en une racine terminale d'origine exogène (Aponogétonacées *(fig. 162)*. Plus souvent, au contraire, la racine est endogène. Il arrive assez souvent que cette portion de l'embryon se transforme en un tubercule; la tige proprement dite se développe aux dépens du point végétatif du bourgeon.

Chez les Dicotylédonées il y a, aussi au-dessous des deux premières feuilles, entre lesquelles est situé le bourgeon terminal, un axe ou hypocotyle qui, comme dans le cas précédent, se continue dans la racine terminale.

A l'aisselle des cotylédons se forment souvent des bourgeons *(Phaseolus)*, mais il arrive qu'ils ne se développent pas.

Ramification des tiges.

La croissance des tiges peut être indéfinie ou définie. Dans le premier cas, le bourgeon terminal fonctionne indéfiniment. Il est la clef de voûte



Fig. 184. — *Abies Pinsapo.* L'arbre est terminé par une flèche dont le sommet est occupé par le point végétatif à développement indéfini.

de tout l'appareil extérieur. Tout ce qui est au-dessous et qui appartient à l'axe ou ses dépendances en dérive. Il se maintient indéfiniment jeune, il persiste plus d'une année, des siècles, des milliers d'années *(Sequoia)* Conifères géants de l'Amérique du Nord *(Sierra Nevada)*.

Il est à proprement parler le chef; tout ce qui est au-dessous est fonction de sa présence, est lié à son existence. La preuve de cette dépendance nous est fournie par l'architecture des grands Conifères: tant que dure



Fig. 185. — *Phœnix dactylifera* (Elche, Espagne). Le point végétatif ayant été détruit, le tronc s'est ramifié en candélabre.

et que fonctionne le point végétatif terminal, l'axe principal l'emporte sur les ramifications; la flèche s'élève indéfiniment. Mais si, par un accident, cette flèche est détruite, l'une ou plusieurs des branches situées

au-dessous se relèvent et fonctionnent comme flèche. La dépendance mutuelle est ainsi évidente. Chacun connaît les formes balais imposées aux végétaux arborescents (Platanes, Saules, etc.), par l'ablation des rameaux principaux. Cette dépendance entre les ramifications d'une même plante détermine le facies habituel du végétal. D'autre part, si le bourgeon terminal se développe normalement, les bourgeons latéraux à

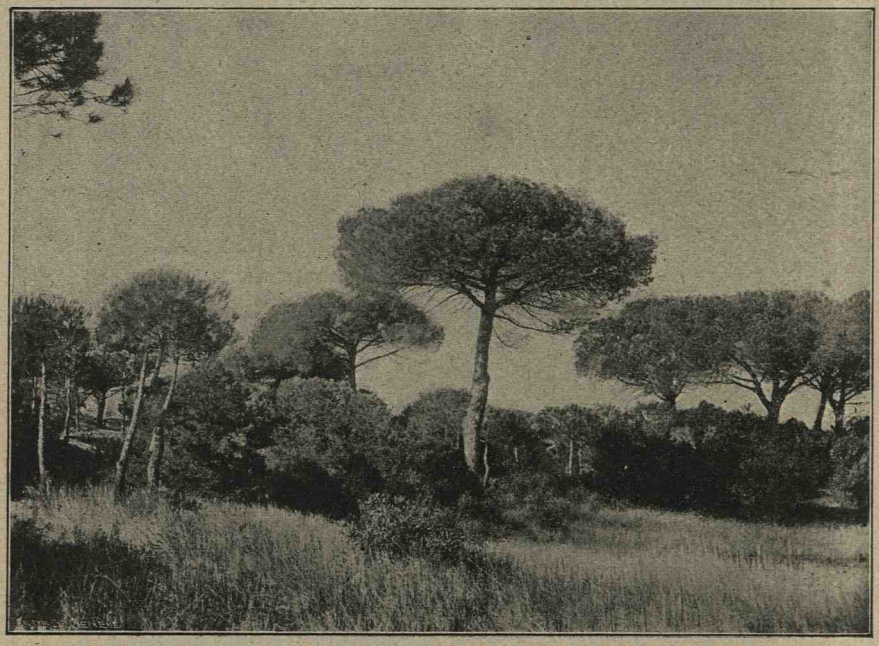


Fig. 186. — *Pinus Pinea*. sur les dunes anciennes de la Sylve-Réal. Camargue. On voit la forme en parasol résulter de l'arrêt de croissance du sommet, ce qui provoque l'accélération de celle des branches subapicales (photographie tirée de Flahault. Camargue).

l'aisselle des feuilles restent rudimentaires. Souvent, l'ablation du sommet leur permet de se développer. Leur passivité est donc fonction de l'activité du bourgeon principal ou des bourgeons principaux. Il est peu de plantes, au total, dont la tige ne se ramifie pas. Les Palmiers ne sont ordinairement pas ramifiés ; on voit, cependant, ici et là, des troncs ramifiés en candélabres (Phœnix d'Elche, en Espagne) *(fig. 185)*.

Il y a, en puissance, à l'aisselle de chaque feuille, une ramification, un bourgeon. Même lorsque la plante est ramifiée tous les bourgeons ne se développent pas en rameaux. D'ailleurs, ce développement serait impossible; il arrêterait celui de l'axe principal et tout le végétal prendrait

l'apparence d'un balai. Dès lors, il est évident qu'un petit nombre seulement de rameaux arrive à se développer.

Dans le *Pinus sylvestris* ou le *P. Pinea (fig. 186)*, par exemple, au début, l'axe principal l'emportant sur les rameaux qui sont défléchis, le facies est celui d'une pyramide; cette apparence persiste dans le *P. mon-*

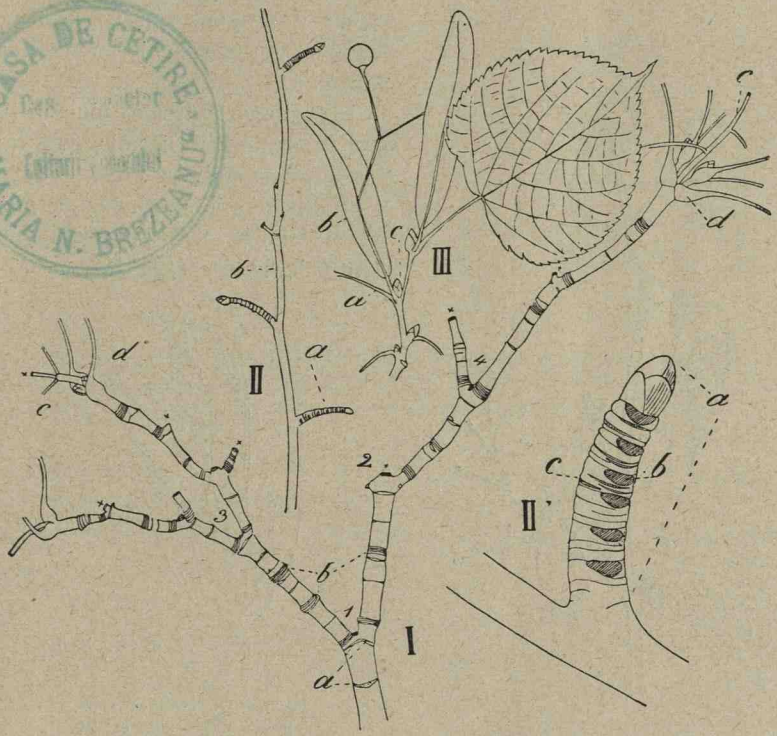


Fig. 187. — *I*, branche de l'*Acer campestre* (Erable). *a*, cicatrices de feuilles tombées; *I*, entre les deux rameaux opposés la cicatrice laissée par l'inflorescence terminale après sa chute; *b*, rameaux portant les cicatrices circulaires des écailles du bourgeon annuel, 2, 3, 4 × sommets successifs, *d*, pétioles des feuilles actuelles. *II*, branche de bouleau; *b*, rameau long; *a*, rameau court; *II'*, rameau court, de sept ans, terminé par le bourgeon *a*; *b*, cicatrices foliaires; *c*, cicatrices semi-circulaires laissées par la chute des écailles du bourgeon. *III*, *Tilia*: *a*, pétiole d'une feuille dont le limbe n'est pas représenté; *b*, bractée fructifère; *c*, bourgeon réparateur.

tana, qui, dans le système naturel, n'est guère éloigné du *P. sylvestris;* mais, chez ce dernier, avec l'âge, la flèche arrête sa croissance et les branches supérieures se relevant, il en résulte la disposition en parasol bien connue.

Dans les inflorescences, qui sont des axes ramifiés, lorsque les rameaux restent courts et relativement égaux, on parle de ramification en

grappe (botrys) ; mais, lorsque les rameaux inférieurs s'allongent de manière à former, avec les supérieurs, une sorte de plateau, on parle de *corymbe*. Lorsque les rameaux l'emportent beaucoup, en longueur, sur la portion de l'axe qui leur a donné naissance, on parle d'*ombelle;* chaque rameau étant, en principe, précédé par une feuille (bractée dans ce cas) ces dernières rapprochées, semblent, comme les rayons qui en partent, disposées au même niveau en une couronne.

Plus importantes, et plus difficiles à comprendre parfois, sont les ramifications définies. C'est le mode de ramification de la plupart de nos arbres feuillés et de beaucoup de plantes herbacées *(fig. 187)*.

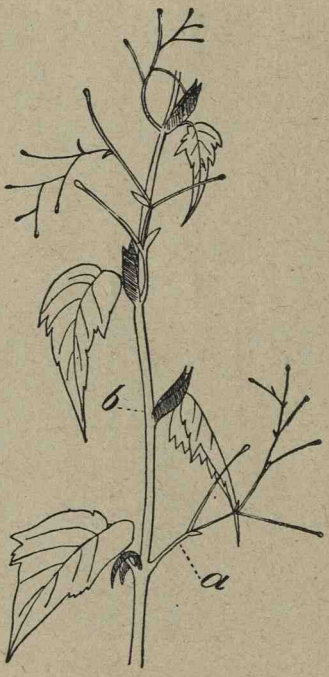


Fig. 188. — Rameau d'*Ampelopsis Veitchii ; a*, vrille terminale qui paraît opposée à la feuille stipulée ; *b*, feuille sur le rameau réparateur qui se termine dans la vrille qui lui est superposée. Chaque rameau vrille est un sympode analogue.

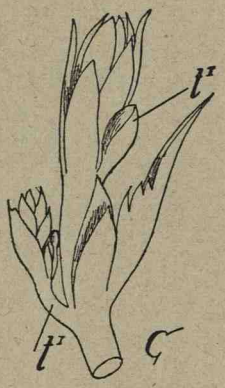


Fig. 189. — Sommet d'une pousse en activité ; *l*, vrille terminant la tige *c* ; à l'aisselle de la feuille inférieure naît un rameau réparateur qui se termine dans la vrille l^{II} ; *Ampelopsis Veitchii*.

Chez celles-ci ,le bourgeon terminal, plus tôt ou plus tard, selon les espèces, cesse de s'accroître ou se transforme en une fleur ou un rameau florifère qui tombent après fructification. Le sommet de la tige est épuisé ; son prolongement sera fourni par un rameau naissant de l'aisselle d'une des feuilles situées plus bas. Cela est très visible dans les Vignes *(fig. 188)*. Chaque vrille ou chaque grappe est la terminaison de la tige, de l'axe. Cette vrille étant déjetée latéralement, il n'est tout d'abord pas évident qu'elle soit réellement la terminaison de la tige *(Ampelopsis*

Veitchii). Mais la constitution même des vrilles et surtout de l'*Ampelopsis Veitchii* nous fournit la démonstration parfaite de ce genre de ramification. Chaque rameau de la vrille rameuse est une terminaison d'axe;

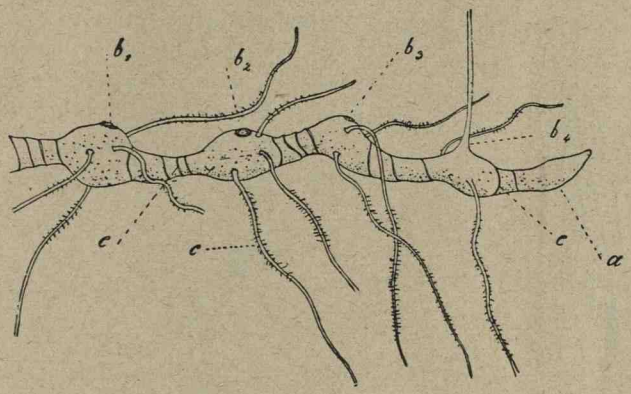


Fig. 190. — *Polygonatum multiflorum.* Rhizome en sympode. b, cicatrice laissée par l'axe terminal qui se dressait à cette époque ; *e*, feuilles écailleuses rudimentaires sur le rameau réparateur qui va se terminer par l'axe dressé b_2, puis par b_3 et finalement b_4, tige dressée actuelle et terminale ; *a*, dernier rameau réparateur.

il n'y a donc rien d'étonnant à ce que la feuille soit opposée à la vrille car elle est portée par cette dernière.

On appelle *sympode* une ramification semblable. Ce mode est plus

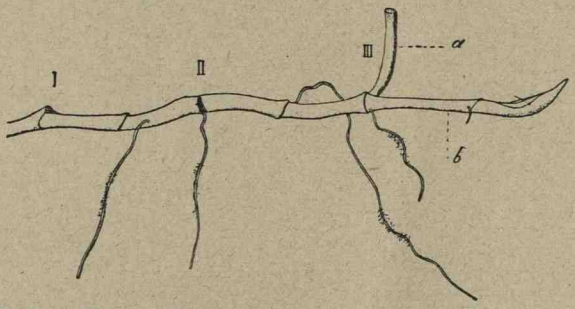


Fig. 191. — Rhizome de *Paris quadrifolia*. *I, II*, cicatrices laissées par la chute de l'axe terminal des années I et II ; le rameau réparateur de cette année s'est relevé en *III* et porte les fenilles assimilatrices (non dessinées) puis donne naissance à l'aisselle d'une feuille rudimentaire, au rameau réparateur *b* dont le sommet se relèvera l'an prochain et portera feuilles et fleurs.

répandu qu'il ne semble au premier abord. Chez les plantes herbacées il est commun en ce qui concerne les rhizomes ou tiges souterraines (*Polygonatum*, *Paris* et beaucoup de plantes de forêt). Ces tiges souterraines sur lesquelles les feuilles sont rudimentaires ou écailleuses se

terminent par une tige qui sort de terre; à l'aisselle d'une des écailles naît un rameau horizontal qui prolonge le rhizome (*Anemone nemerosa, Euphorbia dulcis, Hieracium sylvaticum*, etc.) (*fig. 190, 191* et *192*).

Parfois, deux rameaux remplacent l'axe terminal. Si les feuilles sont alternes, l'insertion de ces rameaux est inégale (inflorescence du *Sedum acre*).

Si, au contraire, les feuilles sont opposées, il se peut que les rameaux

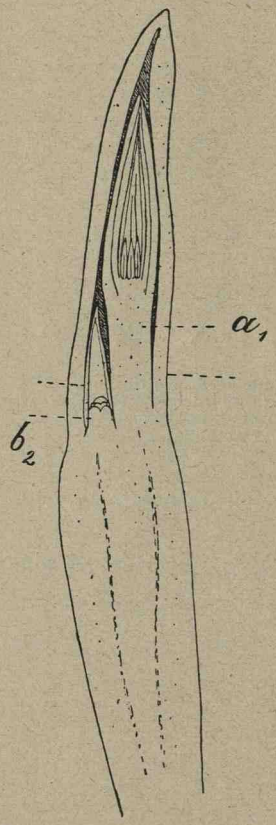


Fig. 192. — Section longitudinale du rameau réparateur figuré en *b* dans le dessin précédent. L'axe se termine par un bourgeon foliaire et floral *a*; à l'aisselle de la feuille engainante qui recouvre le tout s'est déjà formé le bourgeon pour la deuxième année, b_2.

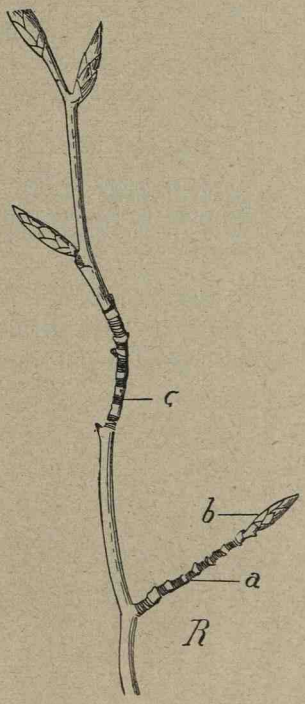


Fig. 193. — Branche de *Fagus silvatica* portant des bourgeons latéraux et des rameaux courts *a* (7 ans).

réparateurs naissent simultanément et soient opposés. Ainsi dans l'*Æsculus hippocastanum* (Marronnier d'Inde) ou l'*Acer campestre*, où la branche se termine par une inflorescence. Parfois, ces rameaux s'allongent inégalement, l'un pouvant rester rudimentaire (v. *fig. 187*).

Nous avons dit que chez nos arbres feuillus, le plus souvent, la ramification est sympodiale. L'exemple le plus parlant est celui du *Fagus sylvatica*, chez lequel on distingue deux catégories de pousses : les rameaux longs, les rameaux courts.

En examinant ,en hiver, une ramure du *Fagus sylvatica* (hêtre), on voit que sur des pousses allongées sont disposés des bourgeons sessiles, fusiformes, au-dessous de chacun desquels on reconnaît encore



Fig. 193 bis. — Branche feuillée du *Fagus silvatica* de 4 ans et qui se termine par une inflorescence femelle. cupule ; le bourgeon *b* né à l'aisselle d'une feuille réparera le rameau ; *d*, cicatrices des écailles de l'ancien rameau.

la cicatrice laissée par la base de la feuille après sa chute. On trouve, en outre, des bourgeons stipités. Sur ce court pédoncule s'observe un petit nombre de cicatrices foliaires et, à leur base, un système de cicatrices circulaires ,annulaires et très rapprochées. Ces dernières sont celles qu'ont laissées, en tombant, les écailles protectrices des bourgeons. Comme les entrenœuds séparant ces phyllomes sont très courts et ne s'allongent pas dans la suite, les cicatrices circu-



Fig. 193 ter. — Cicatrices produites par la chute des écailles des bourgeons.



Fig. 194. — *Campanula barbata.* La tige souterraine oblique se termine actuellement par une pousse florifère *III*, née à l'aisselle d'une ancienne feuille; *I* est le résidu d'une plus ancienne pousse; à l'aisselle d'une de ses feuilles est née la pousse plus moderne *II*, mais dont il ne reste plus que les feuilles desséchées; *IV*. future pousse née plus bas à l'aisselle d'une ancienne feuille. De cette manière se maintient le niveau de cette plante persistante.

laires restent superposées. On peut donc, à chaque moment, reconnaître sur une branche la position des anciens bourgeons. Sur d'autres de ces rameaux courts, situés plus bas, on trouve deux, trois, plusieurs séries de ces traces gemmaires marquant ainsi l'allongement annuel *(fig. 193)*. Or, il est aisé de remarquer que sur la pousse allongée qui porte ces rameaux courts, les traces gemmaires sont beaucoup plus éloignées. Par exemple, pendant qu'un rameau court, en deux ans, s'allongeait de 2 centimètres, le rameau long se prolongeait de 30 centimètres.

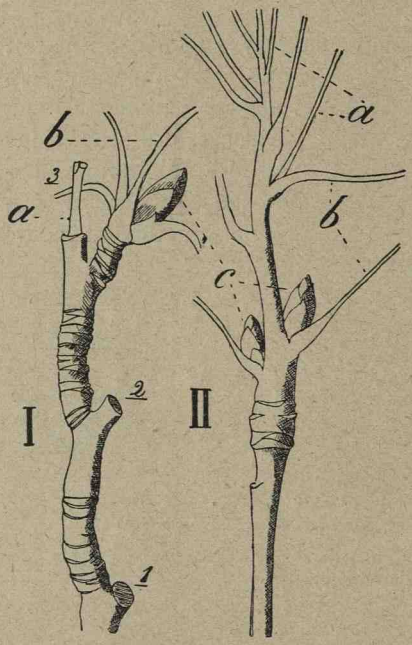


Fig. 195 — *I. Sorbus Aucuparia*, branche en sympode *1, 2, 3* sommets successifs qui se terminaient par une inflorescence dont on voit encore en *3* le résidu du pédoncule ; *b*, dernier rameau réparateur ; *II. Sorbus Aria*. Branche se terminant par une inflorescence dont on a représenté les pétioles *b*, et les pédoncules *a* ; à l'aisselle des feuilles les plus inférieures se sont développés des bourgeons qui l'an prochain se développeront en rameaux réparateurs.

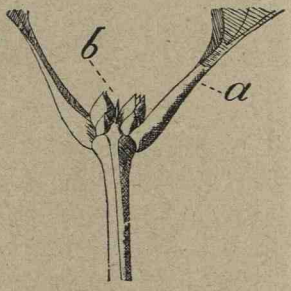


Fig. 196. — Sommet d'une branche de *Syringa* (Lilas) en automne ; *a*, pétioles des feuilles opposées ; *b*, bourgeon terminal avorté entouré de deux bourgeons axillaires réparateurs.

Cette ramification sympodiale ou définie s'établit souvent aussi chez les plantes herbacées persistantes ; la tige qui s'élève au-dessus du sol et fleurit pendant l'année après avoir porté des feuilles assimilatrices, se dessèche presque jusqu'à sa base ; de l'aisselle d'une des feuilles d'une tige encore plus ancienne se développe une nouvelle pousse. De cette façon, la pante garde son niveau vis-à-vis du sol *(fig. 194)*.

Les Lilas *(Syringa*, Oléacées) voient en automne leur bourgeon terminal souvent se dessécher ; deux bourgeons naissent immédiatement au-dessous, c'est-à-dire de l'aisselle de deux feuilles (qui sont ici opposées), ce qui produit la bifurcation apparente de la branche *(fig. 196)*.



Fig. 197. — *Ulmus Americana.* Architecture d'un arbre dont la ramification est sympodiale. (D'après Forest Leaves.)

Racines.

Tandis que les ramifications ordinaires des axes sont exogènes, celles qu'on nomme racines sont toujours endogènes. Il n'y a pas, à proprement parler, de racines terminales normales. Ce qu'on appelle ainsi chez les Dicotylées, c'est également une racine endogène de l'embryon. Cette

première racine est toujours recouverte, au moins au début, par le suspenseur. Son point végétatif est donc interne. Chez les Monocotylées, cette origine endogène est ordinairement plus marquée. La base est entourée par une gaine, la coléorhize. Il en est de même de toutes les racines qui se forment comme ramification de la première racine ou qui se forment sur les tiges. On les voit naître dans l'intérieur des tissus et traverser l'écorce pour passer à la périphérie *(fig. 198, 199, 200)*.

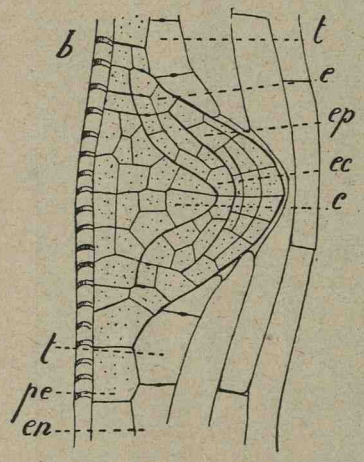


Fig. 198. — Jeune racine en train de sortir du cylindre central. Section longitudinale dans le membre qui la produit; *b*, trachée spiralée de l'axe mère; *pe*, péricycle; *en*, endoderme; *t*, cellule par laquelle se fait le raccord entre l'endoderme ancien et l'endoderme nouveau *e*; *ec*, écorce de la racine; *c*, cylindre central; *ep*, épiderme ou coiffe.
(D'après Van Tieghem.)

On remarque alors que leurs ramifications sont disposées en ordre longitudinal; il y a tantôt deux séries, tantôt trois ou plusieurs séries de ramifications superposées. On ne peut ici parler comme lorsqu'il s'agit des tiges de ramification définie ou indéfinie. En outre, les racines sont toujours dépourvues d'appendices foliacés. Il ne faut pas confondre avec des racines les ramifications exogènes des Sélaginelles appelés *rhizophores* qui se ramifient en dichotomie et qui sont simplement des rameaux nus d'où procéderont les racines endogènes (on verra plus loin que leur structure interne rappelle celle des racines de ces plantes).

Les racines fonctionnant comme appareil fixateur, comme cram-

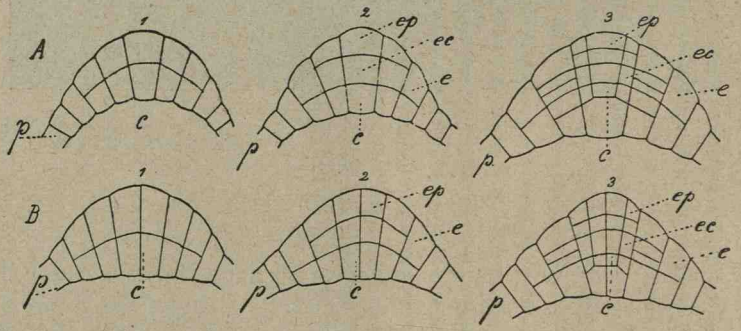


Fig. 199 — Schémas représentant l'origine des racines à partir du péricycle *p*, au moyen d'un arc rhizogène superposé à un cordon ligneux. *ep*, épiderme; *ec*, écorce; *e*, cellule de raccordement; *c*, cylindre central. (Van Tieghem.)

pons, il est donc naturel que leurs ramifications, dépassant parfois la longueur de la racine principale ou l'égalant, soient souvent disposées en corbeille. Ces multiples crampons établissent une base élargie, une griffe qui résiste à la traction.

Ce même principe est réalisé chez les plantes inférieures cellulaires par divers procédés. D'une manière analogue, le filament des *Œdogonium*, des *Spirogyra* s'élargit à sa base en se ramifiant en une griffe ou en s'élargissant en un disque d'adhésion *(fig. 56)*. Chez les Algues brunes, cette griffe, maintenant multicellulaire, prend les dispositions les plus efficaces contre l'arrachement *(fig. 201)*.

Comme chez les tiges, la croissance de la racine, c'est-à-dire l'allongement, est localisé à une zone subapicale. Ceci peut être facilement mis en évidence, en traçant, sur la racine ou ses ramifications, des lignes équidistantes. L'écartement de ces lignes, dans le même temps, nous renseigne sur la rapidité de croissance. Il se trouve alors que la zone d'allongement est située au-dessous du sommet et que, très rapidement, l'allongement se ralentit vers la base.

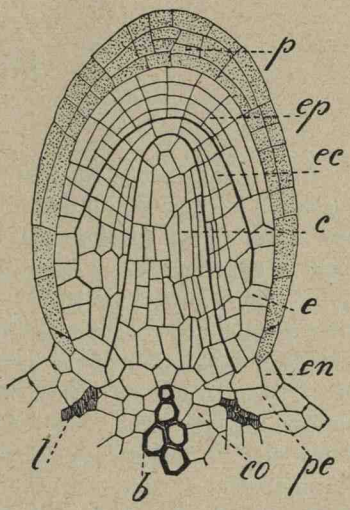


Fig. 200. — Jeune racine latérale née au-dessus d'un cordon ligneux aux dépens d'un arc rhizogène dans le péricycle (v. *fig 199)* ; *b*, cordon ligneux de la racine mère ; *l*, cordon libérien ; *co*. rayon médullaire ; *pe*, péricycle ; *e*, cellule de raccordement ; *c*, cylindre central de la radicelle ; *ec*, écorce: *ep*, épiderme multiple (coiffe) ; *p* poche digestive d'origine endodermique.

(D'après Van Tieghem.)

Le sommet des racines est recouvert par une sorte de capuchon auquel on a donné le nom de *coiffe;* les assises externes de cette coiffe sont successivement exfoliées mais elle est incessamment régénérée. Un peu au-dessous de la coiffe la racine ou ses ramifications endogènes portent des poils sur un parcours plus ou moins étendu et qu'on appelle *région pilifère*. A mesure que s'allonge la racine naît une nouvelle zone pilifère tandis que l'ancienne perd ses poils et s'épaissit. Le plus souvent, on reconnaît assez facilement la limite *(collet)* entre la tige et la racine dans une jeune plante, la racine ayant perdu son épiderme en totalité ou en partie, sa surface est moins lisse que celle du premier entrenœud, l'hypocotyle, qui semble en être le prolongement *(fig. 202, 180)*.

CHAPITRE V

ANATOMIE

Il convient maintenant d'étudier le détail de la structure interne des végétaux, en commençant par la racine et la tige. On a montré que cette dernière est terminée par un cône végétatif dans lequel, chez les plantes supérieures, on peut distinguer trois *histogènes*, c'est-à-dire tissus générateurs, trois feuillets superposés. Cette distinction est impossible à établir chez les plantes qui ont, à leur sommet, une seule cellule mère terminale (Filicinées, Equisétinées et une partie des Lycopodinées). Mais, à une certaine distance du sommet, souvent même dans ces plantes, ces trois régions sont devenues distinctes; on peut presque toujours chez la plupart des Spermaphytes, en y regardant de plus près, reconnaître une première couche, le *dermatogène* (épiderme), une seconde couche souvent plurisériée, l'écorce ou *périblème*, et un cylindre central ou *plérome* (v. *fig. 68, 69*).

On n'a pas encore étudié à ce point de vue l'anatomie des Monocotylédonées, cependant dans le jeune âge et souvent durant toute la durée des tiges souterraines et même aériennes, on peut également chez ces plantes reconnaître ces trois régions (*Ruscus, Convallaria, Acorus*, etc.).

Quoi qu'il en soit, la différenciation interne primaire consiste essentiellement dans le groupement particulier des éléments conducteurs déjà étudiés (v. p.) trachées, trachéides, vaisseaux (ligneux et criblés) au milieu des parenchymes à cellules variées du cylindre central.

On a nommé *faisceaux* ou *cordons* les groupes d'éléments conducteurs. S'ils comprennent des trachées ou des trachéides ou des vaisseaux, on nomme ces cordons *hadrome* (xylème) s'ils sont essentiellement formés de tubes criblés, on leur donne le nom de *leptome* (phloème).

Structure primaire de la racine.

Dans les racines jeunes de presque toutes les plantes supérieures ces cordons disposés en un cercle présentent une section transversale très caractéristique et presque uniforme. On voit les éléments ligneux à partir



Fig. 201. — Laminaria. Phéophycée marine, réduction au $^1/_8$. On voit, à la base de la tige, une griffe, en forme de corbeille, par laquelle la plante se fixe solidement au substratum.

d'un pointement trachéal, le *protoxylème*, se succéder en progressant de la périphérie vers le centre, formant autant de rayons qu'il y a de faisceaux. L'ordre de développement de ces cordons y est donc centripète. Parfois, même assez souvent, l'ensemble de ces cordons forme par leur réunion au centre une étoile centrale dont les pointements sont en alternance avec des cordons de leptome. Entre ces deux catégories d'éléments

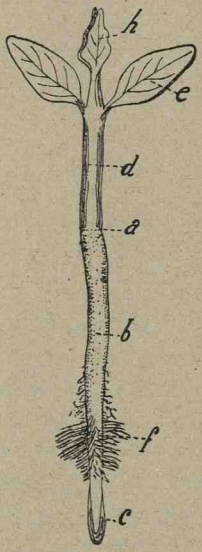


Fig. 202. — Schéma représentant une plantule de Dicotylédonée ; *a*, collet ; *b*, corps de la racine terminale ; *f*, région pilifère ; *c*, coiffe ; *d*, axe hypocotyle ; *e*, cotylédons ; *h*, premières feuilles.

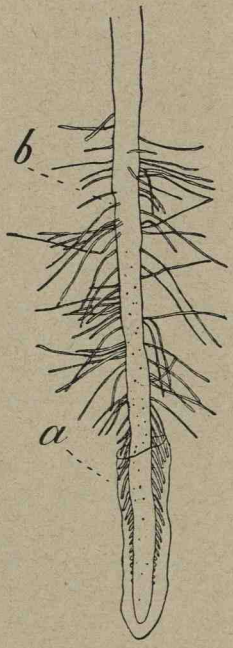


Fig. 203. — Racine de l'*Azolla caroliniana* ; *b*, poils absorbants ; *a*, coiffe.

différenciées reste une ou plusieurs assises de cellules vivantes non différenciées ; le tout est entouré par une couche limite du cylindre central de cellules également vivantes à laquelle on donne le nom de *péricycle*. Parfois (Fougères — Equisétinées) cette assise périphérique est dédoublée ; l'externe fonctionne alors comme assise limite (Endoderme), la plus interne comme tissu embryonnaire de réserve (assise rhizogène). Chez les Phanérogames Angiospermes, cette assise ou ces assises péricycliques sont entourées par une assise limite qui a une autre origine : c'est l'*endoderme* ou dernière assise de l'écorce (*fig. 204, e* et *210*).

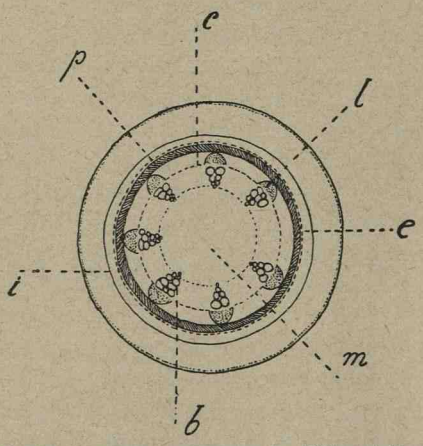


Fig. 204. — Schéma montrant la différenciation en régions dans une tige de Dicotylédonée ; *m*, moelle ; *b*, cordons ligneux ; *l*, cordons libériens ; *c*, cambium ou assise génératrice ; *p*, péricycle ; *e*, endoderme ; *i*, écorce interne.

Ces cellules endodermiques forment souvent une assise plissée en ce sens que leur paroi anticline montre une bande subérifiée, plissée, disposée selon l'équateur. Grâce à cette bande plissée et cutinisée, les cellules endodermiques restent, au moins dans cette région, intimement unies. Elles isolent ainsi le cylindre central de l'écorce.

En outre il se forme souvent, plus tardivement, dans ces

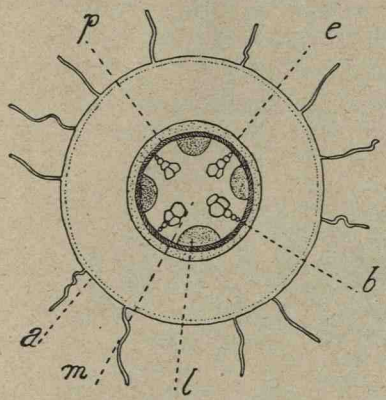


Fig 205. — Schéma représentant la différenciation régionale d'une racine en section transversale ; *a*, assise pilifère ; *a-e*, écorce ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *b*, cordons ligneux ; *l*, cordons libériens. Racine à quatre cordons ligneux (tétrarque).

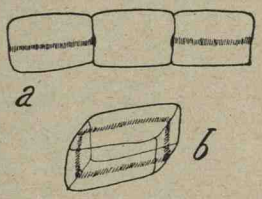


Fig 206. — *a*, portion d'un arc d'endoderme ; on voit sur deux cellules les plissements caractéristiques ; *b*, cellules endodermiques avec bande plissée et cutinisée circulaire.

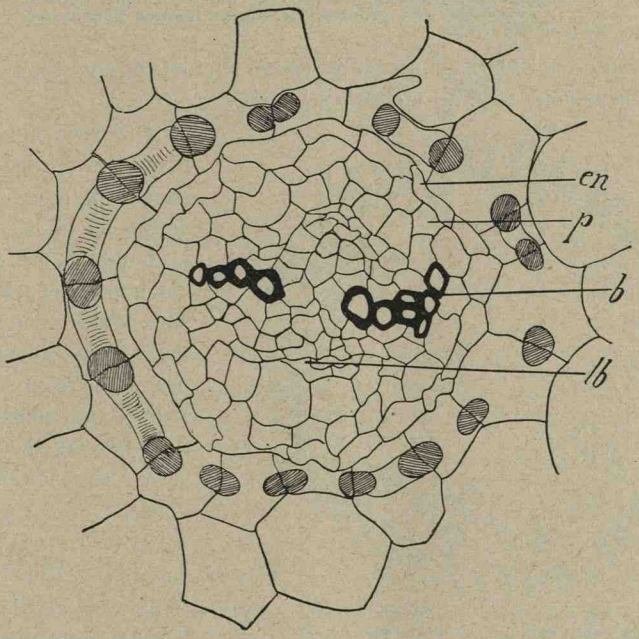


Fig. 207. — Section transversale dans la racine du *Taxus baccata*. *en*, endoderme ; *p*, péricycle ; *b*, cordons ligneux ; *lb*, cordons libériens (leptome)

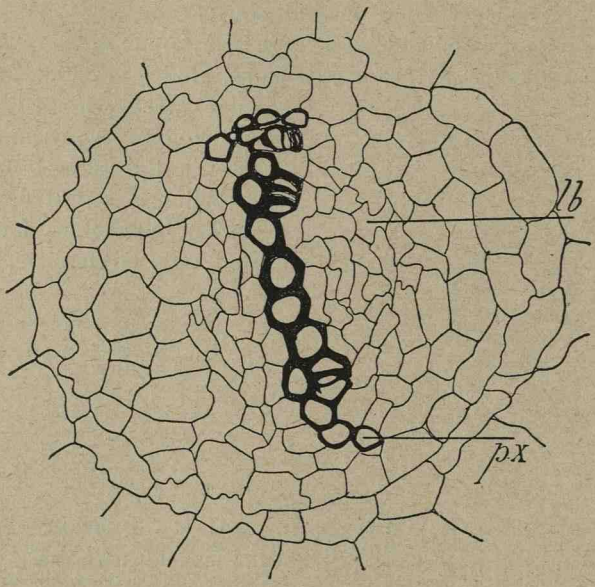


Fig. 208. — Id., mais plus âgé ; le développement centripète des deux cordons ligneux les a confondus par leurs éléments plus récents en une bande radiale ; *px*, protoxylème. Racine diarque (à deux cordons ligneux).

cellules des épaississements de la paroi, surtout du côté interne ; ces cellules sont donc plus ou moins sclérifiées.

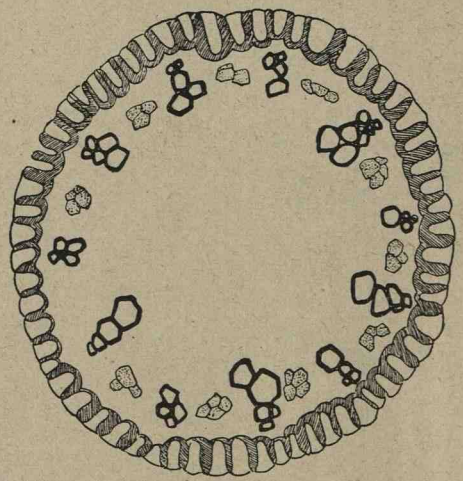


Fig. 209 — *Iris florentina.* Section transversale de la racine comprenant l'endoderme et le cylindre central ; les cordons ligneux (en noir) alternent avec les cordons libériens (en gris). Racine polyarque (à plusieurs cordons ligneux).

On remarque alors que, vis-à-vis des pointements ligneux, l'endoderme ici et là n'épaissit point ses membranes. On appelle ces éléments perméables non épaissis, *cellules de passage*, car, en effet, elles permettent la communication de l'eau de l'écorce vers les cordons ligneux.

Tout ce qui est en dehors de cette assise-limite appartient à l'*écorce*. Celle-ci est bornée à l'extérieur par

l'épiderme plus ou moins dédoublé ou exfolié (Dicotylédonées).

Parfois, entre l'endoderme et le cordon ligneux, la couche parenchymateuse uni- ou plurisériée, le péricycle, n'est pas continu; alors le cordon ligneux touche directement à l'endoderme (beaucoup de Graminées, de Cypéracées et d'autres Monocotylédonées). Souvent aussi cette assise péricyclique se cloisonne tangentiellement; il en résulte une couche plus ou moins épaisse, soit dans tout son pourtour (*Juglans*, Noyer; *Smilax*, Salsepareille, *Pinus; Cycas; Adiantum*, etc.) soit seulement

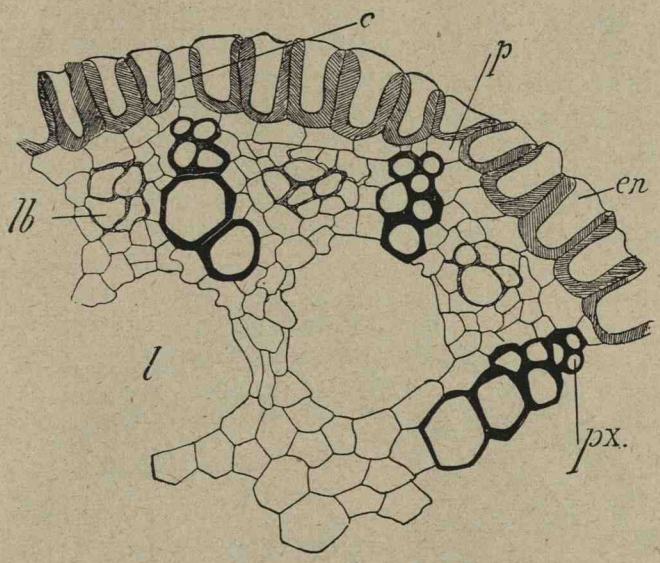


Fig. 210. — Détail de la section précédente, comprenant une portion de l'endoderme et du cylindre central; *c*, cellule de passage dans l'endoderme *en*; *p*, assise péricyclique unisériée; *px*, protoxylème d'un cordon ligneux; *lb*, groupes de tubes criblés (liber); *l*, lacunes.

vis-à-vis des cordons ligneux (*Phaseolus*, Haricot; *Pisum*, Pois, etc.). Primitivement formé exclusivement par des biocytes, il peut tardivement se sclérifier plus ou moins (*Smilax*, Salsepareille). Mais c'est l'exception.

Le développement de ces cordons ligneux se fait à partir de la périphérie vers le centre, ce qu'on exprime en disant que le développement est centripète. Si l'adjonction de nouveaux éléments différenciés se continue, il arrive que les cordons ligneux se rencontrent au centre et forment une bande ligneuse à deux pôles, lorsqu'il y a deux faisceaux ou une étoile 3-multipolaire, lorsque les faisceaux sont plus nombreux. Alors, le parenchyme central a disparu et on dit que la racine est dépourvue de moelle. Ce tissu central, la *moelle*, est le résidu parenchy-

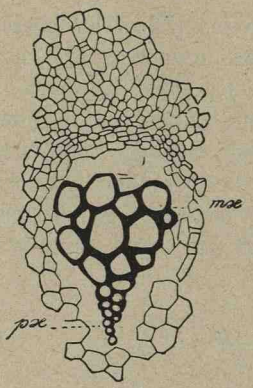


Fig. 211. — Racine (?) monarque d'une plante fossile, le *Stigmaria ficoides*.

mateux du cylindre central *conjonctif* non transformé en éléments conducteurs. Il n'y a pas, entre lui et la région du système conducteur, de limite bien marquée et, par conséquent, il n'y a pas lieu de séparer d'une manière absolue la moelle du cylindre central, seule distinction topographique primaire qu'il convienne de faire dans les axes et les racines, à l'intérieur de l'endoderme.

On peut dès lors distinguer trois régions anatomiques chez certains organes des plantes supérieures (racines des Ptéridophytes et des Monocotylédonées, tiges et racines des Gymnospermes et des Dicotylédonées). Ce sont l'*épiderme*, l'*écorce* et le *cylindre central*. Cette notion des régions qu'il est parfois aisé d'appliquer, est difficile à saisir dans les tiges des Monocotylédonées et des Ptéridophytes.

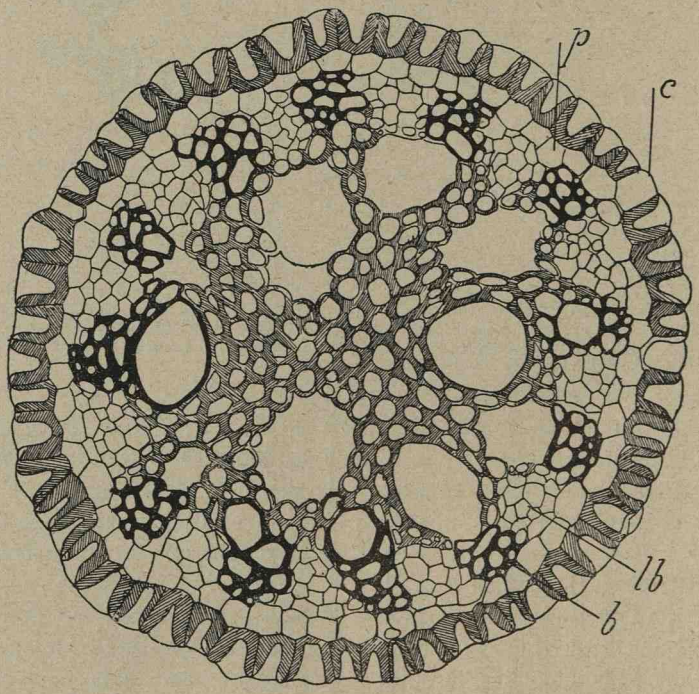


Fig. 212. — *Iris*, Id., mais dans une région plus âgée ; même lettres que *fig. 210*. Le centre de la racine est occupé par un tissu scléreux, de soutien, interrompu par des lacunes ; les cordons ligneux sont en noir.

Le nombre des cordons ligneux et libériens varie beaucoup d'un genre à un autre; il n'est pas constant dans les ramifications d'une même racine. En général, il diminue dans les radicelles jusqu'à se réduire à deux dans les plus minces. Dans la racine terminale il offre généralement une fixité relative. Souvent deux (Crucifères, Campanulacées, quelques Composées et plusieurs Monocotylédonées), parfois trois (*Lathyrus*, Pesse; *Vicia*, Vesce; *Pisum*), quatre dans plusieurs Malvacées, Euphorbiacées et Légumineuses, il s'élève à cinq (*Vicia Faba*, Fève ; *Alnus*, Aulne), à six (*Quercus*, Chêne), etc. Dans les grosses racines de Monocotylédonées arborescentes ce nombre peut s'élever au delà de cent.

Les cordons ligneux que nous nommons *protochordes*, débutent (dans les racines à la périphérie du cylindre central) par des trachées ; c'est ce qu'on appelle le *protoxylème* ou pointement trachéen. Il est de toute importance, si l'on veut lire clairement une section quelconque d'un membre de la plante, de bien noter la position et le nombre des pointements trachéens. Les éléments qui les continuent, qui leur font suite, sont des hadrocytes à ponctuations aréolées, de forme variée; c'est le *métaxylème*. Comme les protochordes se réunissent souvent par leurs métaxylèmes, il est parfois difficile, dans les plantes âgées, de délimiter le métaxylème de chaque protochorde.

Parfois, il semble que le centre de la racine est occupé par la réunion des métaxylèmes alors que ces derniers sont en réalité distincts et que l'axe est rempli par du tissu scléreux (beaucoup de Monocotylédonées, Orchidées Smilacées, etc.) (*fig. 212*).

Passage de la racine à la tige.

Quand on suit le passage de la structure de la racine à celle de la tige dans les Dicotylées, on voit s'opérer dans le faisceau ligneux une sorte de dédoublement. Dans la région intermédiaire, plus ou moins allongée selon les espèces, le faisceau centripète paraît se dédoubler, tendant à écarter ses deux moitiés à partir d'un centre de figure : le pointement trachéen qui se déplace vers le centre. Ce faisceau dédoublé, nous l'appelons le *divergent*. Si, maintenant, la même chose se répète pour tous à la périphérie du cylindre central, nous verrons les divergents ordonnés comme l'indique la *fig. 213*.

Il y a rupture du faisceau divergent par le centre de figure et les deux moitiés vont s'accoler à des moitiés de divergents voisins, et s'étant tordus de 180°, ils se placent au-dessous des cordons libériens qui continuent à cheminer en ligne droite verticale. Chez les Dicotylées, le plus souvent, ces demi-divergents s'accolent deux par deux en devenant

centrifuges, de telle sorte que, dans la tige, il y a le même nombre de faisceaux ligneux que dans la racine *(fig. 213* et *214)*.

Mais tel n'est pas toujours le cas ; les faisceaux ligneux peuvent

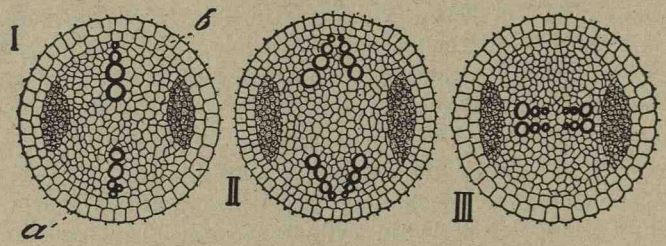


Fig. 213 — Sections successives à travers le cylindre central dans le collet ; *I a*, endoderme ; *b*, péricycle ; les cordons ligneux sont en noir, les cordons libériens en gris ; *II*, dédoublement des cordons ligneux ; *III*, réunion des demi-cordons sous les faisceaux libériens (leptome) restés en place.

parfois sans se tordre cheminer dans le premier entrenœud de la tige, l'hypocotyle, et même pénétrer ainsi dans les premières feuilles, les cotylédons. Or comme l'inversion des faisceaux ligneux se fait tantôt rapide-

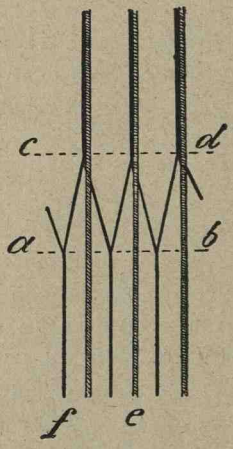


Fig. 214. — Schéma illustrant la course de ces cordons de la racine à la tige. La région située entre les plans *ab* et *cd* est le collet ; *f*, cordon ligneux ; *e*, cordon libérien.

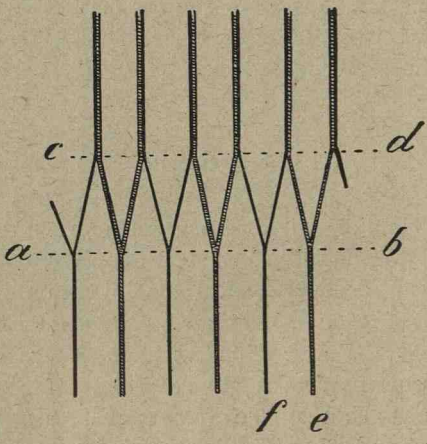


Fig. 215. — Deuxième schéma illustrant le passage de la racine à la tige en ce qui concerne les faisceaux. Ici il y a à la fois dédoublement des cordons ligneux et des cordons libériens.

ment au collet, tantôt lentement dans l'hypocotyle, la limite entre la racine et la tige est, par ce caractère, difficile à tracer.

Quelquefois les faisceaux libériens se dédoublent comme les faisceaux

ligneux, ils vont comme au-devant des cordons, ce qui fait que la tige aura deux fois autant de cordons libéro-ligneux que la racine avait de faisceaux ligneux (*Tropœolum*, Capucine; *Acer*, Erable; *Phaseolus*, Haricot; *Cucurbita*, Courge, etc.).

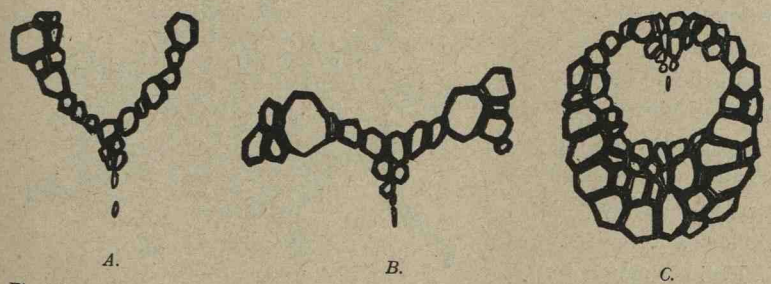
Enfin il arrive que ce soient les cordons libériens qui se dédoublent, les cordons ligneux ne subissant qu'une torsion de 180° (*Medicago*, Luzerne; plusieurs autres Papilionacées).

Structure primaire des tiges et des appareils aériens.

A. *Ptéridophytes.*

Avant d'exposer l'arrangement du système conducteur dans les tiges des Ptéridophytes tant fossiles que vivantes, il convient d'entrer dans quelques détails sur le principe de la notation adoptée dans le présent ouvrage et qui s'applique à ces structures.

Chaque faisceau ou cordon ligneux (protoxylème et métaxylème) est examiné au point de vue de la position de son protoxylème (hydrocytes spiralées). On appelle le pôle de différenciation *pointement trachéen*. Si à ce protoxylème, généralement marqué par une série radiale de trachées spiralées, viennent s'adjoindre des éléments conducteurs à plus gros diamètre (trachéides à ponctuations habituellement scalariformes chez les ce protoxylème, généralement marqué par une série radiale de trachées le plus souvent, coïncide à l'ordre successif de différenciation se fait dès le début en direction *centripète* ou en direction *centrifuge*. Généralement, ce métaxylème, après quelques éléments de première formation, tend à se bifurquer; ce sont les ailes du divergent. Si ces *ailes* s'écartent peu le divergent prend la forme d'un V avec pointement externe par rapport au centre de la tige (divergent exarque) ou à pointement interne (divergent endarque) (v. *fig. 218, A*).



A. *B.* *C.*

Fig. 218 — *A.* Divergent à protoxylème endarque; on voit le premier élément trachéen isolé; les deux ailes constituent le métaxylème. — *B.* Divergent à ailes écartées disposées horizontalement. — *C.* Divergent en boucle à protoxylème endarque, mais interne par rapport à ce cordon annulaire (faisceau dit parfois mésarque).

Lorsque la différenciation des ailes du divergent se fait de manière à écarter de plus en plus ces dernières on les voit s'étaler à la façon des ailes d'un oiseau *(fig.218 B)*. Si les divergents sont disposés en cercle l'ensemble constitue une chaîne de divergents par union ou continuité de leurs métaxylèmes *(fig. 219)*. Le tout prend l'apparence d'un anneau muni de projections aussi nombreuses qu'il y a de pointements trachéens *(fig. 224, B)*.

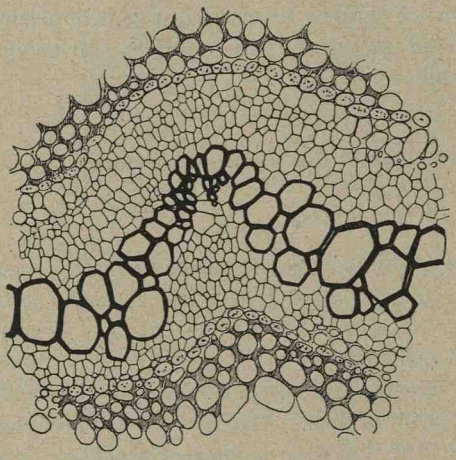


Fig. 219. — Un divergent dans une chaîne du *Dicksonia antarctica*,— on a indiqué par une granulation intracellulaire la gaine plissée (faux endoderme) ; le liber est à petites cellules; à l'extérieur le tissu sclérifié — le divergent est à ailes rabattues et soudées avec celles des divergents voisins. (BERTRAND et CORNAILLE.)

Dans les cas de divergents exarques, l'anneau de métaxylème qui peut par vascularisation des cellules voisines avoir une certaine épaisseur et une apparente unité est dentelé par les protoxylèmes saillant au-dessus de la surface externe *(fig. 220)*.

Dans les feuilles-frondes des Fougères, les divergents qui sont toujours endarques peuvent s'associer, comme il a été dit, en un anneau, les plus souvent en un anneau incomplet ou encore se disposer en chaînes de deux, de trois ou de plusieurs divergents *(fig. 221)*. Il arrive alors que les ailes sont d'inégale force; cela arrive surtout vers la marge des chaînes, alors le protoxylème du divergent externe peut être rapproché de la marge ; cependant, il n'en occupe jamais le sommet qui se termine constamment par des éléments de métaxylème.

Enfin chaque divergent peut différencier son métaxylème qui

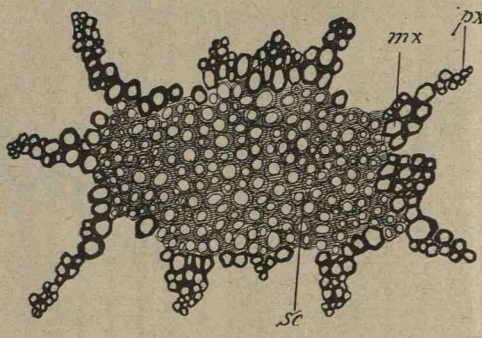


Fig. 220. — Section dans l'axe du *Psilotum triquetrum*; *px*. protoxylème ; *mx*, métaxylème ; *sc*, sclérenchyme occupant la moelle.

s'était tout d'abord déposé en direction centrifuge, en éléments disposés tangentiellement, puis qui se continuent en une courbure centripète *(fig. 222)*, ce qui aboutit au divergent en fer à cheval ou enfin, continuant la courbure dans le même sens, amène au divergent en boucle, le divergent

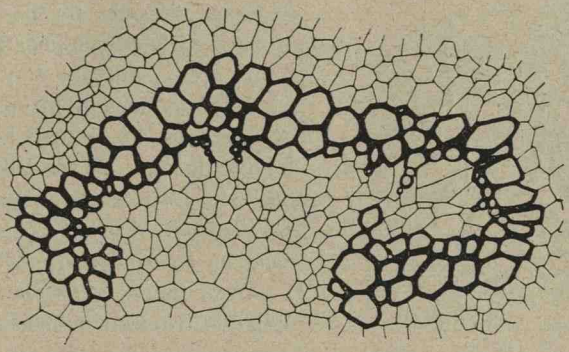


Fig. 221. — Trace foliaire d'*Osmunda regalis*, pétiole secondaire. Les divergents sont à ailes inégales.

fermé *(fig. 218 C; 223)*. Alors le protoxylème est central par rapport au métaxylème qui l'enveloppe. C'est ce qu'on a souvent appelé un *faisceau mésarque*. Mais il peut y avoir deux types contraires de faisceaux mésarques qu'il n'est pas permis d'homologuer les uns aux autres: celui qu'on rencontre souvent dans la fronde des Fougères avec protoxylème endarque *(Lomariopsis, Lygi-nopteris)* et celui réalisé chez quelques Cycadacées à protoxylème exarque *(Stangeria paradoxa)*.

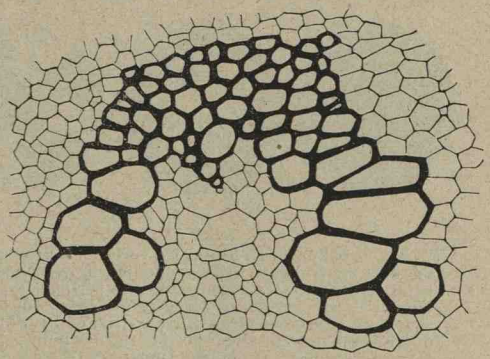


Fig. 222. — Divergent en ∩ à ailes rabattues; on voit le protoxylème interne (*Hemitelia Smithii*). Dessin de R. C. d'après Bertrand et Cornaille.

Dans toutes les Lycopodinées, tant fossiles que vivantes, les faisceaux ligneux, lorsqu'ils sont disposés en cercle, ont un développement centripète; ils y constituent souvent une chaîne fermée de divergents à ailes étalées et confluentes dont le pourtour est dentelé par les projections des pointements trachéens de chaque faisceau. Parfois toute la moelle est vascularisée, c'est-à-dire est occupée

par un tissu conducteur compact ou plus ou moins interrompu par du parenchyme. Ce cylindre plein de métaxylème reçoit le nom de *protostèle* quelle que soit la position du protoxylème *(Lepidodendron enostense*, fossile, *fig. 224, A*; *Sphenophyllum*, fossile, *fig. 224 bis)*. Mais tout aussi souvent la moelle ne se vascularise qu'incomplètement ou pas du tout ; alors le métaxylème constitue un cylindre creux, un tube dont la section se présente comme un anneau, qui reçoit, dans le groupe des Ptéridophytes, le nom de *solénostèle*, quelle que soit la position occupée par les pointements de protoxylème *(Lepidodendron Harcourtii, fig. 224, B)*.

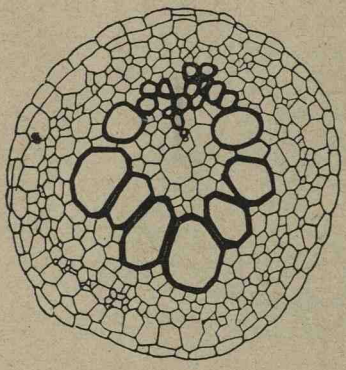


Fig. 223. — Divergent fermé du *Lomariopsis fraxinifolia*.
(Bertrand et Cornaille)

Chez notre *Psilotum triquetrum*, épiphyte tropical, la moelle est occupée par des scléréides, ce qui donne à la solénostèle l'apparence d'une protostèle *(fig. 220)*.

Chez nos *Lycopodium* vivants les métaxylèmes centripètes n'épuisent pas tout l'espace médullaire. Le cylindre central est alors traversé par des bandes superposées ou diversement anastomosées, laissant entre elles du tissu mou dans lequel se

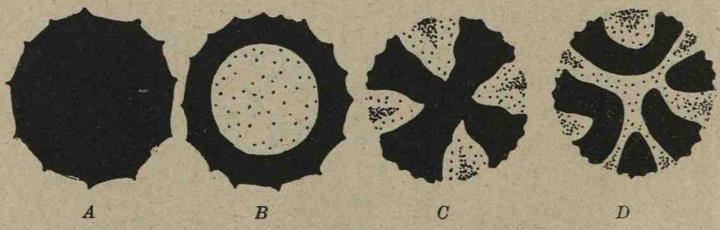


Fig. 224. — Schémas montrant les variations principales de la vascularisation du cylindre central dans les Lycopodinées. *A*, protostèle à pointements trachéens externes (protoxylèmes saillants à la périphérie); la masse ligneuse est en noir dans tous les dessins. (*Lepidodendron enostense*); *B*. solénostèle à protoxylèmes exarques (*Lepidodendron Harcourtii*); *C*, la protostèle s'est lobée; on voit les quatre bras portant à leur périphérie des pointements de protoxylème (*Lycopodium serratum*); *D*, bandes ligneuses (espèce de dictyostèle) à protoxylèmes périphériques (*Lycopodium annotinum*).

sont différenciés des tubes criblés. *(Lycopodium cernuum, L. Chamæcyparissus)*.

Enfin chez les *Selaginella* on rencontre des protostèles à pointements trachéaux périphériques (exarques), des bandes qui rappellent celles des *Lycopodium* avec protoxylème périphérique ou marginal *(fig. 224, D)*,

des solénostèles à protoxylème exarque *(S. Lyalli)* et des méristèles diarques (bipolaires) enveloppées par des tubes criblés et d'une gaine endodermique double comme dans le cas analogue des Fougères.

On connaît même dans la tige rampante du *S. helvetica* une protostèle à protoxylème central, tandis que dans l'axe dressé le protoxylème devient périphérique.

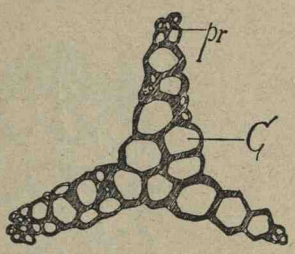


Fig. 224 bis. — Système ligneux d'un *Sphenophyllum* (coll. Inst. bot. Genève) ; *px*, protoxylème.

Pour comprendre l'origine, ou, ce qui revient au même, le lien qui unit toutes les complications de structures rencontrées dans l'anatomie des Ptéridinées, il vaut mieux avoir tout d'abord recours à l'examen de la structure de la fronde. Nous avons vu plus haut que la fronde n'est pas, à proprement parler, une feuille du type des Spermaphytes, mais que par sa croissance continue souvent prolongée pendant plu-

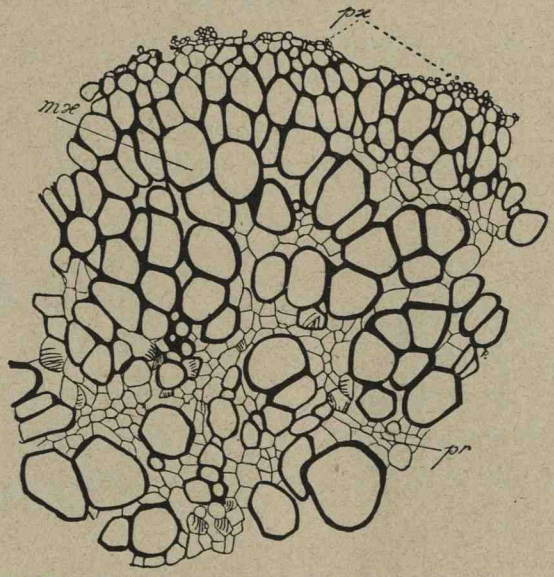


Fig. 225. — *Lepidodendron selaginoides.* Portion du cylindre central. *px*, groupes de protoxylème à partir desquels se fait un développement centripète ; *mx*, métaxylème ; *pr*, parenchyme. (Coll. Inst. bot. Genève.)

sieurs années elle participe de la nature des tiges. Cependant, par sa structure dorsiventrale et ses fonctions elle participe de la nature des feuilles. D'ailleurs, les complications de structure que peut montrer

son pétiole se retrouvent aussi chez beaucoup de pétioles de feuilles de plantes supérieures quand cet organe se spécialise dans ses fonctions.

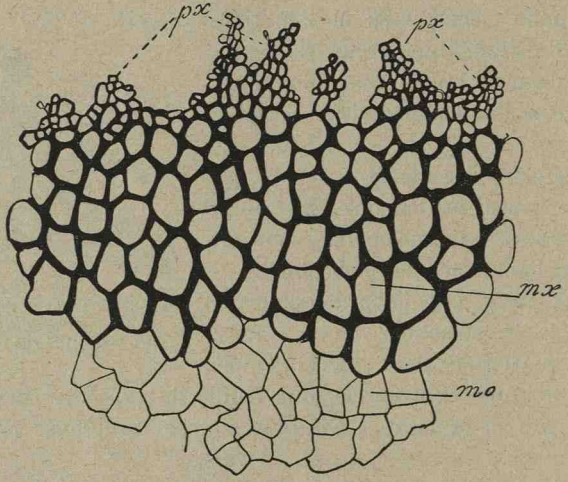


Fig. 226. — *Lepidodendron Harcourtii.* Portion du cylindre central avec protochordes confluentes par leur métaxylème qui forme un anneau *mx ; mo,* moelle. (Coll. Inst. bot. Genève.)

Quoi qu'il en soit, le système conducteur de la feuille de toutes les Fougères quitte l'axe sous forme d'un arc ligneux en forme de C tour-

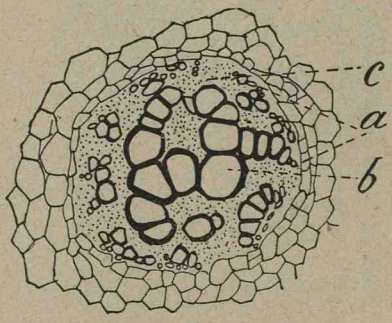


Fig. 227. — Section à travers la partie centrale d'une tige du *Lycopodium cernuum* *a*, protoxylème ; *b*, métaxylème ; *c*, parenchyme à tubes criblés (leptome).

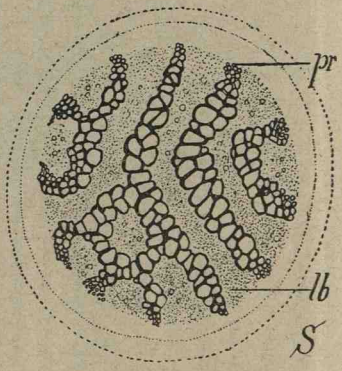


Fig. 228. — *Lycopodium chamæcyparissus.* Cylindre central. *pr*, protoxylème ; *lb*, leptome.

nant sa convexité du côté extérieur et son ouverture du côté adaxial. Cette demi-boucle est, selon les espèces et selon l'importance de la fronde, plus ou moins compliquée *(fig. 229)*. Tantôt elle est constituée par une

chaîne de divergents ininterrompue, cette chaîne ne se terminant jamais par du protoxylème, ce dernier étant toujours logé à l'intérieur de la boucle. Il y a ainsi des chaînes à nombre variable de divergents unis

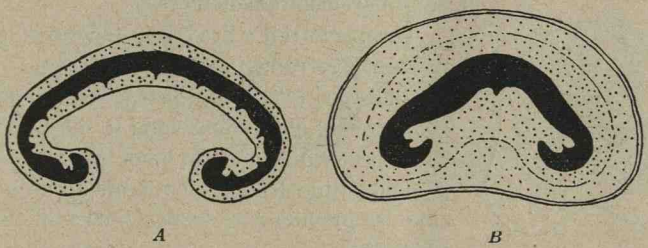


Fig. 229. — Figures schématiques illustrant la disposition des chaînes de divergents dans le pétiole de la fronde des Fougères du type *Osmunda*. *A*, chaîne de onze divergents, dont on voit les pointements trachéens dans la concavité ; on a représenté en pointillé la zone de tubes criblés ; *B*, id. mais dans une ramification de la fronde ; vu à un plus fort grossissement. On voit la périphérie de l'organe, l'écorce, le faisceau complexe (pseudo-stèle à trois protoxylèmes avec sa gaine de tubes criblés.)

par leurs métaxylèmes. Les bords de la chaîne s'incurvent un peu. A mesure qu'on s'éloigne de la base de la fronde, la chaîne se simplifie, les protoxylèmes se confondant par paires; puis la trace foliaire dans la foliole se réduit à trois, puis à un seul divergent *(fig. 229, A, B) (Osmunda regalis, fig. 221)*.

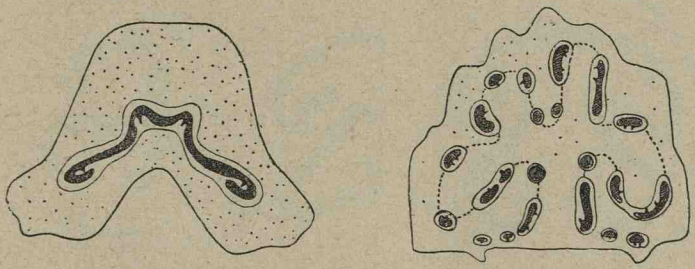


Fig. 230. — Sections transversales à travers le pétiole de Fougères. *A*, *Struthiopteris germanica* : on voit quatre divergents unis en une chaîne unique plissée, les quatre protoxylèmes sont indiqués par un petit pointement. *B*, id. dans le *Pteris aquilina* : ici la chaîne est discontinue, sa direction est indiquée par une ligne pointillée ; la position du protoxylème est indiquée comme dans le cas précédent ; il y a des plis directs et inverses, ce qui détermine la position du protoxylème.

Dans un second type, la chaîne de divergents au lieu d'être simplement en C présente des plicatures tantôt en maintenant ses extrémités rabattues vers le centre de figure tantôt en les rabattant vers l'extérieur, la position relative du protoxylème restant la même *(fig. 230)*. Très souvent ces chaînes continues se fragmentent, chaque portion étant enveloppée par le phloème et la gaine double, caractéristique des *pseudo-stèles*.

Si on suit ces traces foliaires sur leur parcours on les voit s'appauvrir lentement ou subitement, tandis que certains plis se ferment en boucle ou que des portions, au même niveau, s'unissent en pseudo-stèles étagées ou singulièrement anastomosées.

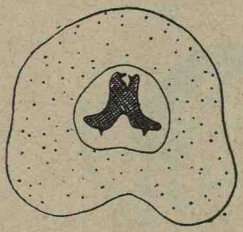
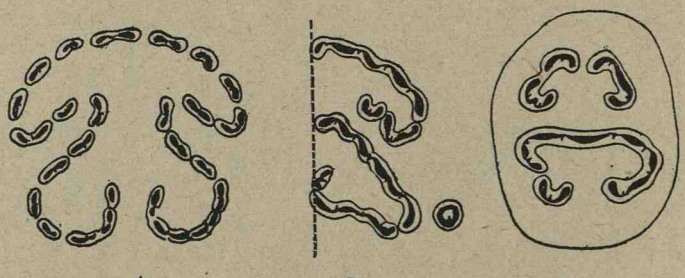


Fig. 231. — Section transversale d'*Asplenium Ruta muraria*. Il y a quatre divergents, deux supérieurs à ailes inégales, la supérieure avortée. Cette disposition se laisse facilement dériver de la chaîne de *Struthiopteris* en supposant, ce qui est, une rupture de la chaîne par son milieu et soudure des deux plis rentrants.

On ne saurait « lire » ces structures qui paraissent aberrantes sans cette « clef ».

Dans les très grandes frondes, par des dédoublements qui se font dans la moelle incluse dans la chaîne en Ω ou dans la chaîne en ∩, il se constitue des chaînes secondaires incluses dans les premières et de même orientation (*Angiopteris*).

Ainsi se montre l'unité de structure de toutes les frondes de Fougères, dont l'anatomie peut être ramenée à un seul schéma fondamental. A ce propos, il convient de signaler la persistance avec laquelle se maintient l'orientation du faisceau, le protoxylème restant constamment endarque quelle que soit la complication.



A *B* *C*



D

Fig. 232. — *A*, (*Cyathea medullaris*) disposition des chaînes de divergents fractionnées en boucle plissée; on voit les px. indiqués par une petite saillie du côté interne de la chaîne plissée; *B*, id. mais il y a déjà des simplifications (demi-système droit); *C*, id mais l'arc supérieur réduit à deux chaînes, les cordons inférieurs se sont unis transversalement; *D*, section dans une ramification plus mince, les arc de *C* sont réduits maintenant à des divergents en anneau (cf. *fig. 223*); la chaîne inférieure de *C* est réduite à un double divergent (cf. *fig. 229, B*).

Il est utile de montrer aussi par quelles simplifications peuvent passer dans les pétioles des Fougères les chaînes de divergents, par exemple dans les *Struthiopteris* et l'*Asplenium Ruta muraria*, etc., où soit

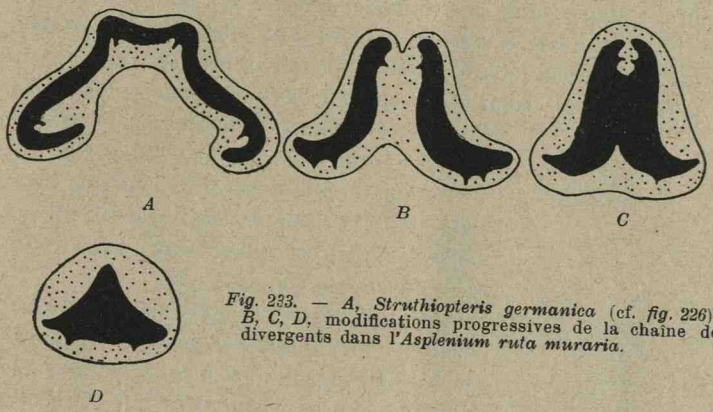


Fig. 233. — *A*, *Struthiopteris germanica* (cf. *fig. 226*); *B*, *C*, *D*, modifications progressives de la chaîne de divergents dans l'*Asplenium ruta muraria*.

par rupture de la chaîne plissée (*fig. 233, B*), soit par confluence des deux fragments en une masse ligneuse de métaxylème nommée *apolaire* (*fig. 233, C*), soit enfin par réduction d'une structure semblable (*cf.* la

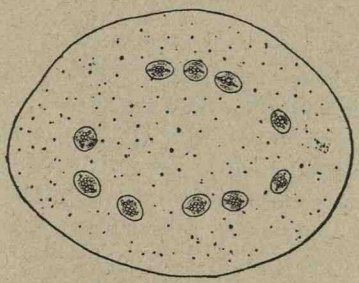


Fig. 234. — Section transversale dans la tige (rhizome) du *Polypodium vulgare*. Avec un cercle de cordons (stèles).

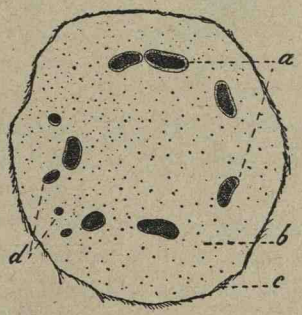


Fig. 235. — Section transversale dans la tige (rhizome) du *Nephrodium filix mas*; *a*, stèles partielles; *d*, cordons qui se rendent dans les feuilles; *b*, écorce.

réduction analogue dans *fig. 232, D*), on aboutit à des apparences qui seraient incompréhensibles sans ce mode de notation.

Or si, dans la structure de la feuille, les Ptéridinées présentent une remarquable continuité, il n'en est plus de même dans la tige dont l'anatomie est beaucoup plus complexe.

On y rencontre des types à *protostèle* avec protoxylème périphérique

comme dans les Lycopodinées *(Lygodium*, quelques *Hyménophyllacées)* puis des solénostènes dont la situation du protoxylème est problématique à cause de l'absence d'hydrocytes spiralées qui permettraient d'orienter la structure. Comme dans les frondes, l'anneau continu se disloque et le réseau qui s'organise et dont les lacunes sont situées juste au-dessus de l'origine de la trace foliaire (lacunes foliaires, brèches) se présente en section transversale comme des stèles isolées, chacune entourée par le phloème et la gaine endodermique. C'est ce qu'on appelle une *dictyostèle (fig. 234* et *fig. 236).*



Fig. 236. — Réseau des cordons libéro-ligneux dans la tige d'une Fougère. (D'après STENZEL.)

Lorsqu'on fait disparaître dans une tige semblable tout le tissu parenchymateux on obtient un système en corbeille-réseau comme celui représenté dans la *fig. 236.*

Mais de même aussi les marges des bandes stélaires s'incurvant, il se détache parfois, à partir des solénostèles, comme aussi des dictyostèles, des traces médullaires qui répètent plus ou moins la dictyostèle de premier ordre. Parfois même le réseau n'occupe plus seulement la périphérie d'un cylindre médullaire de parenchyme ou d'un autre cylindre inclus, mais s'établit en une architecture très compliquée de cordons anastomosés entrecroisés du dedans au dehors *(fig. 236 bis).*

De même qu'autour des pseudo-stèles dorsiventrales des frondes les tubes criblés constituent le plus souvent une zone continue de phloème, de même aussi, avec l'ouverture de la solénostèle et plus encore avec la formation du réseau dictyostélique, les stèles sont flanquées soit extérieurement soit intérieurement de bandes de tubes criblés, ce qui les fait ressembler à des stèles diarques, ou aussi *(Pteridium aquilinum)* les stèles sont enveloppées de toute part par le phloème, tandis que le xylème est en simple ou double divergent fermé, avec protoxylème interne.

Mais c'est aux Fougères appelées Coenoptéridées (fossiles) Botryoptéridées et Zygoptéridées, qu'on peut, par l'intermède des Lyginoptéridées (fossiles), des Osmondacées et des Gleichéniacées rattacher la structure ligneuse des Spermaphytes. En effet dans tous ces groupes il y a dans la tige une disposition annulaire des faisceaux primaires avec protoxylème endarque. Mais tandis que chez les Ptéridophytes énumérées le faisceau a la tendance à former une boucle par rabattement des ailes du métaxylème et même parfois de le prolonger vers l'intérieur jusqu'à

constitution d'une protostèle, ces formations de bois primaire (métaxylème) médullaire n'ont pas lieu chez les Spermaphytes *(fig. 238)*.

Là encore on peut constater :

1° des protostèles *(Ankyopteris* sp., *Gleichenia flabellata, G. linearis, fig. 238, A)*;

2° des solénostèles *(Ankyopteris corrugata, Gleichenia pectinata, fig. 238, B)*;

3° des dictyostèles *(Osmunda, Todea, Lyginopteris, fig. 238, D)*.

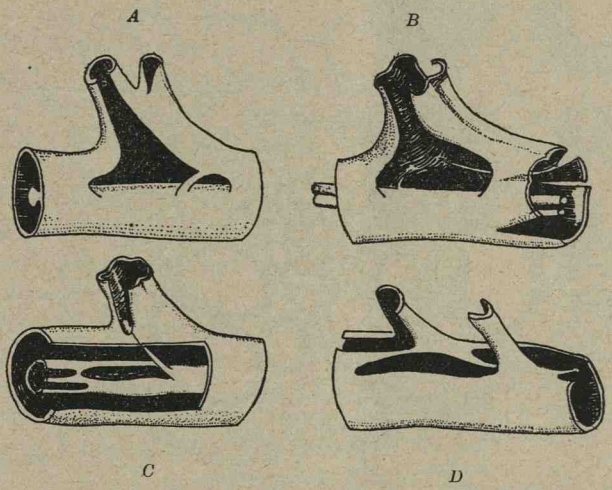


Fig. 236 bis. — Divers aspects assez simples du système ligneux dans la tige des Fougères. — *D*, on voit la solénostèle présenter des brèches (brèches foliaires) au-dessus du point de départ des traces foliaires c'est-à-dire des chaînes de divergents qui se dirigent dans les frondes. On passe ainsi à la dictyostèle; dans les *fig. A, B, C*, on voit comment à l'occasion des brèches il arrive que la marge de la solénostèle s'incurve pour donner naissance à des systèmes intérieurs médullaires. (Tansley.)

Dans tous cependant le faisceau ligneux est en forme de fer à cheval avec protoxylème logé à l'angle interne, ou en boucle (divergent fermé endarque). C'est ce qu'on indique en disant que le protoxylème est situé un peu au-dessous de la surface (pointement blanc dans les *fig. 238, A, B, C)*.

Par l'apparition d'une structure secondaire, un deutéroxylème annulaire, les Lyginoptéridées s'élèvent presque au rang des Spermaphytes dont elles ont d'ailleurs en quelque sorte le mode de reproduction par des espèces de semences. Mais ce serait une erreur que de les rapprocher étroitement des Cycadophytes dont elles diffèrent par leurs faisceaux à protoxylème endarque et toute leur morphologie *(fig. 240)*.

Il y a une gradation analogue chez les Equisétinées où l'on trouve par exemple dans l'axe sporifère une espèce de solénostèle à divergents endarques, constituant par l'association de leurs ailes de métaxylème étalées une chaîne continue de divergents. Dans les axes foliifères les divergents ont le plus souvent leurs deux ailes (d'ailleurs réduites à quelques éléments de métaxylème) séparées par le développement d'une lacune

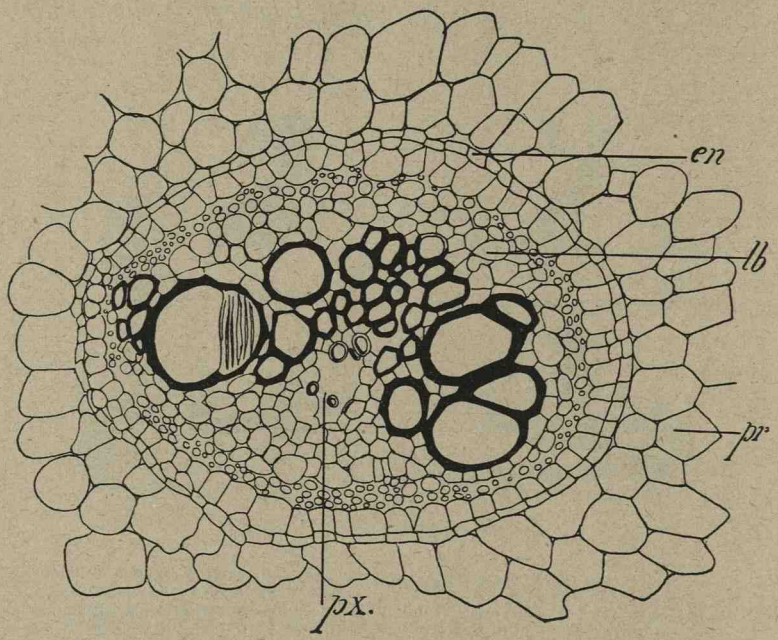


Fig. 237. — Divergent de fronde de Fougère (*Nephrodium filix mas.*) *pr*, parenchyme fondamental; *en*, gaine dédoublée; *lb*, zone de tubes criblés; *px*, lacune entourée par les éléments du protoxylème; les ailes du divergent s'étendent à droite et à gauche.

au-dessous du protoxylème et par le développement d'un cordon de phloème qui est pincé entre les deux branches du métaxylème.

Une gaine endodermique caractéristique sépare le cylindre central de l'écorce *(Equisetum arvense)*; parfois une seconde gaine de même nature limite la moelle qui devient fistuleuse *(Equisetum hyemale, E. variegatum)*.

Enfin chaque cordon est entouré par une gaine de même nature *(Equisetum limosum)*.

Il faut remarquer à propos de ces gaines, en particulier de l'assise plissée, bien caractérisée par les points de Caspary, que, s'il est constant dans les racines que cette assise limite nettement l'écorce du cylindre

central, dans les tiges soit des Fougères soit des Equisétacées il peut se différencier au pourtour de la moelle une autre assise plissée.

Enfin l'assise plissée générale fait défaut parfois et se divise en autant de gaines qu'il y a de cordons ou de groupes de cordons (pseudo-stèles). On appelle pseudo-stèles ces cordons vasculaires qui, tout en n'étant pas l'homologue du cylindre central, lui ressemblent par le fait qu'ils sont comme lui enveloppés par une double gaine, ce qui les a fait prendre autrefois pour des ramifications de la stèle proprement dite et qui est synonyme de cylindre central. D'ailleurs sur les régions d'un même *Equisetum* on peut trouver tantôt une double gaine générale, endodermique et périmédullaire ou même des gaines fasciculaires entourant chaque cordon *(E. limosum, fig. 247)*.

Il faut aussi faire remarquer ici que l'assise qui se différencie immédiatement au-dessous de cette assise plissée n'est pas, comme chez les Spermaphytes, d'origine distincte, mais qu'elle est le résultat du dédoublement de l'assise même qui fournit l'assise plissée.

On appelle, dans les Ptéridophytes, cette seconde couche, qui peut elle-même se dédoubler, *phléoterme* : C'est l'analogue du péricycle des Spermaphytes *(fig .237)*.

Ces structures qui sont toujours accompagnées de différenciations parallèles donnant naissance à des tubes criblés sont complétées dans l'écorce ou la moelle, c'est-à-dire dans les tissus fondamentaux, par l'apparition de tissus collenchymateux ou scléri-rifiés, irrégulièrement disposés et dont la valeur biologique est essentiellement de constituer un système de soutien. Ce sclérenchyme est ordinairement coloré en brun chez les Fougères.

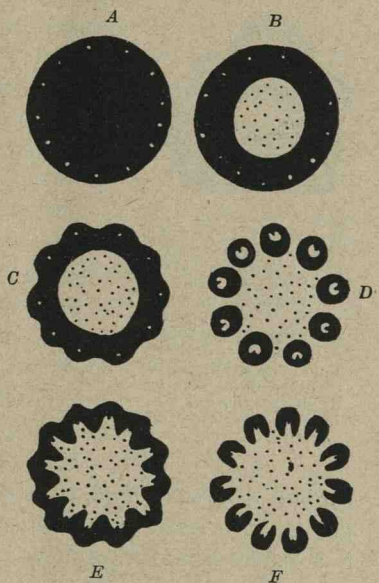


Fig. 238. — Schémas illustrant la disposition du xylème dans certaines Ptéridophytes (Ptéridinées) vivantes et fossiles. *A*, dans la tige de *Gleichenia flabellata* ; *B*, de *G. pectinata* ; *C*, d'un *Ankyopteris* (très schématisé, fossile) ; *D*, d'un *Lyginodendron* avec couronne de divergents annulaires à protoxylèmes endarques (dits mésarques) ; *E*, confluence des divergents en fer à cheval du type *Osmunda* (*fig. F*, cf. aussi *fig.* 222). C'est la structure réalisée dans la tige de la fougère actuelle *Todea barbara* ou le fossile *Osmundites Dunlopi*. On peut dériver toutes ces structures de *F* et *D* par adjonction aux solénostèles *C* et *E*, résultant de la confusion des divergents *D* et *F*, d'éléments vascularisés dans la moelle.

B. *Spermaphytes.*

B. 1. Monocotylédonées.

Il est avantageux d'exposer tout d'abord la structure primaire de la tige des Monocotylédonées qui diffère essentiellement des Dicotylédonées et aussi des Gymnospermes.



Fig. 239. — Section dans la tige de l'*Osmunda regalis*; en noir l'écorce scléreuse, traversée par les traces foliaires; au centre, une couronne de divergents en forme de fer à cheval, dont le protoxylème est à l'angle interne et dont les ailes de métaxylème se prolongent en direction centripète.

De même que la fronde compliquée et mégaphylle des Ptéridinées retentit dans la structure de la tige lui imposant une complication corrélative, de même la feuille proportionnellement grande de la plupart des Monocotylédones amène chez ces dernières à une augmentation considérable dans le nombre des cordons vasculaires de la tige. Et ceci est d'autant plus nécessaire que ces plantes par ailleurs très évoluées manquent presque totalement de structure secondaire. L'épaississement des tiges se fait surtout par une dilatation diffuse des parenchymes (Palmiers).

Les cordons qui s'y développent à partir des cordons de *procambium*, sorte de tissu embryonnaire aux cellules allongées prosenchymateuses, sont tous, ou presque tous, d'ailleurs, destinés à se rendre dans les feuilles.

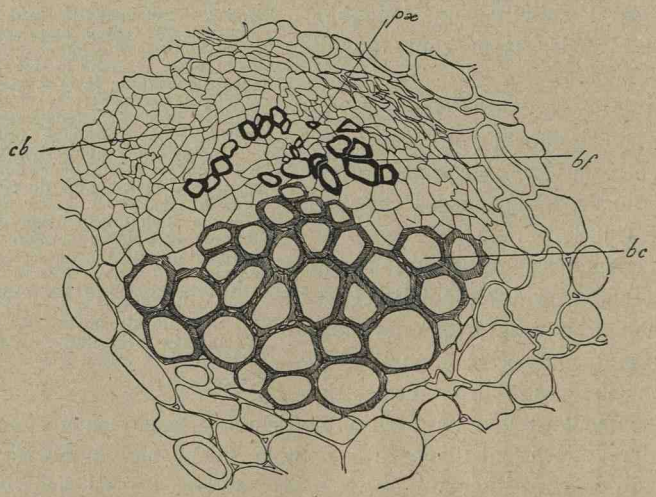


Fig. 240. — Protochorde du *Cycas circinalis* (Cycadacée). *px*, protoxylème; *bc*, métaxylème centripète; *bf*, métaxylème centrifuge; *cb*, assise génératrice.

Sur une section transversale, par exemple d'une tige de Maïs ou de Palmier, on voit un grand nombre de ces faisceaux épars dispersés dans toute la section *(fig. 248, 249)*. Mais tandis que chez les Dicotylédonées, en suivant le parcours de ces cordons, qui sont ici disposés en cercle unique, on les voit cheminer verticalement, comme dans un plan donné par la périphérie du cylindre central, tantôt en s'infléchissant plus ou moins mais en restant dans ce plan, chez les Monocotylédonées à tiges épaisses et dressées, ces faisceaux se déplacent dans leur parcours, vers le centre, pour revenir plus tard vers la périphérie *(fig. 250)*. C'est ce qui explique l'éparpillement des faisceaux sur la section transversale.



Fig. 241. — Equisetum sylvaticum. Plante entière réduite. Rameaux fertiles et stériles s'élevant hors d'une tige souterraine (rhizome). (Le Maout.)

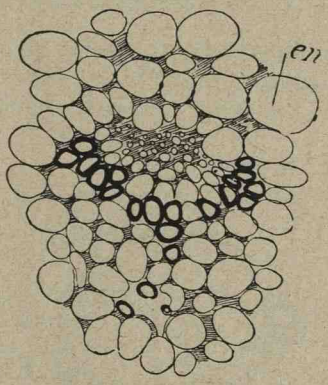


Fig. 242. — Equisetum arvense. Divergent entourant le cordon de tubes criblés ; on voit déjà une indication de lacune au niveau des premiers éléments de la protochorde.

Mais lorsque, comme chez beaucoup de Graminées *(Avena*, Avoine; *Hordeum*, Orge, etc.), la tige devient fistuleuse, la disposition rappelle beaucoup plus celle des Dicotylédonées. Il en est de même des Dioscoréacées. On pourrait donc supposer que la structure en cercle est primitive *(fig. 249)*. Chaque faisceau se différencie aux dépens d'un cordon procambial : tout d'abord les premières trachées, trachées spiralées et trachées annelées, puis le métaxylème qui est représenté par des trachéides

et des vaisseaux *(fig. 251)* (hydrocytes mêlés de cellules de parenchyme) ; on voit se dessiner ainsi un faisceau ligneux en coin à l'opposé duquel

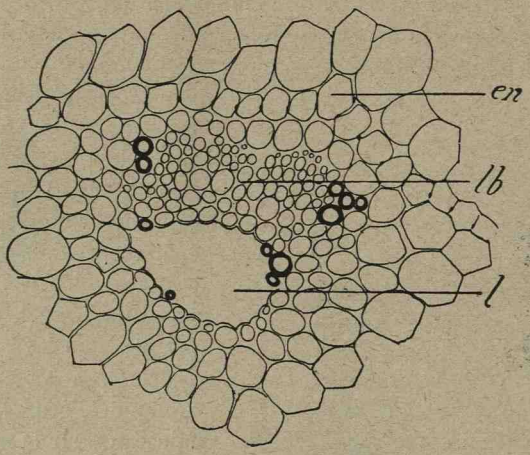


Fig. 243. — Id., mais dans l'axe feuillé ; *l*, lacune ; *lb* liber ; les éléments ligneux du divergent disloqué par l'apparition de la lacune sont en noir ; *en*, endoderme, assise plissée.

se différencie un cordon de leptome qui comprend habituellement une alternance régulière de tubes criblés et de cellules annexes.

Les cellules annexes proprement dites, c'est-à-dire détachées des tubes

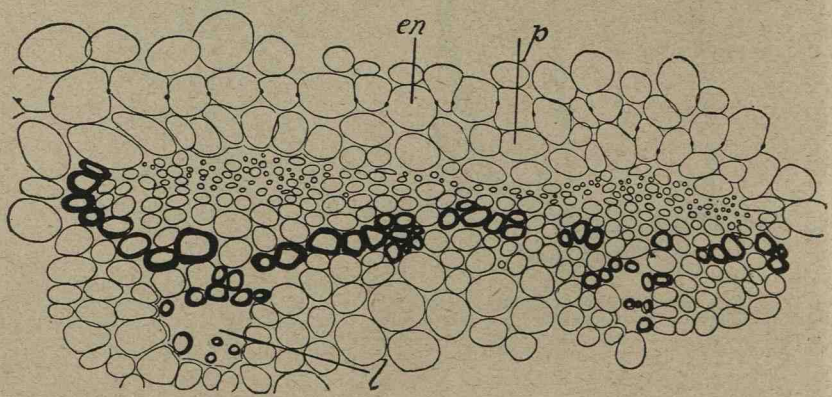


Fig. 244. — Chaîne de protochordes-divergents dans l'axe fertile de l'*Equisetum arvense*. Deux divergents superposés par une zone continue de tubes criblés ; *l*, lacune ; *en*, endoderme ; *p*, péricycle d'origine endodermique.

criblés font défaut aux Ptéridophytes et aux Gymnospermes de même qu'aux Saccovulées. Dans ces groupes, ce sont des cellules d'autre origine qui remplissent la fonction de ces cellules compagnes (Conifères, *Gnetum)*.

Il reste ordinairement entre le cordon de leptome et le cordon de xylème une ou plusieurs assises indifférenciées qui représentent en puissance

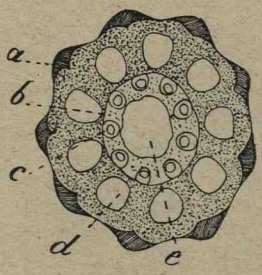


Fig. 245. — Section transversale dans la tige de l'*Equisetum arvense*. *a*, bandes de collenchyme ; *d*, lacunes corticales ; *b*, endoderme général ; *c*, protochordes munies chacune d'une lacune dite carinale ; *e*, moelle fistuleuse.

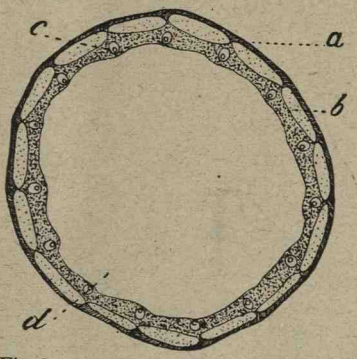


Fig. 246. — Section transversale dans la tige de l'*Equisetum limosum*. *a*, manteau de cellules mécaniques ; *b*, parenchyme vert ; *c*, protochordes entourées chacune par une gaine spéciale.

l'arc (l'assise) cambial fasciculaire du faisceau des Dicotylédonées.

Souvent au-dessous du protoxylème se fait une lacune.

Tout autour du cordon libéro-ligneux les cellules se différencient en fibres ou en scléréides : c'est ce qu'on appelle la *gaine mécanique*, développée surtout au-dessus du cordon libérien, un peu moins à l'opposé et qui est plus ou moins interrompue au niveau des derniers éléments du métaxylème.

Le cordon ligneux est souvent ici en divergent; le métaxylème en s'étalant produit de gros vaisseaux à ponctuations aréolées *(fig. 251-252)* qui, s'étageant en deux ailes, remontent parfois le long du cordon de phloème. Ceci donne à ces faisceaux l'apparence d'un Y, le cordon de phloème étant logé dans l'angle (Dioscoréacées).

Dans les rhizomes ou

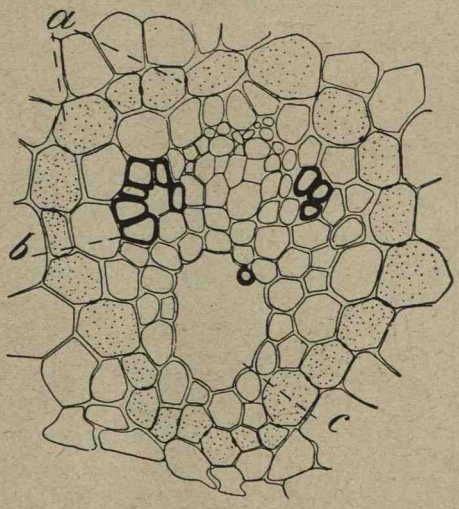


Fig. 247. — Protochorde d'*Equisetum limosum*. *a*, gaine endodermique ; *b*, métaxylème : *c*, lacune au-dessous du protoxylème représenté dans ce dessin par un élément annelé au bord supérieur de la lacune.

tiges souterraines ces ailes du divergent finissent par entourer complètement le cordon libérien; le faisceau paraît alors concentrique, mais en réalité il s'est développé en boucle *(fig. 253)*.

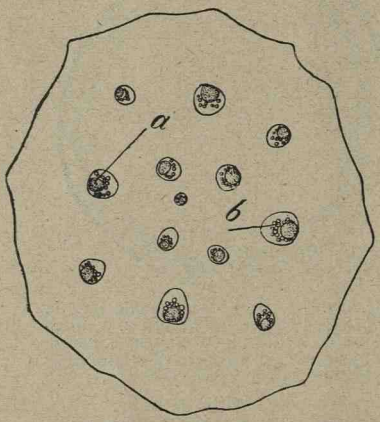


Fig. 248. — Section transversale dans la tige dressée de la même plante; les faisceaux sont épars et inégaux.

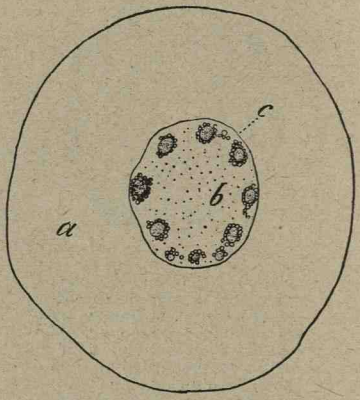


Fig. 249. — Section transversale dans la tige souterraine couchée (rhizome) du *Paris quadrifolia*. *a*, écorce; *c*, endoderme entourant le cylindre central dont la périphérie est occupée par une couronne de cordons libéro-ligneux.

On a appelé cette *structure amphivasale*. Elle n'est pas rare dans les rhizomes des Liliacées, Iridées, Aroïdées *(fig. 249, 254)* et dans les nœuds des Graminées et des Cypéracées.

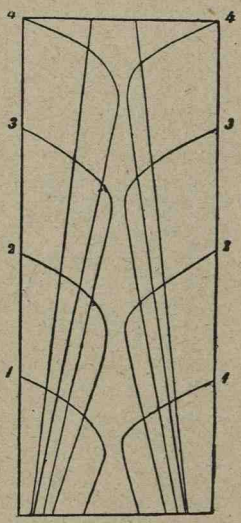


Fig. 250. — Schéma de la course des cordons dans une tige de Monocotylédonée.

Chez quelques Monocotylédonées, le cordon libérien n'est pas unique; il est divisé en deux groupes superposés au-dessus du faisceau ligneux et séparés l'un de l'autre par du tissu sclérifié ou fondamental (Palmiers). Parfois aussi (Dioscoréacées) il y a deux ou plusieurs groupes de tubes criblés accompagnant le faisceau ligneux.

On trouve aussi chez quelques Dicotylédonées cette tendance à la formation d'un divergent ligneux qui enveloppe le cordon de leptome *(Geranium sanguineum*, tiges robustes des *Valeriana*, des Ombellifères).

Dans les cordons libériens des Monocotylédonées, il arrive souvent que les tubes criblés alternent exactement avec les cellules com-

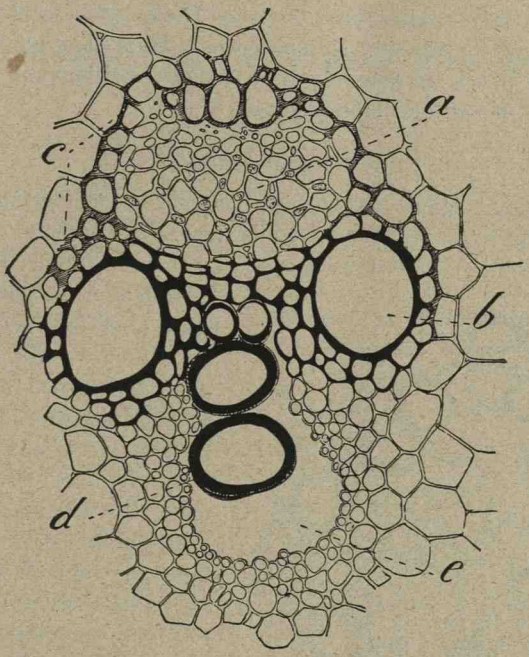


Fig. 251. — Section transversale à travers un cordon libéro-ligneux de Maïs; le bois est en noir; *a*, leptome à tubes criblés alternant avec cellules annexes; *b*, métaxylème; *d*, protoxylème à éléments annelés ou spiralés; *e*, lacune; *c*, gaine scléreuse.

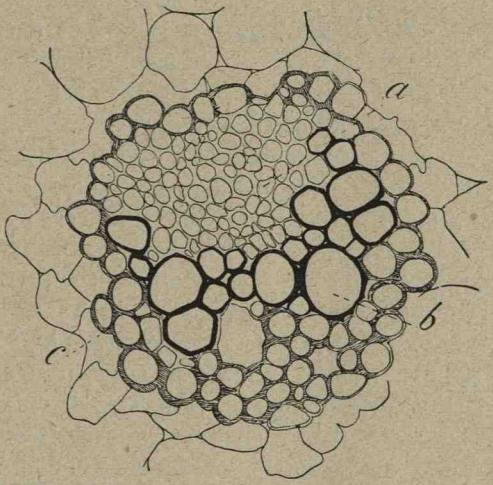


Fig. 252. — Section transversale à travers un des faisceaux de la *fig.* 249; *a*. liber; *b*, bois; *c*, gaine scléreuse.

pagnes. Cela se voit aussi dans quelques Dicotylédonées plus ou moins aquatiques (Renonculacées, Nymphéacées). Mais chez ces dernières le plus souvent il y a un parenchyme à cellules indifférenciées et parfois des fibres ou des cellules cristalligènes.

B 2. Dicotylédonées.

Les faisceaux ligneux des Dicotylédonées sont habituellement disposés en cercle *(fig. 255)*. Différenciés aux dépens des cordons procambiaux on constate que du côté de la moelle ce tissu reste pour une part non vascularisé. La portion qui entoure ainsi le protoxylème a reçu le nom d'*endoxyle*. Les portions de parenchyme qui séparent les faisceaux sont nommées *rayons médullaires primaires*.

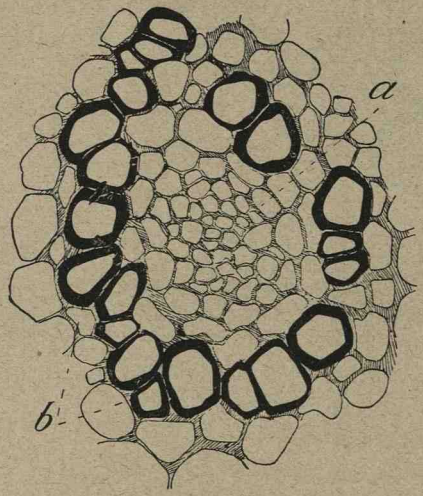


Fig. 253. — Section transversale à travers un faisceau de la *fig.* 248; le bois qui, dans la tige, entourait déjà en partie le cordon libérien, s'est prolongé tout autour de ce dernier.

Quant aux cordons de leptome, ils se différencient souvent en concordance avec les faisceaux ligneux, mais cela ne se fait pas avec une telle régularité qu'on pourrait parler dans tous les cas de cordons libéro-ligneux. Cette dépendance mutuelle est plus marquée dans la structure des feuilles. Il y a toujours entre le hadrome primaire et le leptome une ou plusieurs assises qui ont conservé le caractère embryonnaire.

Ces cordons qui, nous l'avons vu, sont souvent, très souvent même, de nature double, s'appuient extérieurement à une ou plusieurs assises de péricycle, premières couches du cylindre central, lequel lui-même est engainé par une assise souvent différenciée, la dernière assise de l'écorce primaire, l'*endoderme*. Il n'est pas toujours aisé de reconnaître avec certitude cette limite que certains considèrent comme douteuse. Il faut alors avoir recours à l'ontogénie des tissus pour déterminer exactement, à partir du point végétatif, ce qui revient au plérome et au périblème. Mais souvent, dans les tiges jeunes, l'endoderme est bien caractérisé par la présence de bandes subérifiées plissées *(Thunbergia)* ou par la présence de grains d'amidon particuliers qui en font une *assise amylifère* (v. géotropisme). En outre, on remarque souvent le début du péricycle aux fibres qui le caractérisent habituellement.

Structure secondaire des racines et des tiges.

A. Cylindre central.

On voit naître chez beaucoup de plantes au contact du tissu conducteur et en particulier entre le hadrome et le leptome un *méristème* appelé *secondaire* ou *cambium*.

Les racines des Ptéridophytes actuelles et celles des Monocotylédonées n'en développent point. Mais chez les Dicotylédonées et les Gymnospermes, on voit dans les racines s'établir une zone génératrice qui passe, dans le péricycle, par-dessus le bois et, dans le parenchyme du cylindre central, par-dessous le liber; une partie du péricycle seulement est utilisée. Lorsqu'il n'y a qu'une couche de péricycle, cette assise se dédouble et l'assise interne devient assise génératrice. Le fonctionnement d'une assise génératrice de ce genre peut être illustré par les schémas *(fig. 258, 259, 260)*.

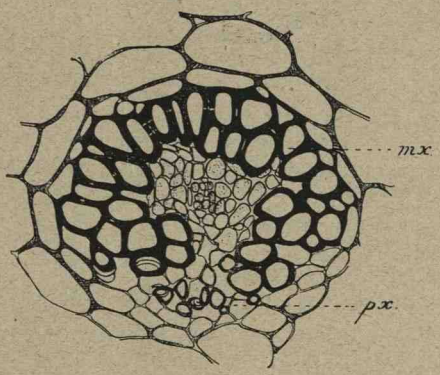


Fig. 254. — Cordon primaire dans la tige du *Dracœna*; on voit *px* le protoxylème (trachées) se prolonger en un divergent à ailes (*mx*) de métaxylème qui finissent par envelopper le cordon de phloème.

Ces cellules disposées en un cercle sinueux se subdivisent plus ou moins simultanément, découpant des segments tant vers l'intérieur que vers l'extérieur. L'assise génératrice est constamment reconstituée.

Il y a lieu de distinguer les assises génératrices à fonctionnement unilatéral de celles à fonctionnement bilatéral. Dans le premier cas, c'est toujours tantôt le segment extérieur, tantôt le segment intérieur qui devient définitif et qui, dans la règle, cesse de se subdiviser, ou tout au moins cesse de fonctionner comme assise génératrice. Il n'est pas exact de dire, comme on le fait quelquefois, que la cellule génératrice persiste indéfiniment; elle est, tout autant que la cellule qui passe à l'état d'élément différencié, cellule fille de la cellule génératrice précédente; elle n'en est que la moitié. C'est donc une génération dans laquelle la cellule mère se divisant en deux, l'une des cellules filles, tantôt l'externe, tantôt l'interne, se comporte de même, tandis que l'autre tend à se différencier.

Il faut, à ce propos, bien saisir que les séries de cellules qui viennent s'empiler des deux côtés de l'assise génératrice ne sont pas différenciées dès le début; elles sont simplement déposées *indifférenciées*. Ce n'est que dans la suite que chacune d'elles prend, dans l'ensemble, le caractère qui lui est assigné en corrélation (fonction) avec les autres cellules déjà différenciées. Il faut donc renoncer à cette idée simple et schématique, qui consiste à croire que l'assise génératrice produit des catégories de tissus.

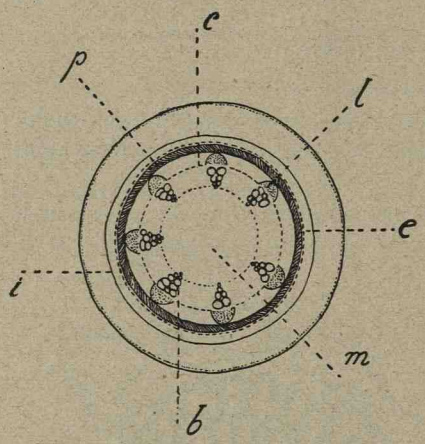


Fig. 255. — Schéma montrant la différenciation en régions dans une tige de Dicotylédonée; *m*, moelle; *b*, cordons ligneux; *l*, cordons libériens; *c*, cambium ou assise génératrice; *p* péricycle; *e*, endoderme; *i*, écorce interne.

Il est évident qu'au début, au moins, les tissus déposés par l'activité de l'assise génératrice sont disposés en séries régulières. Cet arrangement est, parfois de bonne heure, troublé par la différenciation particulière et la croissance inégale des cellules. Quand les cellules issues de ce méristème deviennent en partie des éléments ligneux ou en partie des éléments libériens, on l'appelle *cambium*.

C'est ainsi que se forment deux anneaux d'épaississement secondaire, l'un interne par rapport au cambium, appelé *deutéroxylème* ou *bois secondaire*, l'autre appelé *deutérophloème* ou *liber secondaire*.

Dans les tiges ce cambium s'éta-

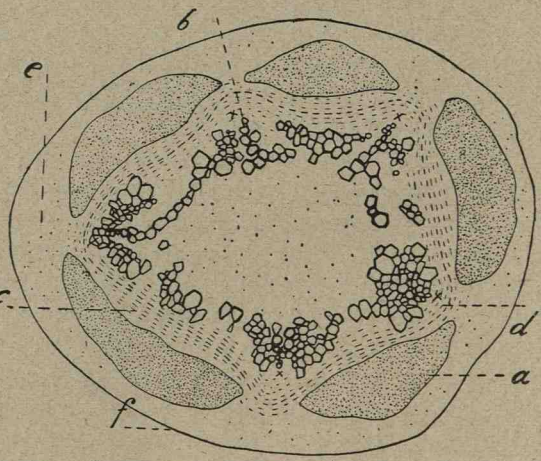


Fig. 256. — Section transversale dans la racine terminale de la plantule de *Vicia Faba*; *a*, cinq cordons libériens; *b*, pointement trachéen d'un divergent ligneux; ces divergents, par leurs métaxylèmes, commencent à former une première couronne ligneuse qui va s'épaissir par l'activité de l'assise génératrice *c-d*; *f*, limite du cylindre central; l'écorce n'est pas figurée. — Demi-schématisé.

blit tout d'abord aux dépens des cellules indifférenciées situées entre le hadrome et le phloème de chaque faisceau; chaque portion de l'anneau cambial dans cette situation prend le nom de *cambium fasciculaire;* ces arcs fasciculaires sont bientôt unis par des *arcs interfasciculaires* résultant de la division de cellules indifférenciées situées entre les cordons et constituant ce qu'on a souvent nommé les *rayons médullaires primaires.*

Dans les racines plus âgées l'anneau de deutéroxylème est régulier; il ne présente pas cette apparence sinueuse qui lui était tout d'abord assignée par la position du cambium. Cela provient de l'inégale activité de l'assise génératrice

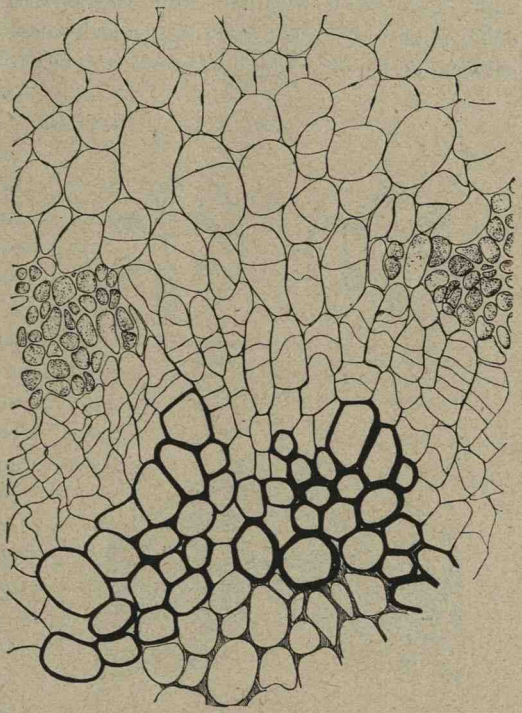


Fig. 258. — Détail de la figure précédente, au point *b*; le bois en noir, la moelle plus ou moins collenchymateuse en gris; le contenu des tubes criblés en pointillé; on voit les cellules par-dessus le bois dans le péricycle et jusque près de l'endoderme (reconnaissable aux points de Caspary), se diviser tangentiellement (*Cambium* supra-ligneux). Au-dessous des cordons libériens l'assise génératrice est plus marquée. Sur les ailes du divergent sont déjà des éléments ligneux secondaires superposés aux cellules cambiales dont elles dérivent.

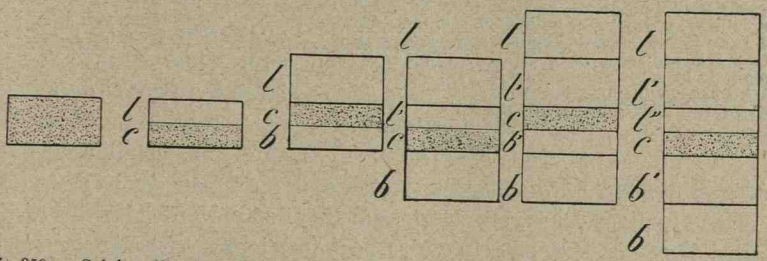


Fig. 259. — Schéma illustrant le fonctionnement d'une assise génératrice; on a représenté la cellule qui fonctionne comme cellule mère par une teinte grise (*c*); *b*, *b'*, *b''*, cellules ligneuses détachées en direction centrifuge; *l*, *l'*, *l''*, cellules libériennes détachées en direction centripète.

supra-ligneuse ou infra-libérienne. Les assises de deutéroxylème sont au début plus nombreuses entre les protochordes, ce qui tend à refouler les cordons de leptome vers l'extérieur et à égaliser l'anneau de deutéroxylème en voie de formation.

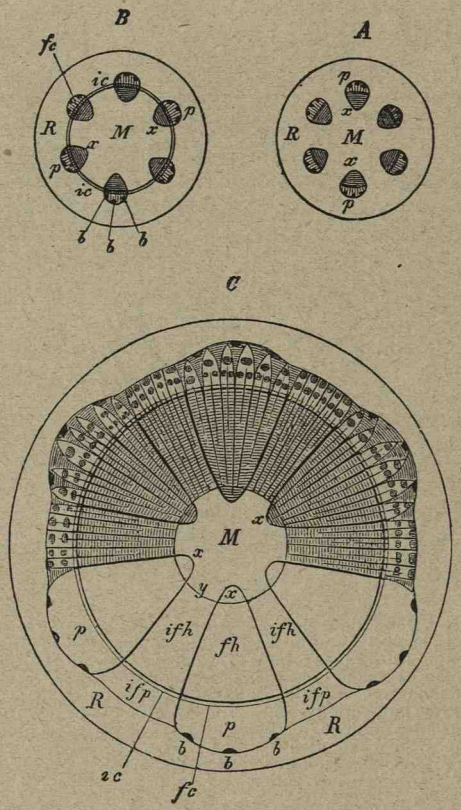


Fig. 260. — Schéma montrant le développement d'une tige de dicotylédonée (*Tilia*). — *A*, cercle des faisceaux à l'intérieur de l'écorce *R* et autour de la moelle *M*; *p*, liber ; *x*, bois. — *B*, réunion des faisceaux par un anneau cambial (assise génératrice) *ic*; *b*, *b*, *b*, premiers tubes criblés. — *C*, développement de la structure secondaire ; *fh*, bois fasciculaire secondaire ; *ifh*, bois interfasciculaire secondaire (voir le détail dans *fig. 280, 285*).
(D'après Sachs).

C'est ce qu'on voit clairement dans la figure 258. Le plus souvent l'accroissement secondaire des racines est tel que l'anneau de deutéroxylème est compact; on n'y reconnaît plus ou difficilement les protochordes primitives. Ceci avait également lieu dans le deutéroxylème des tiges de *Sphenophyllum*. Si les protochordes, comme cela est très souvent, s'étaient déjà rencontrées par leurs métaxylèmes à développement centripète, formant au centre de la racine une étoile de bois primaire, le deutéroxylème venant se déposer régulièrement sur cet arc primaire, tout le centre de la racine est occupé par un cylindre ligneux compact et continu.

Cette structure habituelle dans les racines des Dicotylédonées et des Gymnospermes assure à ces organes une grande résistance à un effort longitudinal, traction à laquelle, dans les conditions normales, sont soumis les appareils fixateurs, les crampons-racines.

Dans les tiges des Gymnospermes et des Dicotylédonées l'assise génératrice étant dès le début circulaire peut fonctionner régulièrement soit dans ses portions (arcs) fasciculaires soit dans ses portions interfasciculaires. De cette façon se fait l'accroissement des tiges, centrifuge pour le deutéroxylème et centripète pour le deutérophloème. Il convient d'exa-

miner séparément la croissance de l'anneau de deutéroxylème et celui de deutérophloème et ensuite de voir les modifications qu'entraîne dans le péricycle et l'écorce l'accroissement en diamètre des axes.

On a déjà dit plus haut que les éléments dsposés à la face du cambium sont tout d'abord indifférenciés. Deux cas principaux peuvent se présenter. Le premier, où les arcs interfasciculaires de cambium se divisant moins souvent donnent naissance à des cellules qui doivent grossir pour suivre l'accroissement en diamètre (en rayon) des régions fasciculaires où se fait une division active du cambium. Dans ces plantes,

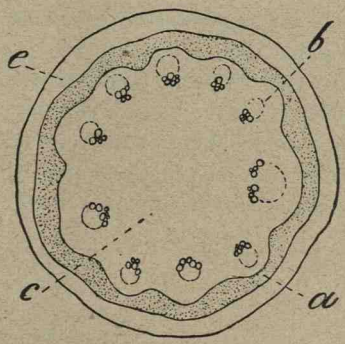


Fig. 261. — Section transversale à travers une jeune tige de l'*Aristolochia Sipho* ; *a*, anneau scléreux péricyclique ; *b*, cordons libéro-ligneux ; *c*, moelle ; *e* écorce.

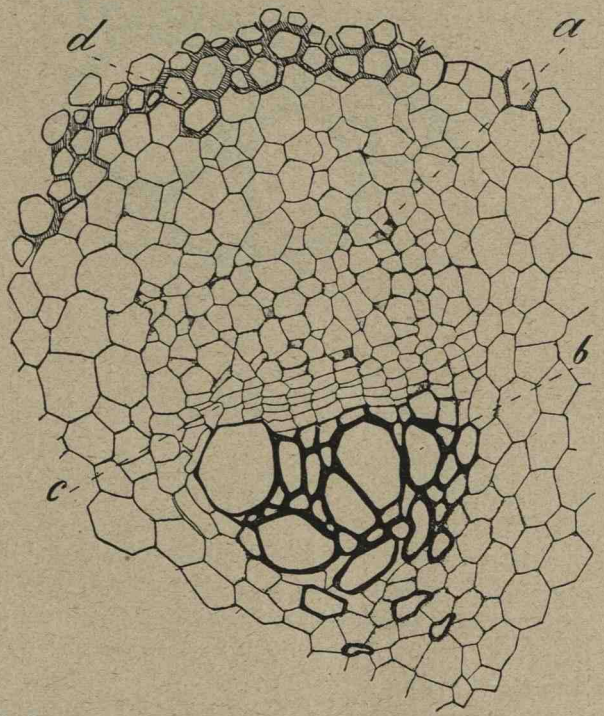


Fig. 262. — Détail d'un cordon de la *fig. 261 a*, liber avec tubes criblés reconnaissables à leur petite cellule annexe ; *b*, bois primaire d'une protochorde ; *c*, cambium fasciculaire ; *d*, cellules scléreuses de la gaine péricyclique.

pendant longtemps on reconnaît les cordons primitifs parce que dans les régions interfasciculaires les grosses cellules issues du cambium interfasciculaire ne se sont pas différenciées; elles semblent appartenir toujours aux rayons médullaires primaires dont elles sont cependant la prolongation. Chez d'autres, les cellules, tant celles qui naissent des arcs cambiaux fasciculaires que celles qui se forment au-dessous des arcs

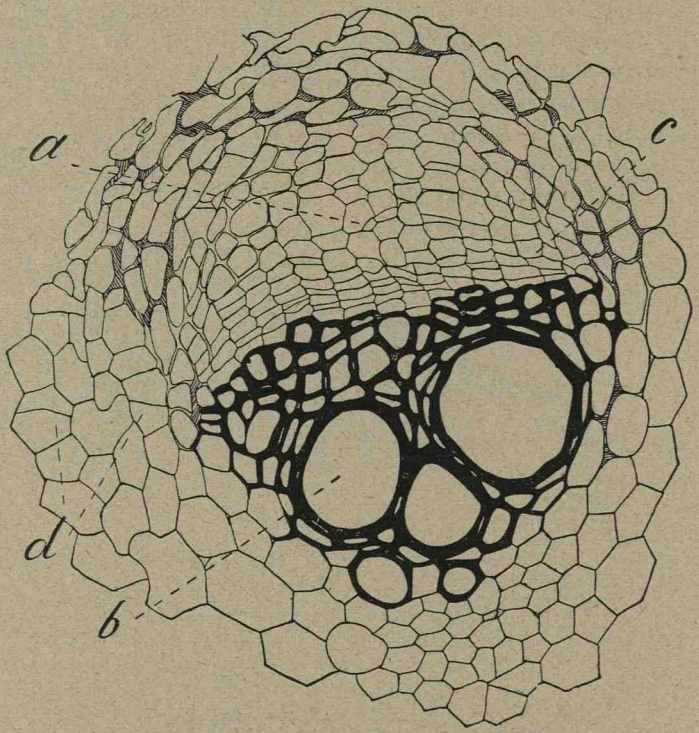


Fig. 263. — Id., mais à un stade un peu plus âgé; mêmes lettres sauf pour *d*, qui signifie ici assise génératrice interfasciculaire. Le liber primaire est en partie modifié; il y a déjà du liber et du bois secondaires.

interfasciculaires se différencient d'une manière analogue; il s'établit alors un anneau plus ou moins homogène de deutéroxylème différencié *(fig. 266)*. On appellera bois fasciculaire secondaire celui qui est superposé aux faisceaux *(fig. 263)*, bois interfasciculaire secondaire celui qui réunit les coins fasciculaires.

Les groupes de tubes criblés qui caractérisent les cordons de leptome ne sont pas toujours disposés symétriquement par rapport aux cordons de hadrome, ordinairement opposés à ces dernières *(fig. 261, 263,* etc.),

ils sont parfois irrégulièrement disposés à la périphérie du cylindre central *(264, 269)*.

L'indépendance des fonctions coïncide donc à une indépendance relative de position. La difficulté qu'il y a de définir exactement l'étendue d'un cordon de leptome rend l'utilisation de ces derniers pour l'établissement d'une théorie du faisceau presque illusoire. Il sera au contraire presque toujours facile de définir exactement le nombre et la position

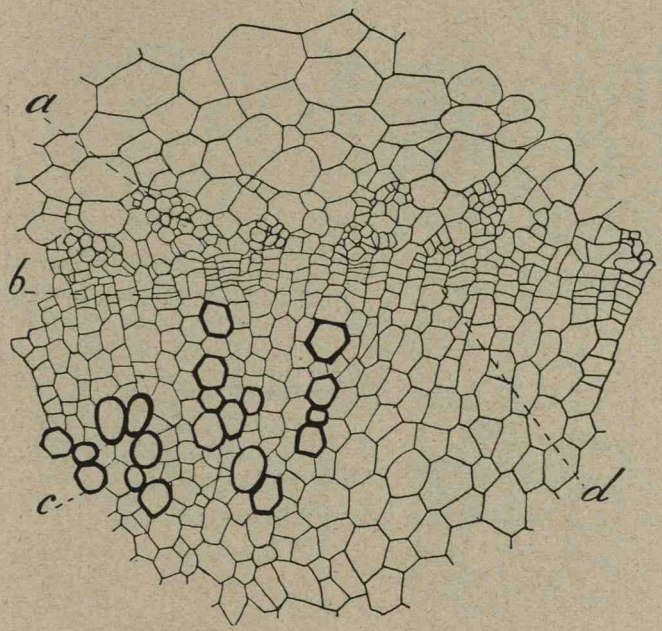


Fig. 264. — Section transversale dans la tige du *Datura Stramonium*, montrant un arc cambial *b-d*, les cordons primaires du liber *a*, les cellules conductrices du bois *c*. (On ne voit pas dans cette figure les tubes criblés périmédullaires.)

des protochordes avec leur protoxylème. Or, comme toujours la différenciation du hadrome débute par l'apparition de protochordes, par l'apparition d'éléments de protoxylème, de trachées, en d'autres termes, et que le sens de leur développement est aisé à saisir, la classification des structures fasciculaires d'après ces principes est chose relativement aisée et inéquivoque.

Lorsque, soit dans la racine soit dans la tige, le cambium s'est établi et a pris une forme circulaire, le développement du deutéroxylème se fait dans l'anneau ligneux d'une manière si analogue qu'on peut le décrire dans un seul exposé.

Les cellules cambiales sont des éléments étroits mais allongés dans le sens longitudinal, au moins dans l'arc fasciculaire ; ailleurs elles peuvent être plus grosses et comme des cellules ordinaires de parenchyme. En se subdivisant, ces cellules cambiales allongées fournissent vis-à-vis des faisceaux, des cellules allongées comme les éléments procambiaux dont elles sont elles-mêmes issues. Mais leurs dérivés se subdivisent parfois transversalement en produisant des cellules courtes superposées.

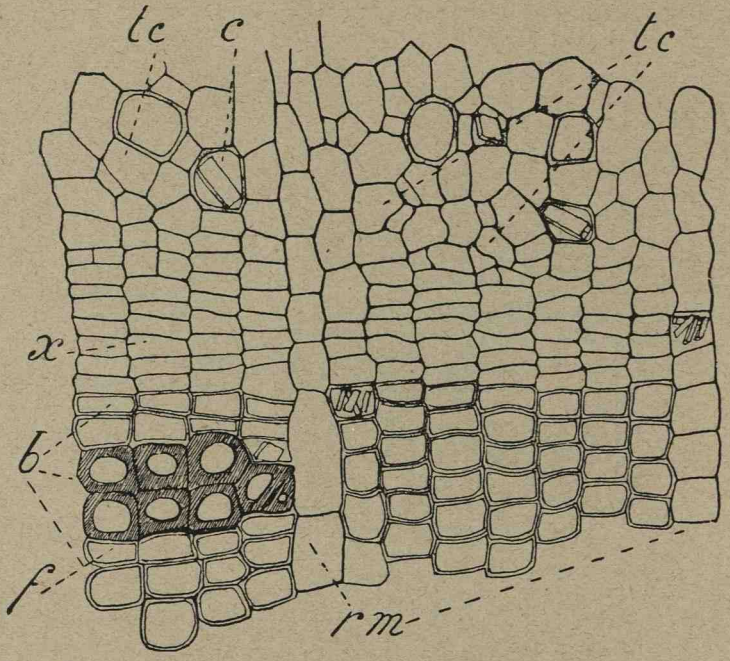


Fig. 265. — Section transversale dans une tige de *Dioclea* ; *x*, cambium ; *tc*, tube criblé ; *c*, cellule cristalligène dans le liber secondaire ; *b*, bois secondaire ; *rm*, rayons de parenchyme (aussi nommés rayons médullaires secondaires). On remarque qu'au niveau du cambium la cellule génératrice qui donne naissance au rayon se divise moins activement que les cellules cambiales voisines.

Quoi qu'il en soit, les cellules qui vont maintenant se différencier, dans cet anneau de deutéroxylème, seront variées; on n'y trouvera cependant jamais de trachées. Ce seront des biocytes à contenu variable, des sclérocytes et stéréocytes et enfin des hadrocytes. Lorsque les biocytes l'emportent on a le bois charnu et mou des racines charnues (*Cochlearia, Daucus carota*) (*fig. 271*) ou le bois mou des lianes. Dans ces bois charnus la régularité des assises du deutéroxylème est longtemps, sinon constamment, reconnaissable; on remarque sur une section transversale les groupes d'éléments trachéidaux (hadrocytes) ; ceux-ci s'anastomosent

à des profondeurs, à des niveaux variés, avec d'autres cordons de trachéides; de cette manière, il y a communication entre les cordons de même nature et qui forment un réseau dont les grosses mailles sont remplies de cellules vivantes et molles souvent gorgées de sucre ou d'amidon.

Dans les bois durs des plantes xérophytes (arbres des lieux secs des savanes et des campos) ce sont les stéréocytes qui prédominent; on dit alors que le deutéroxylème est fibreux (fibres ligneuses). Chez beaucoup de Légumineuses il y a dans le bois secondaire de grosses bandes fibreuses tangentielles alternant avec des plages trachéidales et parenchyma-

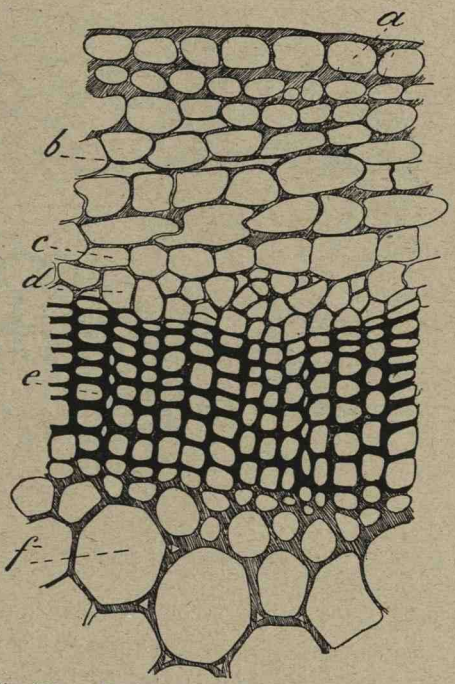


Fig. 266. — Section transversale dans la tige d'un *Galeopsis* (Labiée); *a*, épiderme; *b*, cellules corticales collenchymateuses; *c*, endoderme; *d*, assise génératrice au repos; *e*, anneau ligneux; *f*, moelle à cellules épaissies. On voit vers le milieu de la figure un groupe de tubes criblés; par places le liber fait défaut.

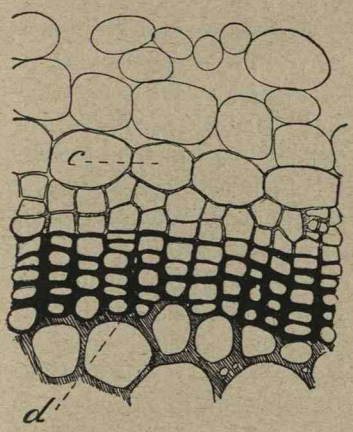


Fig. 267. — Section dans la même plante mais à un stade plus jeune. Ici on remarque qu'au-dessous de l'endoderme il n'y a parfois que deux assises, péricycle et cambium.

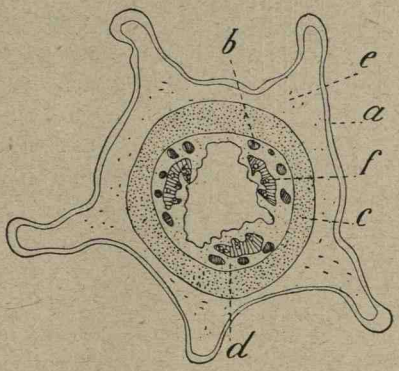


Fig. 268. — Section transversale dans la tige florifère du *Parnassia palustris*. Les régions sont bien marquées; *a*, épiderme; *e*, écorce; *c*, péricycle plurisérié scléreux entourant le reste du cylindre central dans lequel se sont différenciés des cordons de tubes criblés *b* qui ne sont pas superposés aux cordons ligneux; ceux-ci sont unis par leurs métaxylèmes par groupes de trois en chaînes de divergents *d*; la moelle a disparu.

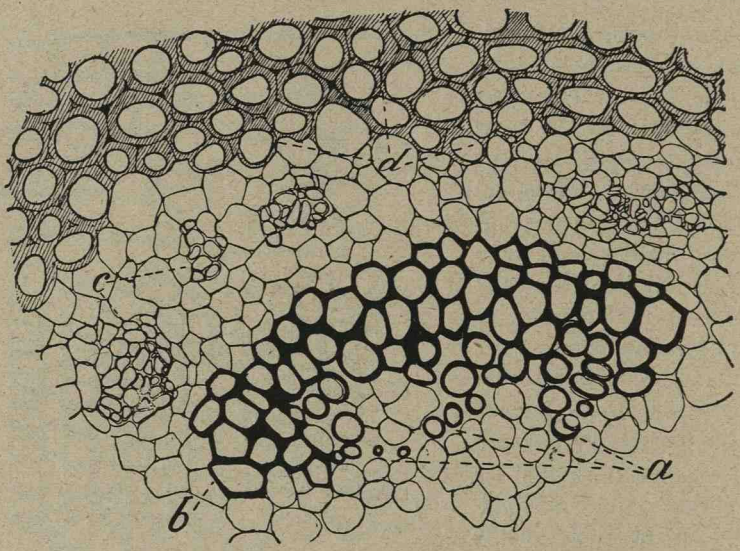


Fig. 269. — Détail de la figure précédente. *a*, pointements trachéens des trois cordons ligneux unis par leurs métaxylèmes *b*; *c*, cordons libériens; *d*, anneau scléreux péricyclique.

teuses. Dans le bois secondaire des Conifères et des Wintérées, à part un peu de biocytes il n'y a que des trachéides; le deutéroxylème est alors d'une remarquable régularité *(fig. 272)*.

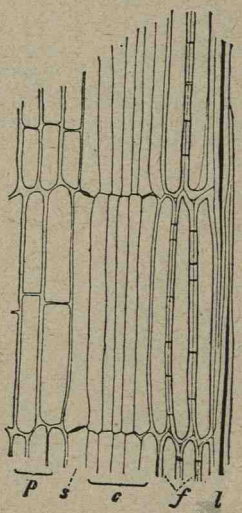


Fig. 270. — Section longitudinale radiale dans la tige du *Cytisus Laburnum* passant par les jeunes tissus issus du cambium *c*; *s*, tube criblé; *p*, parenchyme libérien à cellules cloisonnées; *f*, trachéides; *l*, fibres.
(D'après Haberlandt.)

Dans les deutéroxylèmes, bois secondaires, durs, on remarque que la masse compacte formée par l'ensemble des éléments à parois épaissies est comme pénétrée du dehors en dedans par des bandes étroites de tissu vivant. Ces rayons de parenchyme ont reçu le nom de *rayons médullaires secondaires*. Lorsqu'on les suit à partir du cambium on voit que les uns pénètrent profondément dans le bois secondaire, tandis que les autres s'arrêtent à une profondeur moindre. Ce système de lames vivantes radiaires s'allie à un système tangentiel de cellules vivantes qui constituent de même des bandes tangentielles de hauteur variable par lesquelles deux rayons médullaires secondaires peuvent entrer en communication vitale. Le bois secondaire des plantes où il y a prédominance d'éléments morts (fibres ou trachéides)

est donc pénétré par un réseau de lames vivantes, les unes radiales, les autres tangentielles.

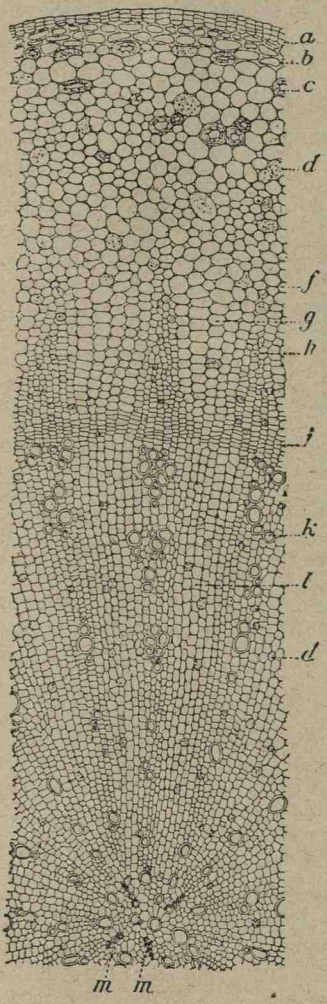


Fig. 271. — Portion d'une section transversale dans la racine charnue du *Cochlearia Armoracia*. *a*, suber; *b*, collenchyme; *c*, sclérocytes; *d*, cellules à ferment (myrosine); *f*, niveau de l'endoderme; *g*, rayons de parenchyme libérien secondaire; *h*, liber; *i*, cambium; *k*, éléments trachéidaux du bois secondaire; *l*, parenchyme ligneux secondaire; *m*, protochordes. (D'après GUIGNARD.)

Comme ces lames vivantes produisent souvent de l'amidon, on peut mettre alors facilement en évidence leurs anastomoses et, par conséquent, leur continuité, en colorant cet amidon en bleu par l'iode. Les cellules cambiales qui produisent ces rayons médullaires secondaires sont parfois de la même hauteur que les autres; alors la hauteur du rayon médullaire est la même que celle des fibres et des trachéides; seulement il y a eu division de ces cellules par une ou plusieurs parois horizontales; le rayon médullaire secondaire est alors haut d'une ou plusieurs assises ; dans une même plante l'importance des lames vivantes radiales varie. Examinées en section transversale, ces lames peuvent être à une, deux ou plusieurs assises, soit qu'elles aient pour origine une, deux ou plusieurs cellules cam-

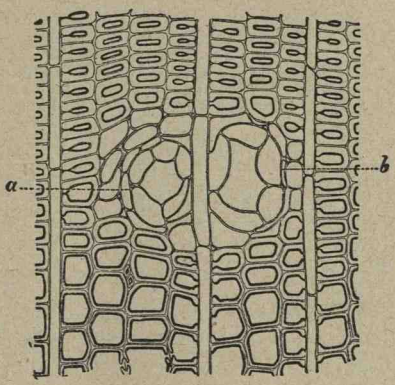


Fig. 272. — Distribution des éléments morts et vivants dans le bois secondaire (deutéroxylème) d'un conifère. Les cellules allongées dans le sens radial sont les rayons médullaires secondaires; *a* et *b*, canaux résineux; le parenchyme sécréteur a écarté ses cellules pour former une poche résinifère. (D'après KNY.)

biales contiguës soit que les cellules dérivées d'une cellule cambiale se soient divisées par des cloisons longitudinales radiales. Pour connaître l'importance des rayons médullaires secondaires, il faut non seulement pratiquer des sections transversales, mais aussi des sections longitudinales tangentielles et longitudinales radiales dans le bois secondaire. On ne peut connaître la structure anatomique d'un organe et en particulier du bois secondaire que lorsqu'on a combiné les résultats de l'examen selon les trois plans qui définissent ce solide. Cela étant, on s'aperçoit que souvent les rayons médullaires secondaires ont une section tangentielle lenticulaire (v. *fig. 273*). La cellule fille du cambium, allongée, s'était divisée transversalement par des parois horizontales une ou plusieurs fois; les cellules des extrémités restent indivisées, celles situées intermédiairement se subdivisent parfois par des cloisons verticales radiales après s'être dilatées. Alors le rayon, à ses deux extrémités, supérieure et inférieure, est à une assise d'épaisseur, tandis qu'en son milieu il y a deux assises. Par multiplication des cellules, il peut se former des lentilles de tissu vivant. Lorsqu'on examine une section transversale d'un anneau de deutéroxylème on voit que les cellules du rayon médullaire secondaire sont du double ou du triple plus longues dans le sens radial que les cellules à parois épaissies, fibres ou trachéides. C'est comme si ces cellules avaient pénétré la masse semi-homogène du bois secondaire par une croissance radiale exagérée. En réalité, cela provient de ce que les cellules mères du cambium vis-à-vis de ces rayons médullaires secondaires se divisent moins souvent que dans le reste de l'arc cambial; les cellules qui en proviennent sont donc tenues de s'allonger dans le sens radial en concordance avec le développement des autres cellules voisines du deutéroxylème *(fig. 265)*. On conçoit que pour qu'il puisse s'établir un rayon

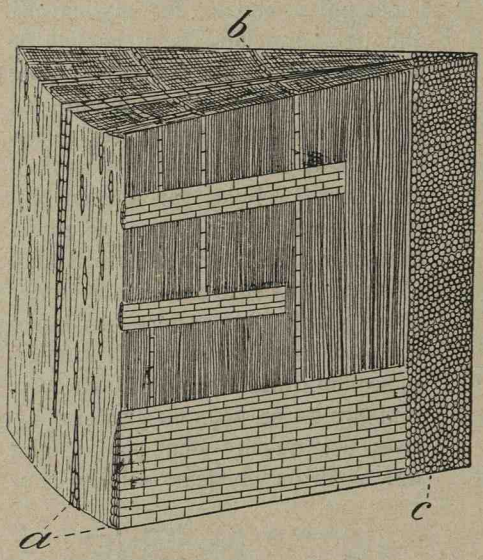


Fig. 273. — Schéma illustrant la structure d'un bois compact; *a*, rayons médullaires; *b*, parenchyme tangentiel; *c*, moelle. Ce dessin ne donne pas le détail des éléments morts du bois.

médullaire il faut que successivement des éléments détachés en direction centrifuge, c'est-à-dire à la face interne d'une cellule cambiale, restent vivants, tandis que les éléments déposés à droite et à gauche par l'activité de cellules cambiales se différencient les uns en trachéides, les autres en fibres, ou tous en fibres, ou tous en trachéides. Supposons une file radiale d'éléments détachés à la face interne d'une cellule mère cambiale c; les cellules a_1 a_2 a_3 a_4 a_5 a_6 a, ont été détachées selon l'ordre de leur numérotation; la plus ancienne est a_1, la plus nouvelle a_6. Au moment de sa libération de la cellule mère c, la cellule a est indifférenciée.. On a donné dans les séries A A_1 A_2 A_3 les cas variés qui peuvent se présenter; dans A_1, la cellule a_1 s'est différenciée en cellule de paren-

A.	c	a_7	a_6	a_5	a_4	a_3	a_2	a_1
A_1	c	t	t	t	f	f	f	p
A_2	c	t	f	f	t	t	t	t
A_3	c	t	t	t	t	p	t	t

chyme, elle est restée vivante; a_2 a_3 a_4 se sont différenciées en fibres, a_5 a_6 a_7 en trachéides. A_2 représente une autre variante; dans A_3 nous avons le type réalisé chez les Conifères où la plupart des éléments ligneux sont des trachéides.

C_1 a_7t, a_6t, a_5t, a_4f, a_3f, a_2p, a_1p.
C_2 —— a_4p, —— a_3p, —— a_2p. —|—
C_3 a_7f, a_6f, a_5t, a_4f, a_3f, a_2f, a_1p.

Dans le schéma C on voit que tandis que la cellule cambiale C et C_3 fournissaient 7 cellules, la cellule cambiale mère du rayon médullaire n'en fournissait que 4; les traits indiquent les communications entre les cellules vivantes.

La rapidité avec laquelle se différencient les cellules détachées du cambium est ordinairement très grande; la zone des cellules encore indifférente est rarement épaisse au-dessus du deutéroxylème déjà différencié. On conçoit qu'en principe la disposition des éléments dans les tissus secondaires devrait être très régulière. C'est ce qui est en effet dans le bois secondaire des Conifères (ou des Magnoliacées-Wintérées). Chez les premières, le système vivant ne comprend que des rayons de parenchyme et des îlots épars de parenchyme bordant une lacune résinifère. Il ne s'y forme jamais de vaisseaux proprement dits. Il vaut mieux analyser à part quelques types de deutéroxylème que de les décrire d'une manière définie trop abstraite. Analysons pour cette raison un peu plus en détail ce bois secondaire de Conifère. En section longitudinale radiale les trachéides montrent une série de ponctuations aréolées, alors qu'en section

tangentielle parfaite elles n'en montrent pas. C'est ce qu'on observe aussi en section transversale. Ces éléments lignifiés communiquent donc aisé-

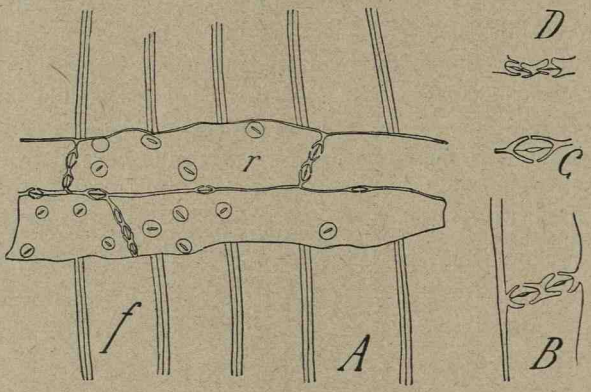


Fig. 274. — Section longitudinale radiale dans le deutéroxylème d'un *Pinus*. Ici les cellules du rayon médullaire ne sont plus vivantes mais elles portent des ponctuations aréolées *r*; les trachéides sont dépourvues de ponctuations sur ces faces radiales; *f*, trachéides; *r*, rayon médullaire trachéidal; *B*, id.; *C*, *D*, ponctuations aréolées du dit rayon.

ment de l'un à l'autre par leurs parois radiales, les cellules de chaque couche étant ainsi intimement associées. Les rayons médullaires secondaires qui ont leurs cellules fortement allongées dans le sens radial ne comprennent le plus souvent que des éléments vivants à grosses ponctuations simples *(fig. 275)*. Il faut remarquer à ce propos que dans le bois secondaire les parois des cellules du parenchyme sont souvent fortement épaissies et lignifiées comme celles des fibres et des trachéides. Toutes ces cellules fonctionnent alors comme éléments de soutien et contribuent à la solidité des troncs. Grâce à ces larges ponctuations ces cellules vivantes non seulement sont en communication les unes avec les autres, ce qui assure leur nutrition,

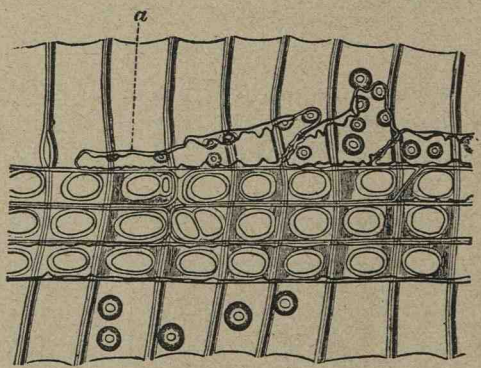


Fig. 275. — Section radiale dans le bois secondaire du *Pinus sylvestris*; en arrière on voit les trachéides allongées; les cellules vivantes du rayon médullaire ont de grandes ponctuations; la série supérieure des cellules du rayon médullaire est trachéidale.
(D'après Kny.)

mais elles peuvent puiser l'eau nécessaire hors des trachéides adjacentes. Dans le *Pinus sylvestris* une partie des cellules du rayon médullaire secondaire, en particulier celles du bord supérieur ou du bord inférieur, perdent leur vitalité et se transforment en cellules trachéidales, c'est-à-dire se marquent de ponctuations aréolées; ces cellules établissent une communication radiale facilitée entre les trachéides normales *(fig. 274, 275)*. Dans le deutéroxylème des Conifères, les fibres font défaut; leur rôle de soutien est rempli par les trachéides. Mais cette simplicité de structure est rare chez les Dicotylédonées.

Chez les Gymnospermes paléozoïques, par exemple chez les Cordaïtes, il n'y avait aussi des ponctuations que sur les parois radiales des trachéides.

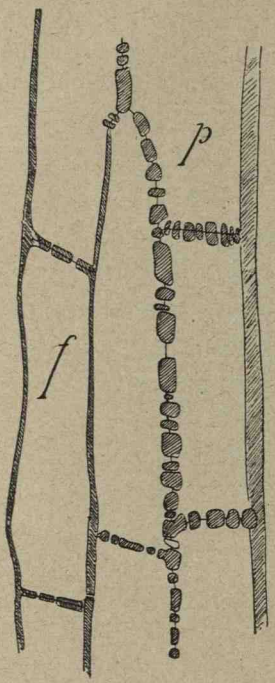


Fig. 276. — Section longitudinale dans le deutéroxylème du *Tilia*; *f*, fibre cloisonnée formant passage vers le parenchyme ligneux *p*.

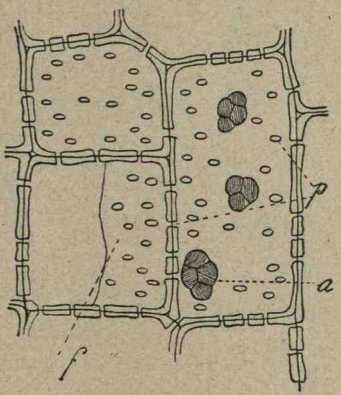


Fig. 277. — *Dioclea violacea*, cellules du parenchyme ligneux à parois épaissies, mais à contenu vivant; *a*, grains d'amidon agrégés; *p*, ponctuations simples.

Chez ces plantes le développement des vaisseaux à partir des trachéides, dont le diamètre augmente rapidement, vient troubler la régularité du réseau cellulaire. Chaque élément du deutéroxylème ayant son caractère propre de croissance, il influe positivement ou négativement sur la croissance des autres. De là une irrégularité très grande dans le réseau définitif des cellules de ces bois. Dans le Tilleul *(Tilia sp.)* (v. *fig. 279, 280)* le deutéroxylème comprend des fibres, des trachéides, des vaisseaux à gros diamètre, du parenchyme tangentiel, du parenchyme rayonnant et des fibres de remplacement. Ces dernières sont des

éléments allongés (prosenchyme) à grosses ponctuations simples et à contenu vivant. Elles appartiennent donc au parenchyme ligneux *(fig. 278)*. Elles réunissent les caractères des fibres, des scléréides et des biocytes.

Une étude détaillée du bois de tilleul permet de se rendre compte des corrélations, c'est-à-dire des relations qui lient les éléments constitutifs d'un deutéroxylème un peu compliqué. Elle prépare aussi à comprendre le fonctionnement de ces structures, tant au point de vue de la nutrition qu'à celui de la circulation de l'eau et des matières élaborées (v. Fonctions d'élaboration).

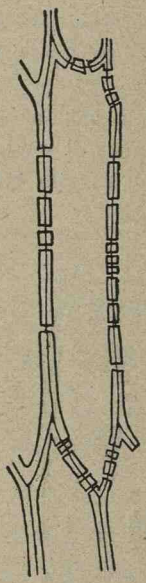


Fig. 278. — Fibre de remplacement, c'est-à-dire cellule vivante à parois épaisses, de la forme d'une fibre. Fonction double: résistance, réservoir.

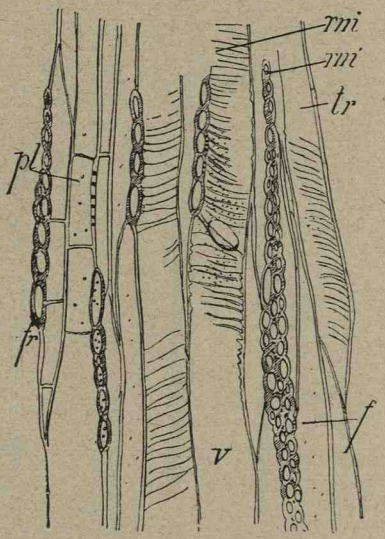


Fig. 279. — Section longitudinale tangentielle dans le deutéroxylème de *Tilia*; *v*, vaisseau avec ponctuation et perforation; *rm' rm"* rayons médullaires: *f*, fibres; *pl*, parenchyme ligneux.

Les fibres ligneuses ne diffèrent guère des fibres qu'on trouve dans d'autres régions; dans les bois très compacts leur lumen se réduit excessivement, alors, comme ces éléments sont associés si intimement les uns aux autres qu'ils ne laissent entre eux que des méats insignifiants ou point de méats, elles leur confèrent une grande résistance, une remarquable solidité. Les trachéides ou les vaisseaux sont souvent entourés par un revêtement de cellules vivantes aplaties qui dessinent à leur surface un réseau régulier sans méats. Ce parenchyme isolant, épivasculaire, a pour effet de soustraire à l'accès direct de l'air les gros éléments conducteurs.

La différenciation des éléments anatomiques sur leurs diverses faces n'est pas égale mais varie en corrélation avec celles des éléments adjacents. Il ne faut donc pas considérer les tissus d'une plante, et en particulier le bois secondaire, comme un simple assemblage de catégories de cellules. Il est au contraire aisé de montrer que chaque élément s'organise en fonction des cellules adjacentes. Ainsi, si un hadrocyte, trachéide ou vaisseau, confine à une fibre, il ne présente pas de ponctuations de ce côté-là;

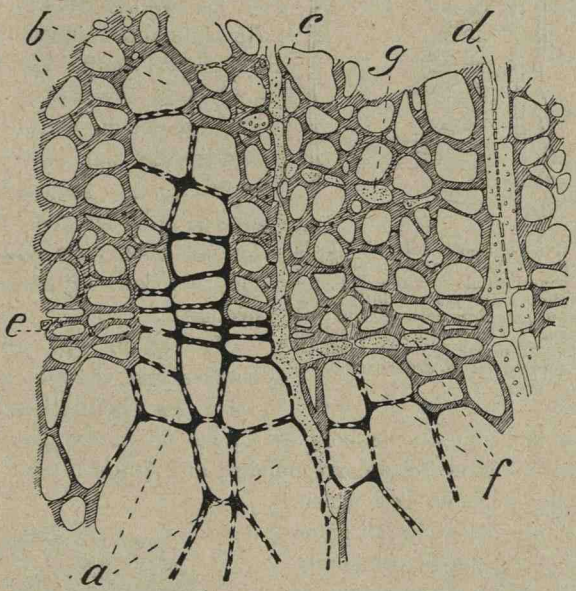


Fig. 280. — Section transversale dans le bois secondaire (deutéroxylème) du *Tilia*. On a représenté les éléments trachéidaux, à ponctuations aréolées, en noir; les fibres sont en gris; les cellules vivantes ont un contenu pointillé. *a*, vaisseaux ligneux et tracheides; *b*, fibres; *c*, rayon médullaire unisérié; *d*, rayon bisérié; *f*, *g*, parenchyme ligneux tangentiel; *e*, limite d'une couche annuelle.

la face par laquelle cet hadrocyte s'appuie à un autre hadrocyte porte au contraire de nombreuses ponctuations aréolées qui se répètent de l'autre côté de la membrane dans l'autre cellule; la ponctuation se répète donc des deux côtés de la paroi avec le même caractère. Au contact des rayons médullaires et du parenchyme si les cellules de ce dernier sont à parois épaissies on voit la ponctuation être aréolée du côté du vaisseau ou de la trachéide et simple du côté de l'élément vivant *(fig. 281)*. Dans les rayons de parenchyme, les cellules sont en relation par des ponctuations simples; il y a entre ces cellules des méats qui permettent la pénétration de l'air

nécessaire à la respiration. Ces méats qui sont d'ailleurs très étroits constituent des files radiales qui traversent le cambium et mettent en communication l'écorce et le tissu vivant. Du côté des hadrocytes il n'y a pas de méats. On verra plus loin que l'accès de l'air est préjudiciable au fonctionnement des hadrocytes aquifères.

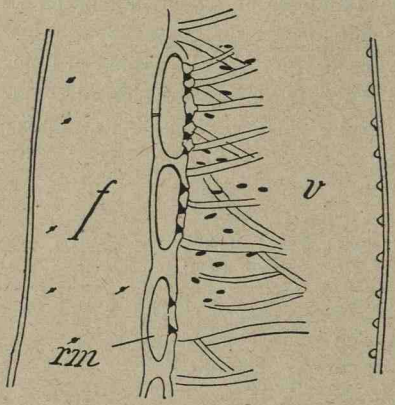


Fig. 281. — Portion d'une section longitudinale tangentielle dans le bois secondaire du *Tilia*; *f*, fibre avec ponctuations en forme de fentes obliques contiguë à un rayon médullaire *rm* qui ne présente pas de ponctuation du côté de la fibre, mais qui est en communication avec le vaisseau *v* par des ponctuations simples du côté du rayon, aréolées du côté du vaisseau.

La savante différenciation des éléments anatomiques du bois indique qu'il s'agit d'un tout ajusté comme les diverses pièces d'une machine. On ne saurait donc assez insister sur la nécessité de connaître, non seulement le principe de la structure de chacun de ces éléments, mais aussi et surtout de leur ajustement réciproque.

Lorsqu'on fait une section transversale dans le tronc d'un arbre des régions tempérées, on remarque à l'œil nu que le bois est formé de cercles concentriques. Chacun sait que ces cercles correspondent aux années successives pendant lesquelles le tronc s'est accru. Cette zonation provient du fait qu'en général le bois formé au printemps, alors que l'activité du cambium se réveille et que l'eau circule abondamment, a des éléments de plus gros diamètre; vers l'automne, le diamètre de ces éléments ligneux se rétrécit et les lignes tangentielles qui correspondent à chaque assise déposée étant plus rapprochées, il en résulte que cette région prend une apparence plus compacte. En outre, les parois des cellules sont proportionnellement plus épaisses. Chez les Conifères, cette succession est particulièrement bien marquée. Les trachéides y sont déposées radialement et tangentiellement, et leur ordre régulier est à peine troublé par l'apparition de

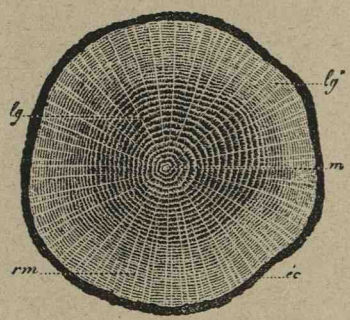


Fig. 282. — Section d'un tronc de 36 ans, montrant la succession des couches annuelles; l'ancien deutéroxylème (bois de cœur) se remarque par sa teinte plus foncée; les rayons médullaires sont en blanc.

poches sécrétrices à bordure parenchymateuse; les assises d'automne ont leurs trachéides aplaties dans le sens tangentiel, et comme l'épaississement des parois n'a pas diminué, tandis que le diamètre radial du lumen s'est abaissé de moitié, cette zone est plus dense que celle du bois d'été. On ne trouve guère de transition entre ces séries de cellules aplaties

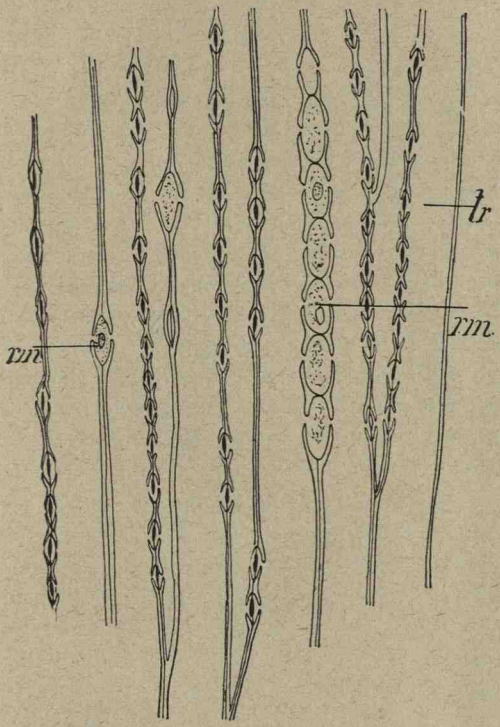


Fig. 283. — Section longitudinale tangentielle dans le deutéroxylème d'un *Pinus; tr.* trachéides munies de ponctuations aréolées; *rm*, rayons médullaires à cellules vivantes, nucléées

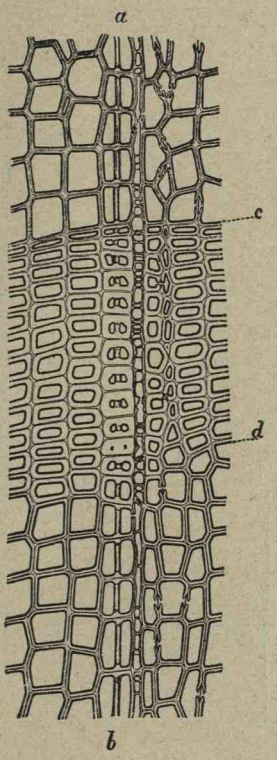


Fig. 284. — Section transversale dans le bois secondaire d'un *Pinus; c-d*, bois tardif (d'automne); *c-a*, bois précoce (de printemps). (Kny.)

de bois d'automne et les grandes trachéides du bois de printemps; le passage est ordinairement brusque *(fig. 284)*.

Il est intéressant de constater chez plusieurs Conifères que les trachéides dernièrement formées avant l'hiver possèdent, ce qui n'a pas lieu dans les autres, des ponctuations aréolées sur leurs parois tangentielles, ce qui permet un passage direct de l'eau vers la zone cambiale au printemps.

Dans le deutéroxylème des autres groupes systématiques les limites des couches annuelles se déterminent d'une manière analogue par la diminution du diamètre radial des cellules et par conséquent par la densité plus grande du bois d'automne.

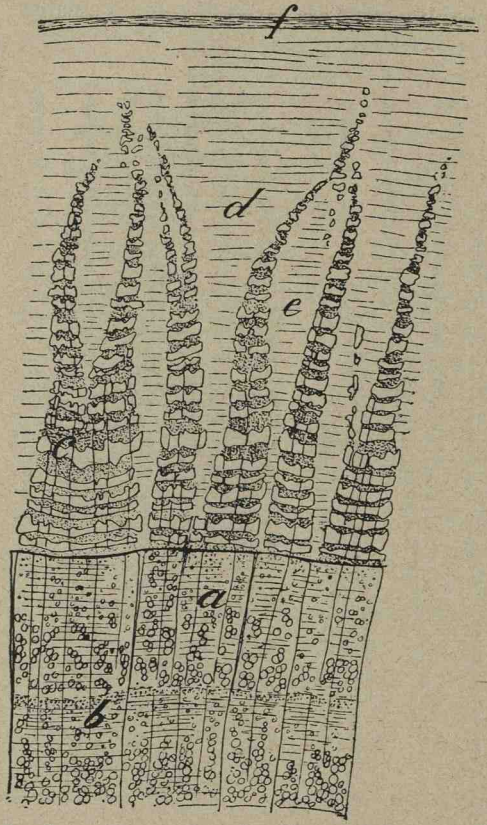


Fig. 285. — Dessin demi-schématisé d'une portion d'une section transversale dans une branche de *Tilia* : *a*, dernière couche ligneuse ; *b*, couche de l'année précédente, on voit les vaisseaux (plus grand diamètre) plus abondants dans le bois précoce. Une ligne noire indique l'anneau cambial ; *c*, liber secondaire constitué par des bandes de fibres (en blanc) alternant avec des bandes de tissu criblé en gris ; *d-e*, parenchyme de dilatation issu d'un rayon médullaire secondaire et qui permet l'accroissement en diamètre du liber ancien ; *f*, périderme.

D'autres détails sur la structure du deutéroxylème seront donnés au chapitre de la circulation de l'eau dans la plante. On ne peut cependant passer sous silence une particularité qui peut donner lieu à des confusions. C'est la présence sur les hadrocytes d'épaississements disposés en spirales isolées ou géminées (v. p. 284, *fig. 279, 281)* et qui donnent à ces éléments un faux air de trachées. Dans les plantes où les trachéides ou les vaisseaux ont des spires tertiaires d'épaississements, on remarque que ces dernières se maintiennent aussi sur les faces dépourvues de ponctuation aréolées.

Enfin signalons l'existence de deutéroxylèmes dans lesquels il n'y a point de trachéides et où tous les hadrocytes sont communicants et par conséquent forment des vaisseaux continus *(Ficus)*.

Pendant que se différencie le bois secondaire, des modifications analogues se passent dans le phloème secondaire, le liber proprement dit. Les assises empilées en direction centripète différencient leurs cellules; les unes se transforment en articles de tubes criblés, mais au préalable se

divisent pour détacher (chez les Phanérogames Angiospermes seulement) une ou plusieurs cellules (compagnes). Parfois tout d'abord la cellule mère d'un artice de tube criblé se divise plusieurs fois pour produire un faisceau de cellules allongées, les tubes criblés et leurs cellules compagnes (cas assez général chez les Gamopétales, v. *fig. 264, 269).* D'autres cellules se cloisonnent transversalement et fournissent du parenchyme libérien; certaines deviennent des fibres éparses dans le liber secondaire ou groupées en faisceaux ou disposées en séries, en lames tangentielles *(Tilia, fig. 285).* Dans ce dernier cas, des bandes de parenchyme et de tubes criblés alternent tangentiellement avec des bandes de fibres, ce qui donne à ce tissu secondaire une apparence feuilletée, d'où 'ancien nom de « liber » *(fig. 285).* Les rayons (médullaires secondaires) de parenchyme qui, à partir de certaines cellules du cambium, pénètrent dans le bois, se continuent dans le liber *(fig. 265)* avec le même caractère, mais n'épaississent pas leurs membranes.

Le dépôt successif d'assises ligneuses à partir du cambium accroît régulièrement le diamètre de cet anneau. La conséquence est que le cambium est forcé de suivre cette augmentation de diamètre en multipliant corrélativement ses cellules tangentiellement. D'autre part les assises libériennes déposées du dehors en dedans, en sens centripète sont également sollicitées à suivre cet accroissement de diamètre par la pression radiale exercée par les tissus externes toujours grossissants. Tout d'abord les anciennes assises libériennes répondent à cette excitation en s'allongeant tangentiellement; puis, après leur différenciation, étant devenues incapables de division, cette extension est dévolue aux cellules de parenchyme qui se multiplient. Ce sont en particulier les rayons médullaires qui non seulement allongent corrélativement leurs cellules tangentiellement mais qui bientôt, sous l'effet de cette tension, se subdivisent perpendiculairement. Ce tissu devient un *parenchyme de dilatation.* Or, comme la zone externe du liber a été déposée à un moment où le diamètre de la tige était plus étroit, il s'ensuit que les bandes radiales des tissus différenciés séparées par des rayons de parenchyme vont s'élargissant de l'extérieur vers l'intérieur. Ce sont les rayons de parenchyme qui, en se dilatant, remplissent l'espace. Ces rayons qui se dilatent sont en général des rayons en continuité avec les primaires. Mais les rayons secondaires subissent également selon les tensions actives une semblable extension *(fig. 285, d, e).*

Avec l'âge d'autres modifications s'observent dans les anneaux d'épaississement. La pression radiale subie par les assises libériennes et la diminution de vitalité des anciennes couches en amènent finalement l'écrasement. Dans les tiges âgées on trouve souvent à la périphérie du liber une couche cornée qui a reçu le nom de *liber corné* ou *kératenchyme* et dans laquelle on ne peut plus reconnaître de structure cellulaire.

Le *péricycle* des tiges n'est pas ordinairement unisérié. Il est souvent multiple et envahi par des fibres (ce sont souvent des fibres textiles) disposées isolément en groupes ou en un anneau quasi continu *(Aristolochia)*.

Cet anneau résistant de fibres péricycliques qui, au début, est souvent continu, est rompu pendant l'accroissement en diamètre; dans les lacunes qui se forment pénètrent immédiatement les cellules parenchymateuses qui viennent remplir l'espace en se dilatant et en se divisant.

Ce parenchyme réparateur constitue désormais un parenchyme de dilatation, par lequel le diamètre de la tige, dans cette région, peut suivre l'accroissement radial *(fig. 291, 292)*.

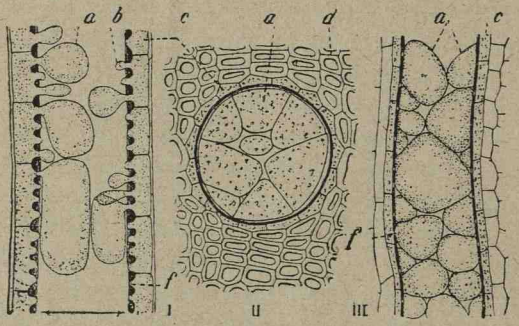


Fig. 286. — Origine et développement de thylles dans le *Vitis vinifera* (vigne). *I*, les cellules vivantes qui tapissent le vaisseau font hernie au travers des ponctuations qu'elles perforent; *a*, vésicule thylle; *b*, début de la prolifération; *c*, cellules vivantes actives. *II*, id., section transversale; *a*, thylles qui remplissent le vaisseau et se compriment mutuellement; *d*, fibres ligneuses. *III*, vaisseau en section longitudinale rempli de thylles. D'après MANGIN.)

Il est à remarquer que la nature chimique de ces fibres péricycliques n'est pas toujours la même que celle des fibres ligneuses, des fibres libériennes ou des fibres corticales. De là une inégale valeur de ces éléments tant au point de la statique des végétaux qu'à celui de leur utilisation comme fibre textile.

Dans l'anneau ligneux il se fait avec le temps des modifications qui nécrosent une partie des cellules vivantes ou qui altèrent la conductibilité des hadrocytes, trachéides et vaisseaux. Ce sont tout d'abord les protochordes de l'an dernier qui deviennent inactives, leurs trachées sont souvent écrasées ou comprimées par l'endoxyle et le développement du métaxylème et du bois secondaire. Aussi les protoxylèmes ne conservent leurs fonctions que pendant peu de temps. Quant au métaxylème et aux couches successives du bois, leur fonctionnement peut durer plus ou moins longtemps. On appelle « bois de cœur » *(duramen)* l'ensemble des couches annuelles qui ont été modifiées du centre vers la périphérie. Cette modification, qui est ordinairement accompagnée d'un changement de couleur du bois, procède à partir des cellules vivantes qui, sous forme de lames anastomosées tangentiellement ou radialement, divisent le bois; nous avons vu aussi que les grands vaisseaux sont parfois

tapissés sur l'une ou l'autre des faces par des cellules vivantes ; on remarque alors que tôt ou tard ces cellules vivantes prolifèrent en faisant hernie vers le lumen des trachéides ou des vaisseaux, et, en traversant les ponctuations, cette hernie se dilate en une vésicule qui, venant à rencontrer d'autres vésicules semblables, s'associe à elles pour remplir tout le lumen d'un vaisseau. Cette oblitération ne se fait, dans le bois de cœur de beaucoup de troncs, que lentement, du centre vers la périphérie. Chez les *Robinia pseudo-Acacia*, la pénultième couche annuelle est déjà ainsi modifiée. Parmi les bois qui se modifient ainsi il convient de citer *Castanea vesca*, *Quercus*, *Vitis*, *Ficus*, *Platanus*. Ces *thylles* ou vésicules peuvent rester vivantes un certain temps *(fig. 286)*. On voit alors s'y déposer transitoirement de l'amidon. Mais le plus souvent les parenchymes eux-mêmes se vident et se nécrosent.

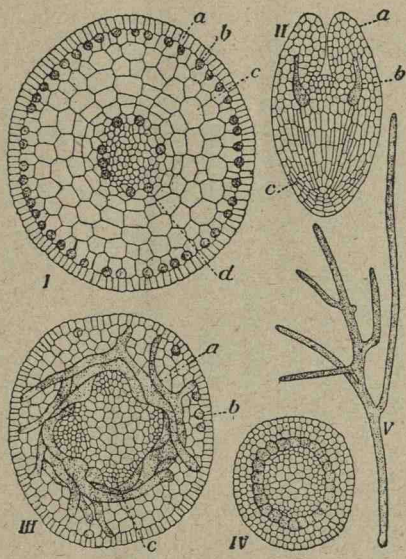


Fig. 287. — Origine et expansion des laticifères dans les *Euphorbia*. *I*, section de tigelle d'*Euphorbia exigua ; a*, épiderme ; *b*, *c*, laticifères. *II*, section longitudinale d'un embryon d'*E. Peplus* ; *a*, cotylédons ; *b*, laticifères ; *c*, radicule. *III*, section transversale d'un embryon d'*E. Peplus*, *a*, *b*, laticifères. *IV*, section transversale de l'embryon d'*E. falcata*. *V*, laticifère avec ses premières branches.
(D'après CHAUVEAUD.)

Tout aussi souvent le bois de cœur est modifié par l'apparition d'une gommose. Dans le cerisier *(Prunus Cerasus)* cette gomme remplit les hadrocytes à partir de la cinquième couche de l'extérieur à l'intérieur. Chez ces mêmes plantes parfois les deux modes d'oblitération s'associent *(Vitis)*. En même temps, ou plus tard, les éléments vivants du bois ancien meurent, de telle sorte que tout le centre du tronc est occupé par une colonne de tissu mort. Celui-ci est protégé contre l'action destructrice des bactéries et des champignons par des imprégnations de substances antiseptiques (tanins, terpènes). On appelle « aubier » *(albumum)* le bois qui n'a pas subi ces altérations. Les bois blancs conservent souvent leurs cellules vivantes jusqu'à la moelle.

Dans un tronc de *Picea excelsa*, les cellules vivantes vont traversant plus de 20 couches annuelles, dans le *Pinus sylvestris* de 30 à 70

couches, dans le Saule jusqu'à la 7me couche, dans un tronc de *Fagus* âgé de 124 ans la vie se maintenait très active jusqu'à 30 couches, puis en diminution jusqu'au 80me cercle annuel.

Dans le cas où une plante à laticifère acquiert des formations secondaires, ces formations sont parcourues par des tubes laticifères issus des branches voisines des assises génératrices, et appartenant au système laticifère primitif. On ne constate jamais l'apparition de nouvelles initiales de laticifères après les premiers stades de développement embryonnaire. Leurs terminaisons ne sont pas localisées, elles traversent les tissus les plus différents (Euphorbiacées, Moracées-Artocarpées, Apocynacées, Asclépiadées).

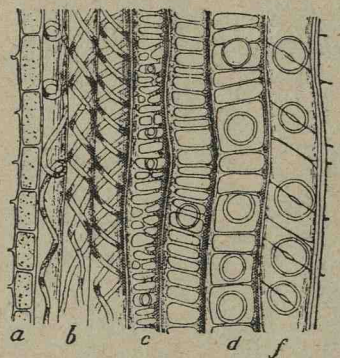


Fig. 287 bis. – Section longitudinale radiale passant par la moelle, le protoxylème et le commencement du deutéroxylème dans le *Picea excelsa*; *a*, cellules périphériques de la moelle; *b*, hydrocytes spiralés; *c*, hadrocyte réticulé et demi-aréolé; *d*, intermédiaire; *f*, trachéide ordinaire.

La structure secondaire dont il a été question est celle des entrenœuds; lorsqu'il sera question du raccordement des appendices (feuilles et branches) avec le tronc, on décrira les modifications qui se passent au niveau des nœuds.

Mais dès maintenant il nous faut donner une image de la manière dont se recouvrent dans la tige des Dicotylédonées et des Conifères les couches annuelles successives. On sait que le tronc des arbres Dicotylédonés a sensiblement la forme d'un cône. Si l'on examine une jeune pousse de Conifère au printemps, on voit que le bois secondaire de l'année précédente s'amincit à mesure qu'on s'approche du sommet et vient par son extrémité s'accoler aux protochordes de la nouvelle pousse; en ce point, les trachéides se rétrécissent; leurs ponctuations aréolées s'allongent dans le sens transversal et aboutissent à des dispositions scalariformes auxquelles succèdent à la base de la nouvelle pousse des épaississements spiralés. Chez les Dicotylédonées, la dernière couche annuelle de bois s'atténue, on n'y trouve plus que des hadrocytes plus ou moins scalariformes, qui, comme dans le type précédent, s'accolent aux protoxylèmes des protochordes de la nouvelle pousse. Donc en poursuivant vers le bas une protochorde d'une pousse de l'année on la voit peu à peu passer à l'état du tissu ponctué aréolé.

Avant d'aborder l'étude des modifications qui se passent dans l'écorce il faut, dès maintenant, donner un aperçu des conditions anatomiques qui assurent la *statique des végétaux*.

A la périphérie des tiges herbacées on rencontre, disposés selon la forme de la section transversale des groupes ou cordons de collenchyme, en bandes dans les tiges cylindriques, en colonnettes dans les tiges quadrangulaires. Cette disposition confère à ces tiges à la fois une grande stabilité et une grande flexibilité.

Les tissus collenchymateux reposent tantôt directement sur l'épiderme, tantôt en sont séparés par une ou plus d'une assise de cellules non épaissies *(Atropa)*, interrompues par du chlorenchyme situé au-dessous des stomates.

Chez les végétaux xérophytes et en particulier chez les tiges aphylles ou subaphylles *(Ephedra, Casuarina, Genista)* les fibres corticales forment des paquets souvent importants. Ces fibres corticales réunissent aussi chez beaucoup de Monocotylées les faisceaux périphériques avec le pourtour de la tige. Il est évident que dans tous les cas la stabilité et aussi la flexibilité sont fonction directe de l'importance de ces cordons d'éléments de soutien.

Les principes de statique, qui, en gros, paraissent satisfaits dans la distribution des éléments de soutien dans les tiges sont les suivants. On ne peut mettre en doute que les tiges ne soient des supports, les troncs soutiennent la couronne d'un arbre, les tiges herbacées portent le système des rameaux et le poids des feuilles. Pour être efficace, ce support doit satisfaire à certaines conditions de résistance sans lesquelles il céderait sous le poids. En outre, sollicité par l'effort du vent ou d'une autre cause agissant latéralement, ce support, fixé à sa base par le système des racines, s'incurve, mais comme l'on sait, tend à revenir élastiquement à sa position verticale d'équilibre. Si l'effort est trop grand cette tige est rompue; cela se voit bien pendant les ouragans.

La résistance est, dans les plantes pérennes, frutescentes ou arborescentes, fournie, en première ligne, par l'anneau ligneux entourant une moelle plus ou moins développée. Dans cet anneau ligneux secondaire, les éléments de soutien, les fibres, forment parfois la masse principale du bois secondaire; l'anneau est alors d'une dureté exceptionnelle; les trachées et les vaisseaux offrent, à cause de leur plus grand diamètre et de leurs amincissements une moins grande résistance; le parenchyme ligneux et les rayons médullaires secondaires quoique formés de cellules vivantes ont le plus souvent épaissi leurs parois qui communiquent par des ponctuations éparses simples (v. *fig. 277, 278)*. Dans ces conditions, l'anneau ligneux tout entier fonctionne comme système de soutien. Chez les Conifères où la masse du bois est formée essentiellement de trachéides ces dernières ont à la fois une fonction de résistance et une fonction de conduction.

Deux cas principaux peuvent se présenter. La fixation par les racines

n'est pas suffisamment efficace et alors la plante est déracinée, ou bien elle est suffisante et la tige ou le tronc sont brisés à une certaine hauteur au-dessus du sol. Les troncs flexibles sont moins facilement brisés parce que, plus rapidement déplacés, ils sont poussés dans la direction de la force incidente, qui n'agit plus perpendiculairement à leur direction. Enfin certains membres de la plante, comme les racines, les pétioles des feuilles, les tiges des plantes grimpantes, sont sollicités par des forces qui agissent parallèlement à leur axe; ces organes en vertu de leur structure résistent à l'étirement à la façon d'un câble.

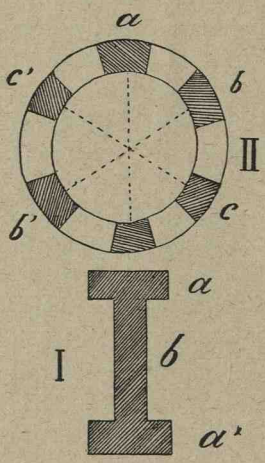


Fig. 288. — Schéma montrant la disposition théoriquement la plus avantageuse du matériel résistant.
(HABERLANDT.)

On a vu plus haut que la condition première de rigidité des organes herbacés, c'est la turgescence. L'ensemble des parenchymes turgescents emprisonnés par les tissus périphériques, épiderme, etc., établissent un système dynamique dont il faut se souvenir (voir p. 9), mais cette rigidité est augmentée par la présence du collenchyme et des scléréides ou des stéréides. Pour bien comprendre le rôle mécanique de ces éléments de soutien, il faut connaître les principes suivants.

Si l'on vient à faire reposer sur une traverse, poutre horizontale, un poids dans son milieu, selon la valeur de ce dernier, cette poutre va se courber. Elle s'allonge un peu du côté inférieur et se raccourcit du côté supérieur. Il y a étirement d'un côté et compression de l'autre (tension positive et tension négative). A mi-chemin des deux côtés, supérieur et inférieur, c'est-à-dire vers le centre de cette poutre, il y a une zone neutre à partir de laquelle l'étirement ou la compression tendent vers une valeur plus grande, vers les deux faces. Dans l'industrie, on a depuis longtemps compris que pour diminuer ou pour empêcher cette déformation, il faut placer le matériel résistant aux endroits où les tensions positives et négatives sont les plus fortes.

Ainsi les poutraisons en fer ont généralement une section en I, on les appelle Fer à T à larges ailes *(fig. 288 I)*; on nomme les deux lames horizontales *a* et *a'* les ailes; la partie verticale *b* est l'âme. La résistance de la poutre croît en raison directe de la valeur des ailes, mais elle augmente aussi en raison de leur éloignement, car les forces d'étirement et de compression croissent en raison inverse de l'éloignement des ailes. On peut se servir pour réunir les deux ailes d'un matériel moins résistant, puisque cette zone médiane est soumise à des tractions

ou compressions moindres que les ailes. On utilise souvent dans les poutres des ponts un réseau plus léger; si la poutre est faite de deux matières, on emploie la plus résistante pour confectionner les ailes.

Ce même principe paraît réalisé chez beaucoup de plantes; les ailes des tissus supports sont formées de collocytes ou de stéréocytes, tandis que l'âme des mêmes supports est donnée par du parenchyme ou par les cordons libéro-ligneux *(fig. 291)*.

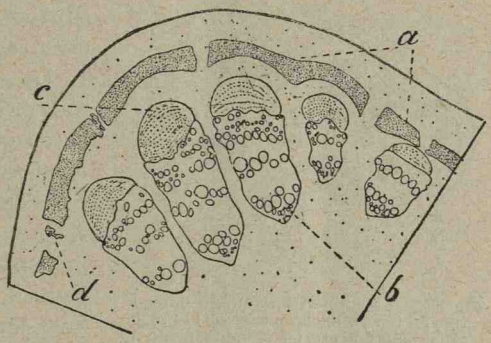


Fig. 289. — Portion d'une section transversale de la tige de l'*Aristolochia Sipho*. *a*, anneau de fibres péricycliques brisé par l'accroissement en diamètre; *d*, groupe de fibres isolées par la rupture; *c*, cordons libériens; *b*, cordons ligneux.

Un support en I n'est résistant à la flexion que dans un sens, dans un plan; pour construire un support qui soit résistant dans tous les sens, il faut combiner des supports en I de telle façon qu'ils aient en commun l'axe neutre, comme l'indique le schéma *(fig. 288)*. Dans cette figure, trois supports en I sont combinés; *aa'*, *bb'*

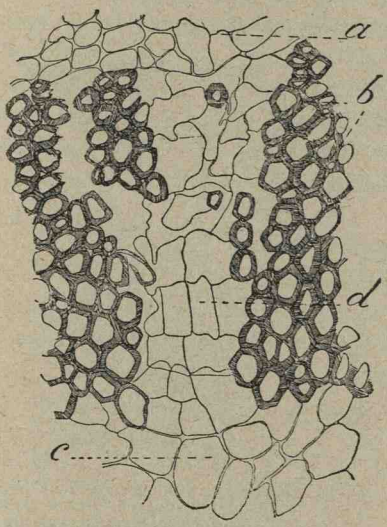


Fig. 290. — Détail de la figure précédente; *a*, parenchyme cortical; *c*, parenchyme péricyclique; *d*, parenchyme de dilatation qui a isolé des îlots de fibres et rompu l'anneau *b*.

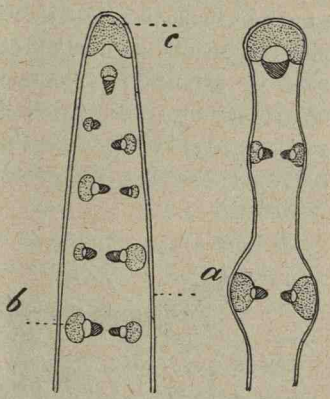


Fig. 291. — Disposition des éléments de soutien dans le limbe des Iridées. A gauche, section transversale dans le limbe d'un *Iris*; *b*, cordons de fibres; le bois est en noir. L'opposition des cordons réunis par un parenchyme turgescent constitue un système efficace en *I*. La marge est résistante grâce à la présence d'un cordon fibreux *c*. A droite une section semblable dans la feuille d'un *Gladiolus*.

et *cc'* sont les paires d'ailes correspondantes; les lignes en pointillé correspondent aux âmes, mais qui sont devenues inutiles ici, si l'on a pris soin d'unir les ailes par des liens latéraux. C'est le principe du support en cylindre creux, réalisé chez beaucoup de végétaux.

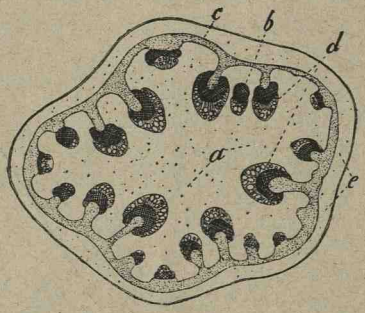


Fig. 292. — Section transversale dans la tige du *Geranium sanguineum*; la résistance est fournie ici par un anneau de fibres péricycliques réuni aux cordons libéro-ligneux par une âme fibreuse à laquelle vient se rattacher un bois (résistant) circulaire. De cette manière la périphérie de cette tige est occupée par une série de supports en I réunis par un anneau général.

Le péricycle des tiges n'est pas ordinairement unisérié. A sa base se trouvent souvent des assises nombreuses limitées à l'extérieur par l'endoderme amylifère, à l'intérieur par le liber des cordons libéro-ligneux. Très souvent de bonne heure il se forme un anneau de fibres péricycliques; cet anneau peut être continu *(fig. 261)* et même *Geranium sanguineum)* se réunir par des fibres semblables aux faisceaux *(fig. 292)*. Or il est évident que chez les plantes à structure secondaire accusée ce manteau de fibres ne peut persister longtemps intact car la pression interne donnée par l'accroissement radial du bois et du liber fait rompre l'anneau des sclérocytes. Dans les lacunes qui se forment pénètrent immédiatement les cellules parenchymateuses qui viennent remplir l'espace en se dilatant et en se divisant. Ce parenchyme réparateur constitue désormais un parenchyme de dilatation par lequel le diamètre de la tige, dans cette région, peut suivre l'accroissement radial *(fig. 289)*.

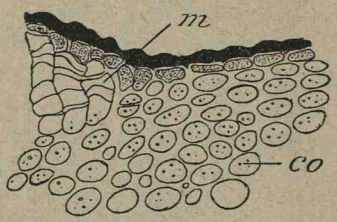


Fig. 293. — Origine du périderme aux dépens de l'hypoderme. L'épiderme est recouvert par la cuticule épaissie. On voit en *m* la formation du phellogène qui soulève l'épiderme. *Aristolochia Sipho.*

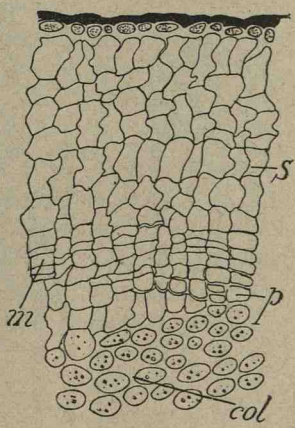


Fig. 294. — Stade plus avancé de la formation du périderme dans l'*Aristolochia Sipho*. On remarque sous l'épiderme la zone de suber à cellules superposées; *m*, le phellogène; *p*, le phelloderme; *col*, le collenchyme.

La résistance à la traction ne dépend que de la valeur de la section; si les actions qui agissent dans un sens parallèle à l'axe sont variées, le câble aura à subir, en des points différents, des tractions inégales qui tendent à déplacer les éléments de soutien. La disposition la plus avantageuse est celle où ces éléments forment un tout solide et compact comme cela est réalisé dans le bois des racines. On verra d'autres exemples à propos de la structure des feuilles et des lianes.

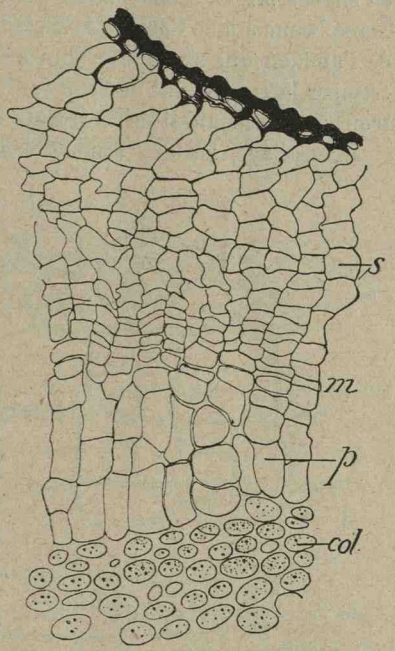


Fig. 295. — *Aristolochia Sipho.* Périderme plus âgé ; *s*, suber; *m*, phellogène ; *p*, phelloderme.

B. *Ecorce.*

L'Ecorce. — L'*écorce* est limitée à l'extérieur par l'*épiderme*. Entre cette limite et le liber se trouvent les assises de l'*écorce* proprement dite. Le caractère de ce tissu est d'être formé en majeure partie par des éléments parenchymateux laissant entre eux des méats ou des lacunes importantes. Ces cellules sont souvent chlorophyllées. Chez les plantes herbacées, les assises sous-épidermiques sont souvent formées de cellules disposées en palissades, comme le tissu vert des feuilles. On trouve également, dans l'écorce, des cellules remplies d'anthocyane parfois localisé dans l'épiderme mais aussi à différentes profondeurs de l'écorce moyenne ; parfois les bandes ou groupes de cellules de chlorenchyme (tissu chlorophyllé) alternent avec des bandes ou des groupes de cellules incolores ou peu vertes.

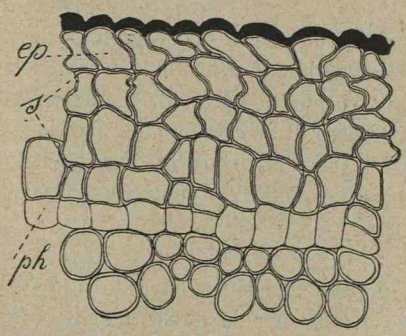


Fig. 296. — *Nerium Oleander.* Périderme épidermique ; *ep*, épiderme; *s*, suber; *ph*, phellogène. Il n'y a pas ici de phelloderme.

Les assises internes de

l'écorce sont souvent incolores et leurs cellules disposées radialement. Dans les racines et parfois dans la tige, la dernière assise est différenciée en *endoderme*, en assise plissée (Dicotylées et rhizome de Monocotylées). Dans beaucoup de tiges, cette assise se fait remarquer par l'accumulation de l'amidon qui s'y trouve souvent en gros grains. Il suffit parfois de tremper la coupe dans de l'eau iodée pour reconnaître cette couche. On y trouve souvent aussi des ferments oxydants.

Avec l'âge, l'écorce répond pendant un temps à l'accroissement en diamètre par une dilatation diffuse, marquée par l'allongement tangentiel de beaucoup de cellules, suivi de division par une paroi radicale. Elle se modifie ensuite par l'apparition d'une assise entière ou de plusieurs assises génératrices auxquelles on a donné le nom de *phellogène*. Cette assise génératrice peut, comme l'assise cambiale, fonctionner de manière à déposer des couches centripètes et des couches centrifuges. L'ensemble de ces tissus secondaires constitue le *périderme*. Celui-ci comprend, à l'extérieur de l'assise génératrice *(phellogène)* le *suber* ou liège, à l'intérieur le *phelloderme*. Comme le cambium, l'assise génératrice a une activité inégale sur ses deux faces. Ordinairement, il se dépose plus d'assises de suber que de phelloderme. Ce dernier tissu fait souvent défaut, surtout lorsque le phellogène est très périphérique et que, par conséquent, l'écorce primaire est consrvée.

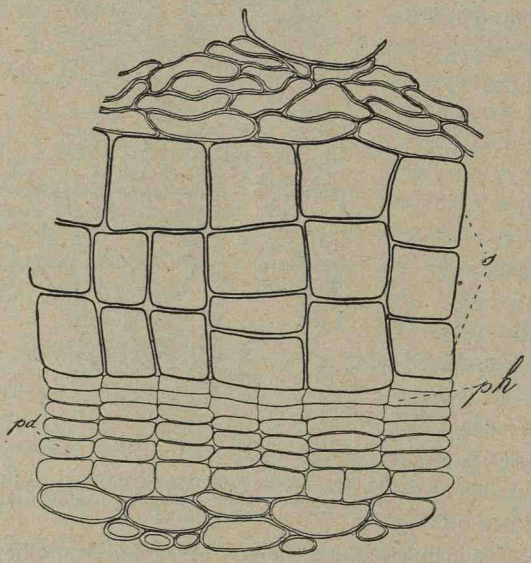


Fig. 297. — Section transversale dans l'écorce interne et le péricycle du *Ribes sp.*, *ph*, phellogène péricyclique; *s*, suber; *pd*, périderme.

En effet, le phellogène apparaît :

a) Dans l'épiderme; alors la moitié extérieure de cette assise est exfoliée, étant séparée des tissus vivants par le suber mortifié (par exemple *Salix*, *Nerium*, *Daphne*, *Cornus)*.

b) Dans l'assise située immédiatement au-dessous de l'épiderme

(hypoderme); alors l'épiderme et la moitié externe de cette assise sont exfoliées pour les mêmes raisons (par exemple *Juglans*, *Ulmus*, *Tilia*, *Sambucus*, *Abies*, *Aristolochia)*.

c) Dans les assises plus profondes de l'écorce avec exfoliation d'une partie ou de la totalité de l'écorce et remplacement de ce manteau par le périderme *(Cytisus*, *Robinia*, *Wistaria)*. C'est l'endoderme qui fonctionne comme phellogène dans le *Coffea*, *le Cicer*, etc.



Fig. 298.— Section transversale dans une branche de l'*Acer campestre*. *a*, ailes subéreuses ; *b*, cambium ; *c* bois secondaire.

d) Dans le péricycle; alors c'est également la moitié externe de cette assise qui donne naissance au périderme qui fait tomber finalement toute l'écorce primaire *(Ribes*, tige souterraine de *Fragaria*, *Rhododendron*, *Lycium)*.

e) Enfin, on voit apparaître des phellogènes à toute profondeur, lorsqu'il y a eu des blessures et que le tissu atteint comprend des assises vivantes susceptibles de produire une assise génératrice (périderme formé sur la section d'un tubercule de *Solanum tuberosum* (pomme de terre), production d'un *callus* au contact d'une blessure dans le liber et le bois).

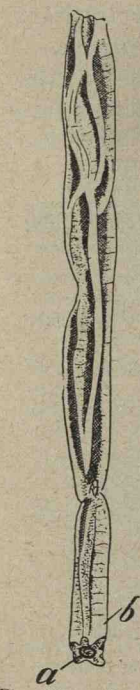


Fig. 299. — Branche de l'*Acer campestre* munie d'ailes subéreuses *b* ; *a*, cylindre central.

Les assises de suber sont, comme cela se conçoit, formées de cellules superposées. Parfois leurs parois restent minces et se bornent à subérifier leurs lamelles; parfois il se joint à cette modification une sclérification uniforme ou partielle. On distinguera donc les subers mous (liège du *Quercus suber* du commerce, *Ulmus montana var. suberosa)* des subers durs ou fragiles *(Quercus Robur)*.

On remarque que les végétaux arborescents des régions sèches sont entourés d'un suber puissant, tandis que les arbres des stations plus humides l'ont beaucoup moins développé sur les axes aériens.

En effet, le périderme est un admirable manteau protecteur, par son épaisseur, par le fait que le suber y est mortifié par la subérification des parois. En outre, ces assises s'imprègnent de substances imputrescibles et en particulier de tanins variés dont les produits d'oxydation sont les matières colorantes brunes, rouges ou jaunes connues sous le nom de *phlobaphènes*. Cette incrustration ou impré-

gnation préserve les troncs vis-à-vis de l'attaque bactérienne. C'est une sorte d'antisepsie.

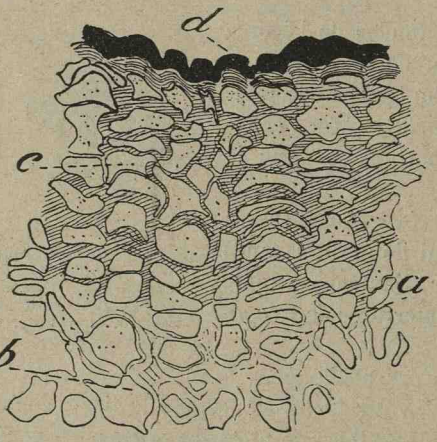


Fig. 300. — Périderme du *Sorbus Aucuparia*; *a*, phellogène; *b*, collenchyme; *c*, suber; *d*, épiderme.

Les assises de suber étant mortifiées, elles ne peuvent, par conséquent, suivre l'accroissement en diamètre des troncs. Il s'ensuit que ces péridermes se fendillent tant longitudinalement que transversalement. Ces crevasses sont plus ou moins profondes. Elles peuvent finalement amener à la desquamation du périderme, dont le suber tombe par morceaux (*Quercus Robur*, beaucoup d'écorces d'arbres tropicaux, *Croton*, *Piptadenia*, etc.).

Le plus souvent, le liège est plus épais que le phelloderme ou même ce dernier ne se forme pas (*Nerium*). Parfois l'assise génératrice après avoir fonctionné un certain temps cesse son activité; plus à l'intérieur, dans le phelloderme ou dans l'écorce ou dans le liber naissent d'autres assises, tantôt plus ou moins circulaires, tantôt seulement partielles. Ces assises multiples sont souvent chevauchantes ; en dedans d'elles se forme un phelloderme plus ou moins considérable. Ainsi s'organise une disposition feuilletée qui aboutit à une déquamation des troncs. Cela est surtout évident dans les *Platanus*. Les anciens péridermes tombent par plaques ou par lambeaux. Un autre exemple est celui des *Eucalyptus*, chez lesquels les troncs et les grosses branches jettent successivement des lambeaux de périderme très importants.

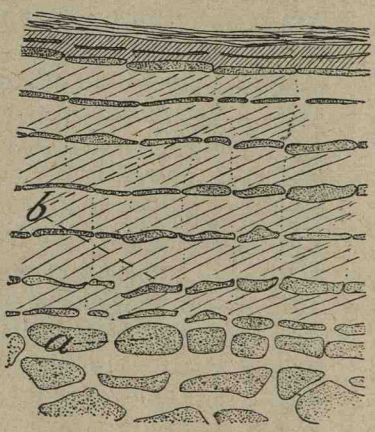


Fig. 301. — Id., plus avancé; *a*, phellogène; *b*, suber à parois très épaisses et constituant le suber nacré et lisse de cette plante.

Dans la Lythracée *Lafoensia Pacari* du Paraguay, les écailles ainsi

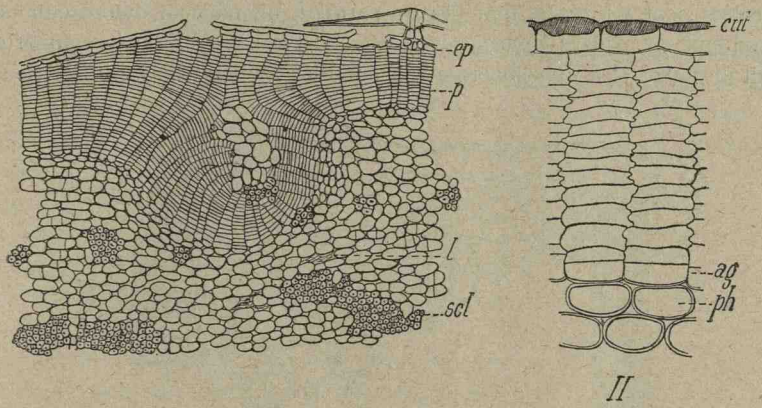


Fig. 304. — Liège sous-épidermique du *Shepherdia canadensis*, avec formation d'assises phellogènes corticales se raccordant à l'assise hypodermique ; on voit un îlot d'écorce enveloppé par du liège ; il y a donc un commencement de formation de *rhytidome ; II*, portion de périderme vu à un plus fort grossissement. *ep*, épiderme ; *p*, périderme ; *cut* cuticule ; *ag*, assise génératrice ; *ph*, phelloderme.
(D'après SERVETTAZ.)

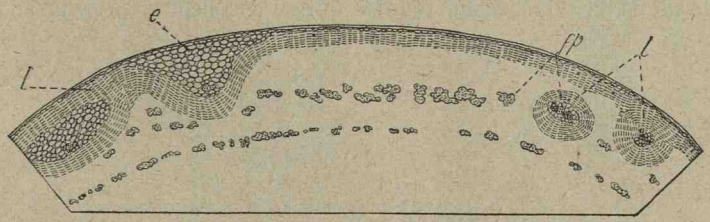


Fig. 305. — Périderme sinueux sous-épidermique et cortical et formation d'un rhytidome c'est-à-dire formation d'assises génératrices variées et plus ou moins combinées ; *Eleagnus Gussoni*. (D'après SERVETTAZ.)

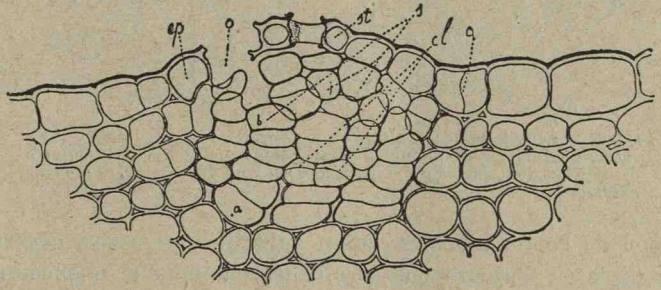


Fig. 306. — Début de la formation d'une lenticelle dans la tige du *Sambucus nigra*. *ep*, épiderme ; *a*, *cl*, cellules du phellogène partiel ; *st*, stomate ; *o*, point de rupture de l'épiderme. (D'après DEVEAUX.)

formées sont minces et tout l'arbre paraît à un moment donné comme enveloppé de papiers superposés; c'est que l'assise génératrice qui produit du suber et du phelloderme voit dans les assises détachées extérieu-

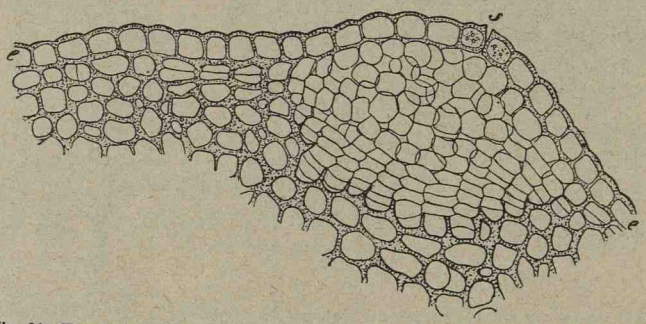


Fig. 307. Formation d'une lenticelle au-dessous d'un stomate *s*; *e*, épiderme; l'hypoderme devient phellogène. (D'après DE BARY.)

rement se différencier deux catégories de cellules disposées en séries tangentielles, des assises à cellules étroitement réunies subérisées et des assises de cellules lâchement réunies qui se décollent et provoquent en

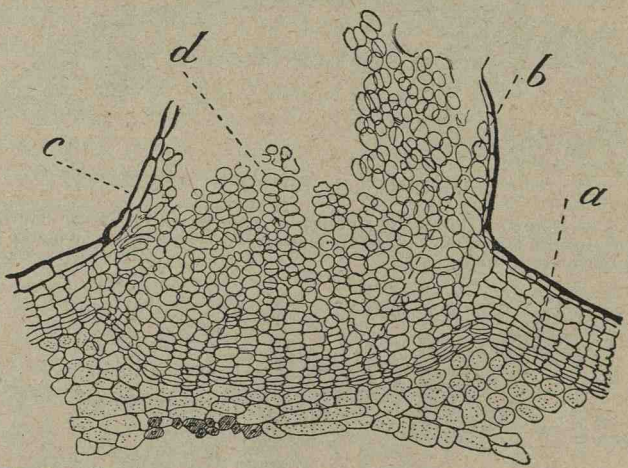


Fig. 308. — Lenticelle en continuité avec le périderme; *a*, phellogène général; *b*, phellogène sous-lenticellaire; *c*, épiderme soulevé; *d*, cellules disloquées dont plusieurs sont encore en voie de division. *Sambucus racemosa.*

fin de compte l'exfoliation des lames subérifiées. L'assise génératrice peut se déplacer toujours plus profondément dans le phelloderme et reproduire cette disposition. On voit cette exfoliation se faire à la périphérie des écorces de plus d'un arbre des campos secs.

Les cellules du suber sont généralement intimement réunies. On ne trouve point de méats dans ce tissu. Mais sur les souches de beaucoup de plantes aquatiques, tant frutescentes qu'herbacées, les cellules du suber s'arrondissent en s'individualisant. Il en résulte un tissu spongieux, ordinairement non subérifié, souvent blanc de neige. L'assise génératrice elle-même a ses cellules un peu disloquées, si bien qu'il peut y avoir communication de l'extérieur à travers le suber spongieux et le phellogène méatifère jusqu'au phelloderme (*Myricaria*, *Alnus* spec., Ombellifères, *Epilobium* spec.).

Lorsque cette modification du suber sur les tiges aériennes est localisée en certains points,

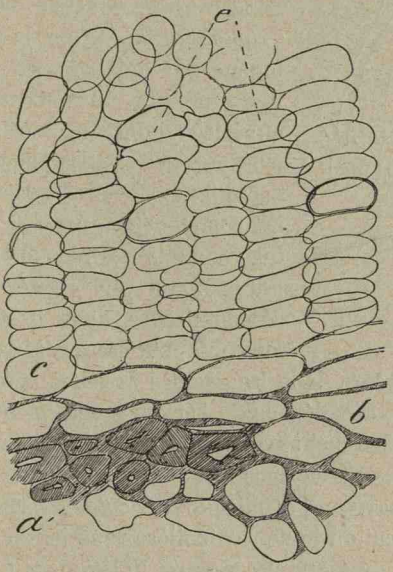


Fig. 309. — Détail du phellogène lenticellaire de la figure précédente. *a*, fibres péricycliques; c, phellogène; *e*, cellules en train de se dissocier.



Fig. 319. — Rameau de *Salix* suspendu dans une atmosphère humide; *a*, grosses lenticelles à cellules disloquées, farineuses; *c*, bourgeon; *b*, racine adventive, endogène portant des poils absorbants et terminée par une coiffe.

il en résulte des verrues spongieuses (*fig. 307, 308*), parce que l'activité du phellogène a été plus grande en ces points et que l'épaisseur y est plus considérable, vu que les cellules, en s'arrondissant, ont pris un plus grand diamètre. Ces verrues ont reçu le nom de *lenticelles* à cause de la forme lenticulaire qu'elles affectent. Vues à un faible grossissement, elles semblent crever l'épiderme ou le suber comme le ferait un champignon hypodermique (*fig. 310*).

On a voulu voir dans les lenticelles un système de ventilation permettant l'accès plus facile de l'air vers l'intérieur.

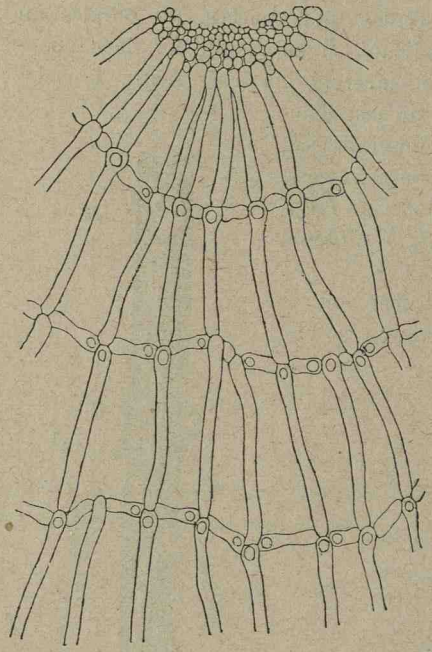


Fig. 311. — Aérenchyme du *Jussieua peruviana*. (D'après Schenck)

Chez beaucoup de plantes de marécages, le tissu lenticellaire se prolonge parfois sur tout le pourtour du collet, de la tige souterraine ou de la racine.

Les tissus nommés *aérenchymes* résultent d'une multiplication de cellules corticales à une profondeur variable. Ainsi par exemple dans l'*Epilobium hirsutum*, le phellogène qui naît dans le péricycle produit un suber non subérisé dont les cellules s'isolent en un tissu lâche et spongieux; l'écorce primaire est rompue et ne persiste plus que sous la forme de lambeaux. C'est une exagération des lenticelles dont il a été question plus haut. Mais dans les racines ordinaires, et plus encore dans les racines dressées aérotropiques du *Jussieua*, il se produit, aux dépens du péricycle également, un tissu lacuneux sur le type des parenchymes lacuneux de beaucoup de plantes aquatiques *(fig. 311)*. Ces péridermes lacuneux se retrouvent de préférence chez des plantes de marécage *(Epilobium, Cicuta, Myricaria, Alnus)*; ils prennent une signification toute particulière dans les racines négativement géotropiques, donc dressées, de certains Palétuviers *(Bruguiera, Carapa, Avicennia)*, arbres des rivages maritimes tropicaux, dont les racines sont couvertes à marée haute et qui, à marée basse, sont fixées dans la boue du rivage. C'est hors de cette vase que s'élèvent des racines secondaires dressées ou géniculées munies d'un aérenchyme ou de lenticelles plus ou moins développées qui aboutissent à une écorce lacuneuse.

Structure secondaire des Monocotylédonées et des Ptéridophytes.

La structure secondaire décrite est celle qu'on observe chez les Dicotylédonées et chez les Conifères actuels. Il n'est pas inutile de remarquer

que des familles végétales chez lesquelles, à notre époque, on ne rencontre plus que des rudiments d'un épaississement secondaire, par une assise génératrice cambiale, avaient autrefois des représentants dont le tronc s'épaississait à la façon des Dicotylées (Equisétacées : *Calamodendron*; Lycopodiacées : *Lepidodendron*, *Sigillaria* ; Ptéridinées : *Lyginodendron*, *Heterangium*). Dans un cas même (*Medullosa*) le tronc comprenait trois cylindres de bois secondaire. — On ne doit donc pas dire des Ptéridophytes d'aujourd'hui qu'elles sont des représentants de familles inférieures par l'absence de ce caractère; ce sont simplement des types appauvris de plantes autrefois plus vigoureuses. Cela étant, il est singulier que les Monocotylédonées, groupe parallèle à celui des Dicotylédonées pour tous les autres caractères, manquent de structure secondaire accusée en ce qui concerne le bois. Cependant, chez plusieurs Monocotylédonées, dans les faisceaux desquelles nous avons cité, au moins dans la région nodale, une assise d'épaississement libéro-ligneuse, on trouve en outre un mode d'épaississement du cylindre central qui paraît au premier abord bien particulier.

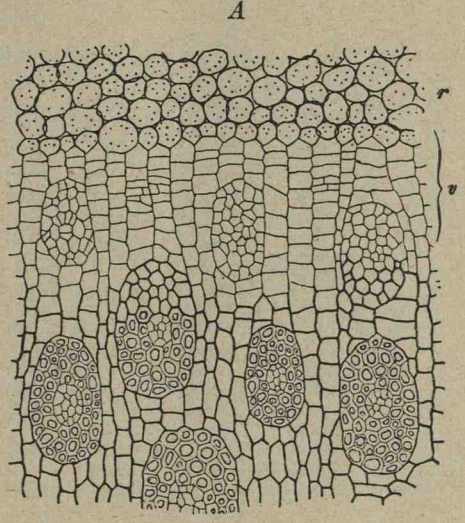


Fig. 312. — Demi-schématisé : Disposition du phellogène pseudo-cambial dans la tige du *Dracaena* ; *v*, zone secondaire phelloderme, issue de l'assise génératrice corticale *v* et dans laquelle se sont différenciés des cordons analogues à ceux de la structure primaire. (Haberlandt.)

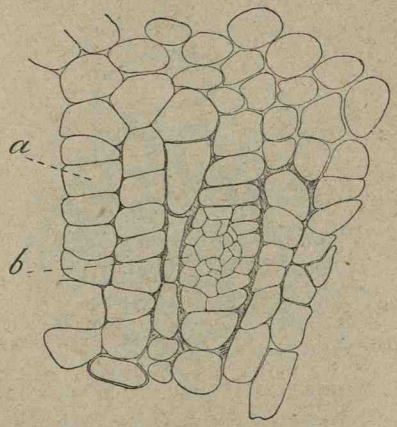


Fig. 313. — Origine d'un cordon procambial dans le phelloderme du *Dracaena* ; *a*, cellules indifférenciées de l'assise phellodermique ; *b*, cloisonnement d'une de ces cellules.

Dans le péricycle du tronc

ou de la racine des *Dracæna* (aussi dans l'Iridée *Aristea* et dans les *Yucca)* naît une zone génératrice qui produit une sorte de phelloderme dont les cellules s'empilent régulièrement mais en se décollant un peu. C'est dans ce phelloderme que certaines cellules isolées ou parfois deux cellules contiguës se mettent à se cloisonner et forment ainsi un cordon procambial secondaire. Les *figures 312, 313, 314* donnent la succession des cloisonnements; il se forme tout d'abord un cordon de tubes criblés et de cellules annexes, puis, progressant d'arrière en avant, en forme de divergent amphivasal, des trachéides se différencient successivement et en progressant viennent inclure le cordon de tubes criblés secondaires.

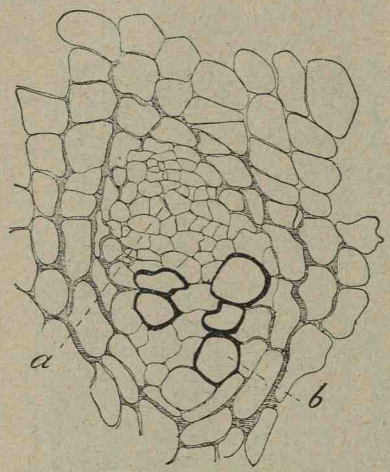


Fig. 314. — *Id.* Cordon secondaire plus avancés *a*, cordon libérien; *b*, premiers éléments ligneux.

C'est ainsi que dans ce phelloderme naissent des cordons secondaires qui s'anastomosent à d'autres cordons disposés selon le type épars de la structure primaire de ces mêmes végétaux.

Il faut remarquer que, tandis

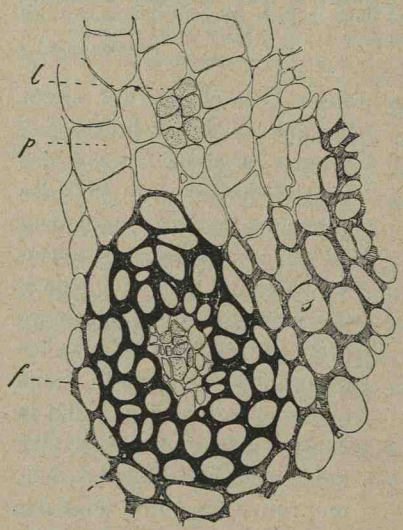


Fig. 315. — Cordon secondaire de *Dracaena; f*, trachéides qui entourent le cordon du phloème; *p*, assise génératrice; *l*, origine d'un nouveau cordon; *s*, sclérenchyme qui se différencie et unit plus ou moins les cordons.

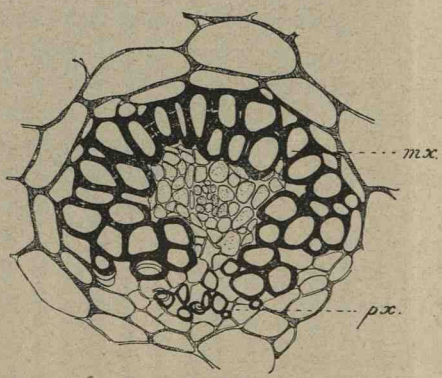


Fig. 316 bis. — Cordon primaire dans la tige dn *Dracaena :* on voit en *px* le protoxylème (trachées) se prolonger en un divergent à ailes (*mx*) de métaxylème qui finissent par envelopper le cordon de phloème.

que les cordons libéro-ligneux primaires ont au moins dans leur parcours principal primaire du protoxylème tourné vers le centre de la tige, auquel s'adjoignent deux divergents de métaxylème qui entourent le

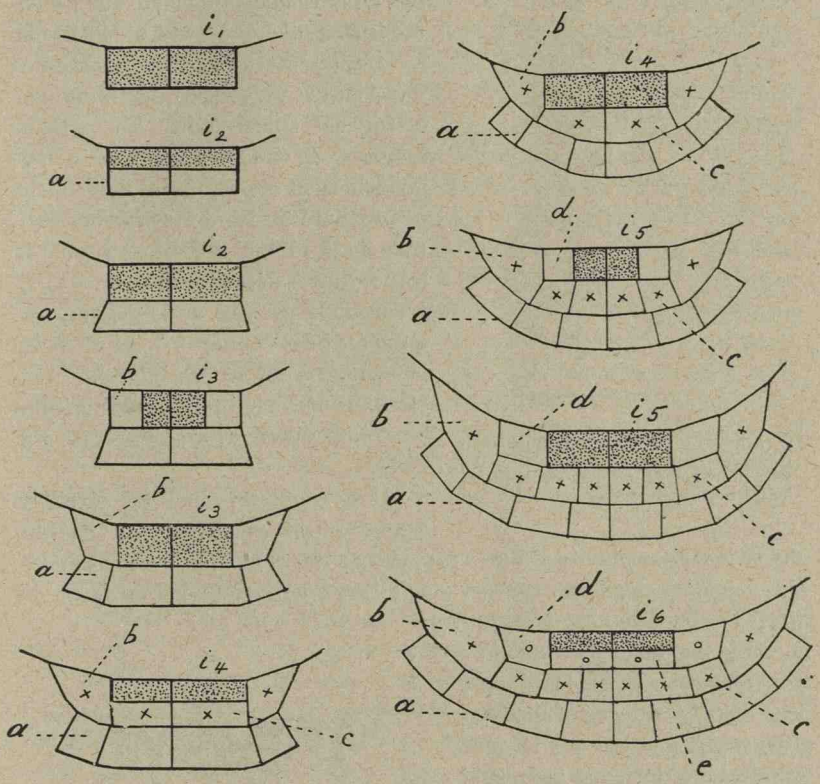


Fig. 316. — Fonctionnement des cellules initiales de l'épiderme de la racine des Angiospermes (autrement dit la coiffe qui s'exfolie plus tard, totalement ou en partie).
(D'après Bonnier et Leclerc du Sablon.)

cordon libérien, dans ces cordons secondaires, le protoxylème manque totalement. Il semble donc bien que les tissus secondaires sont ici également incapables de produire du protoxylème.

L'épiderme

Les tiges jeunes et les feuilles sont entourées par une assise dont la structure mérite un chapitre spécial. On a vu que l'épiderme dérive, chez les plantes supérieures, du dermatogène. Chez les autres, c'est simplement l'assise la plus externe.

Il convient tout d'abord d'examiner l'origine et le développement de l'*épiderme des racines*, souvent plurisérié et constituant la coiffe qui recouvre en tissu protecteur le sommet de la racine, tandis que sur les côtés il s'exfolie totalement ou en partie.

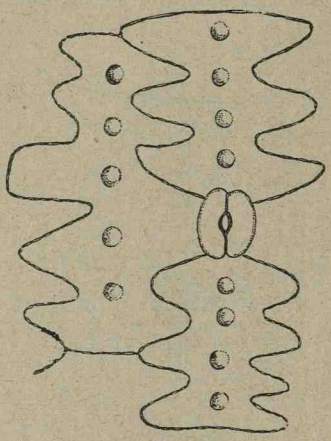


Fig. 317. — Cellules épidermiques d'un *Gladiolus* (feuille) à contour sinueux, vues de face, et munies de boutons cellulosiques disposés en séries.

L'*épiderme des racines* des plantes supérieures (v. p. 158) dérive du dermatogène apical dont les cellules mères i_1 i_1, vont se subdivisant tangentiellement et produisent une couche *a*, première assise de l'épiderme multiple de la racine, assise externe de la coiffe; puis, latéralement, l'assise i_2, i_2, se découpe par des anticlines en une zone i_3 et des cellules *b*; ceci se répète continuellement et les nouvelles assises formées multiplient leurs cellules par cloisonnement, anticlines (v. *fig. 316*).

Il se constitue ainsi des séries de segments qui s'empilent en chevauchant les uns sur les autres. L'épiderme est donc toujours composé. Mais comme les assises formées s'exfolient à mesure qu'il s'en forme de nouvelles de dedans en dehors la coiffe ne reste pas indéfiniment épaissie. Chez la plupart des Dicotylédonées, appelées *climacorhizes* parce que l'assise épidermique interne, qui seule persiste latéralement sur l'écorce de la racine, a une surface en escalier, cette couche devient assise pilifère, c'est-à-dire qu'elle donne naissance aux poils absorbants (voir absorption, circulation de l'eau). Chez les Monocotylédones et d'autres, l'épiderme s'exfolie tout entier sur les côtés; ici l'assise externe de l'écorce mise à nu doit fonctionner comme assise pilifère. La racine prend chez ces plantes une surface lisse *(liorhizes)*.

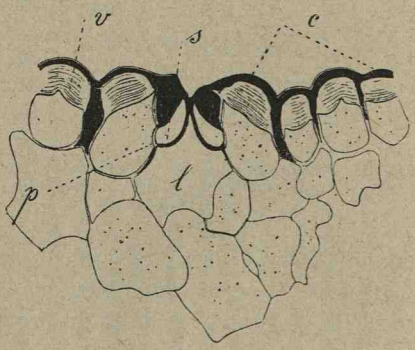


Fig. 318. — Section dans la périphérie de la tige du *Psilotum triquetrum*. On remarque l'épiderme à péricline externe épaisse et cutinisée (cutine en noir, *c*).

Les cellules de la coiffe ne manifestent aucune différenciation appré-

ciable, celles des assises les plus internes donnent souvent naissance à de l'amidon (v. *géotropisme)*, les plus externes s'arrondissent, se décollent, se mortifient et tombent.

On a décrit plus haut l'origine de la coiffe chez les Ptéridophytes. Les *Lycopodium* et les *Isoetes* se rattachent pour ce caractère aux Dicotylédones et aux Conifères (v. p. 158, *fig. 70 a*).

Sur la tige, les cellules épidermiques sont intimement réunies. Tantôt ces cellules vues de face constituent un réseau à mailles polygonales, tantôt au contraire le contour de chaque cellule est sinueux. En général, sur les jeunes organes, le réseau est polygonal, mais, avec l'âge, la forme primitive est remplacée, selon la région où elles se développent, par un contour qui paraît correspondre à une fonction de résistance (Fougères). Le plus souvent chez les Dicotylédonées, les cellules sinueuses sont localisées à la face inférieure des feuilles. Les cellules épidermiques des pétales et aussi de beaucoup de feuilles présentent en outre sur leurs anticlines, des processus membraneux qui contribuent à donner à ce tissu une plus grande résistance. Chez les feuilles des Graminées, cette disposition est encore exagérée. On voit chaque cellule produire sur ses côtés une série de dents par lesquelles elles s'engrènent à la cellule voisine. Au-dessus des nervures les cellules épidermiques sont ordinairement étroites et allongées.

Examinées en section transversale, ces cellules montrent une paroi extérieure plus épaissie cellulosique; à la surface on reconnaît par l'emploi des réactifs (en particulier par l'emploi du réactif genevois) qu'un dépôt de cutine s'est formé. La cuticule est la pellicule hyaline continue qui se forme ainsi par excrétion. Cette pellicule est quasi imputrescible; les bactéries qui dissolvent la cellulose laissent inattaquée la cuticule. On a parfois confondu cutine et subérine, mais il est aisé de démontrer que ces deux matières ont, vis-à-vis des matières colorantes, un pouvoir électif différent. Ainsi la chrysoïdine qui colore en jaune d'or la cutine n'est pas absorbée par la subérine. Lorsque la paroi s'épaissit plus encore, ce qui est souvent le cas chez les plantes xérophytes, on voit la cutine envahir progressivement les couches de cette paroi.

En outre, très souvent, le vernis de cutine est renforcé par une couche cireuse, pruine des feuilles du chou, de certains *Iris*, face inférieure des feuilles de l'*Abies pectinata*, du *Thuyopsis dolabrata*, épiderme des fruits (prunes, raisins, myrtilles).

Sur les jeunes feuilles du palmier à cire *(Copernicia cerifera)*, la couche de cire atteint une épaisseur de 0,015-0,019 mm. Sur les *Ceroxylon*, 5 mm. Ceci s'oppose à l'adhésion de l'eau de pluie ou de la rosée, humidité qui empêcherait ou diminuerait la transpiration et faciliterait la germination des spores de champignons parasites. Ces dispositions

rendent également la dffusion de l'anhydride carbonique de l'air à travers la cuticule presque nulle, car la pression partielle de ce gaz étant très faible (0,23 mm. Hg = 0,03 % CO_2), la pénétration de cet aliment ne peut se faire utilement que par les stomates.

On remarque que les parois anticlines ont des ponctuations souvent nombreuses qui mettent ainsi en communication latérale toutes les cellules épidermiques. Le contenu de ces cellules vivantes est pauvre; un sac protoplasmique mince renferme une grande vacuole le plus souvent incolore. Chez les plantes héliophiles la chlorophylle fait ordinairement défaut dans cette assise pauvre en plasma.

L'épiderme ainsi construit est donc en première ligne une assise limite

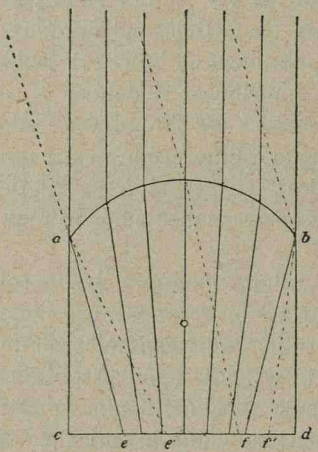


Fig. 319. — Papille épidermique fonctionnant comme appareil optique.

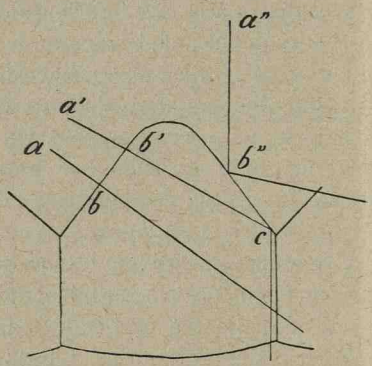


Fig. 320. — Papille épidermique fonctionnant à la fois comme appareil optique en laissant pénétrer la lumière d'une manière inégale, et comme appareil réfléchissant (voir rayon *a'' b''*.)

protectrice continue (v. *fig. 318)*, mais tout autant un manteau aquifère, un réservoir d'eau qui entoure le végétal aérien tout entier.

Dans les feuilles d'ombre de beaucoup de plantes sylvatiques et en particulier des Fougères, la chlorophylle ne fait pas défaut. Il en est de même de l'épiderme des plantes submergées qui sont également des plantes d'ombre, puisque l'eau absorbe rapidement une partie des rayons et en particulier les plus actifs.

A ce propos, il est intéressant de comparer les feuilles nageantes du *Ranunculus aquatilis*, qui ont leur épiderme supérieur exposé au soleil et dont les cellules sont dépourvues de chlorophylle, avec celles qui sont submergées et qui ont beaucoup de chlorophylle dans le même tissu.

La valeur de l'épiderme dans ses diverses fonctions est souvent augmentée par la présence d'appendices, les *papilles* et les *poils*.

Au lieu d'être parfaitement horizontale, la paroi externe peut se bomber; on remarque parfois au sommet de courbure un bouton cellulosique *(Bambusa, Gladiolus)*. Entre ces sculptures l'air est retenu par adsorption et ne se laisse que difficilement chasser. On le constate aisément en plongeant une feuille de cette sorte dans l'eau; elle paraît alors couverte d'un miroir argenté (mince couche d'air). Le même résultat est obtenu par la présence de papilles, c'est-à-dire de productions épidermiques en forme de cône avec rides sur les flancs. Ce sont ces papilles qui donnent aux pétales de certaines fleurs l'apparence veloutée que l'on connaît. Ces papilles fonctionnent également comme appareil collecteur pour la lumière *(Viola tricolor*, etc. *(fig. 320)*.

Une cellule épidermique bombée représente une lentille plan convexe; les rayons incidents tombant sur la face externe parallèlement à l'axe optique sont répartis de telle façon que les rayons convergents vont illuminer le milieu de la face interne d'une manière plus forte que ses bords qui ne reçoivent point de lumière directe, mais seulement la lumière réfléchie du mésophylle. C'est ce que l'observation directe, sous le microscope, montre clairement *(fig. 319* et *320)*. Il en résulte que le plasma d'une telle cellule est inégalement éclairé, de là peut-être perception des intensités lumineuses (voir héliotactisme).

Poils.

On appelle *poil* ou *trichome* toute production épidermique qui s'avance vers l'extérieur. Les poils peuvent être unicellulaires ou pluricellulaires. Ordinairement ils procèdent d'une seule cellule épidermique qui fait hernie et se complique de façon variée dans les cas les plus divers.

Chez beaucoup de plantes désertiques ou simplement xérophytes, de grands *poils* fonctionnent comme *réservoirs* d'eau, ainsi, dans le curieux *Rochea falcata* du désert du Kahalari (Afrique). Ici le poil est une énorme cellule à

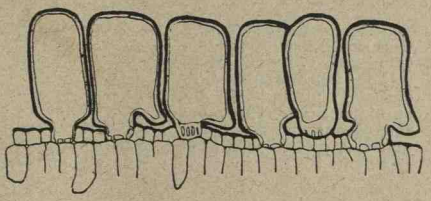


Fig. 321. — Poils unicellulaires réservoirs d'eau du *Rochea falcata*, vus en section longitudinale; on les voit sortir de l'épiderme dans lequel ils sont sertis au moyen d'un pied muni de nombreuses ponctuations.

paroi épaisse recouverte d'une épaisse cuticule *(fig. 321, 322, 323)*; elle est enchâssée dans l'épiderme par un pied court présentant des ponctuations, tant vers les cellules épidermiques contiguës que du côté interne vers les cellules de l'hypoderme. De même chez les Ficoïdées *(Mesembryanthemum cristallinum, Aizoon canariense)* des régions subdésertiques, on voit toute la surface comme briller par les vésicules remplies d'eau et qui, dans ces déserts africains, paraissent servir à alimenter au besoin les parenchymes sous-jacents.

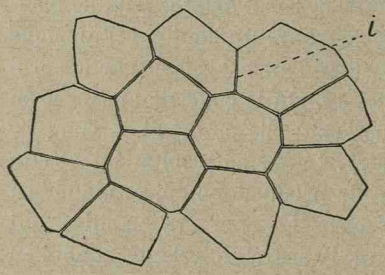


Fig. 322. — Poils, réservoirs d'eau, du *Rochea falcata*, vus du sommet, c'est-à-dire de l'extérieur de la plante ; par compression mutuelle ils sont polygonaux et ne laissent entre eux que des fentes étroites.

Les Chénopodiacées, plantes caractéristiques des déserts salins, de toutes les régions, ont également de ces hydrotrichomes ; mais ici le poil est pluricellulaire ; une tige mince

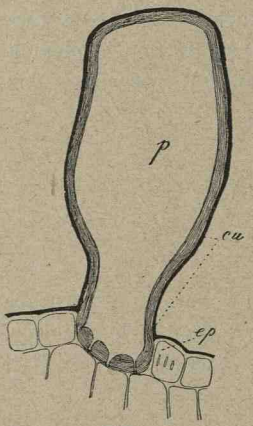


Fig. 323. — Poil réservoir isolé du *Rochea falcata*; *ep*, épiderme; *p*, lumen de la cellule; *cu*, cuticule. A la base on voit le poil communiquer avec l'hypoderme sous-jacent par des ponctuations qui existent latéralement.

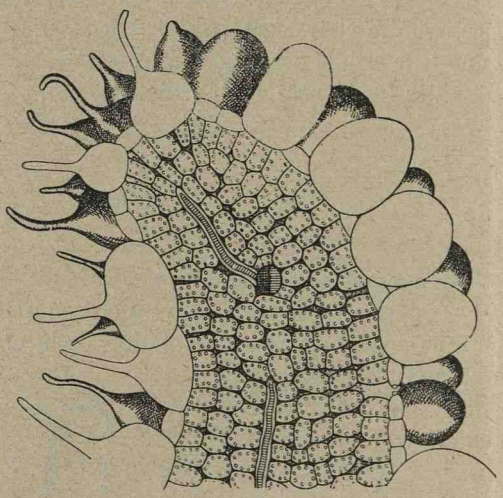


Fig. 324. — Section transversale de la marge foliaire du *Mesembryanthemum crystallinum L.*; l'épiderme a produit des poils vésiculeux aquifères. (D'après Volkens.)

supporte une vésicule blanche qui donne aux tiges et aux feuilles l'apparence farineuse bien connue.

Les poils simples sont très souvent protecteurs; simples, en massue, en flagellum, leur paroi est mince ou épaisse. De bonne heure le contenu

disparaît et le poil se remplit plus ou moins d'air. Dans beaucoup de plantes les poils sont abondants pendant le premier âge; feuilles et tiges dans les bourgeons sont parfois couverts d'une laine ou d'une soie blanche (*Æsculus Hippocastanum*). Chez le *Viburnum Lantana*, ces poils forment un indument cotonneux qui enveloppe les jeunes feuilles pendant leur vernation. Ces poils parfois persistent, par exemple chez beaucoup de plantes xérophytes, souvent au contraire ils tombent de bonne heure de telle façon que le descripteur donne ces plantes comme glabres. On remarque alors sur l'épiderme des cicatrices caractéristiques sur la nature desquelles on s'est souvent mépris.

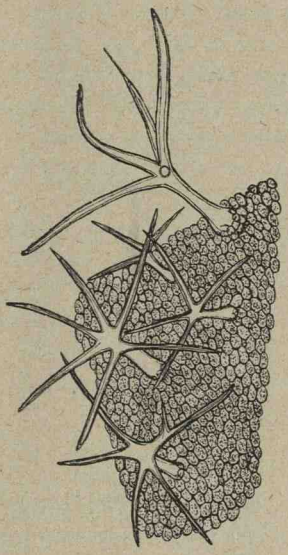


Fig. 325. — Epiderme d'une Crucifère portant des poils unicellulaires ramifiés.

Les *poils protecteurs* unicellulaires donnent souvent aux feuilles et aux tiges qu'ils recouvrent cette apparence laineuse ou soyeuse bien connue des systématiciens et des écologues. A la même catégorie physiologique appartiennent les nombreuses formes de poils ramifiés et de poils pluricellulaires. (*Leontopodium alpinum* [Edelweiss], *Filago*, sp., *Teucrium Polium*, etc., etc.).

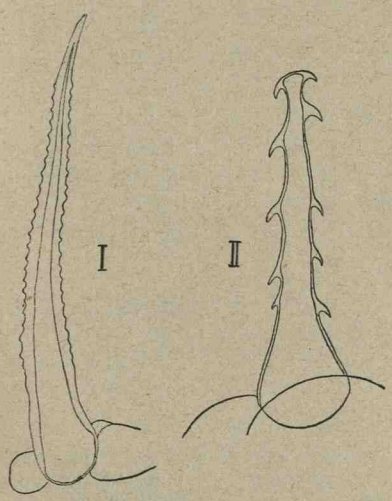


Fig. 326. — Deux formes de poils dans le *Loasa*; *II*, poil grappinant.

Les Crucifères ont souvent des poils unicellulaires ramifiés et souvent étagés (*Alyssum*). A la surface de ces feuilles se forment ainsi deux étages de poils protecteurs, les uns deux fois plus courts que les autres, dont l'effet sera de diminuer l'équilibre entre la tension aqueuse de l'atmosphère et celle de l'atmosphère qui entoure immédiatement la feuille. On trouve de semblables dispositions dans beaucoup de familles phanérogamiques, Labiées, Composées, etc.

Les poils pluricellulaires protecteurs sont excessivement variés. Rayonnants (étoilés) comme chez les Malvacées, ils peuvent passer aux

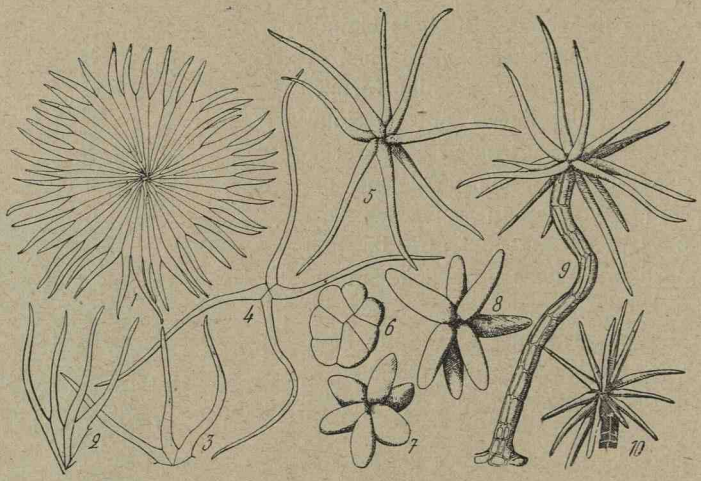


Fig. 327. — Poils des Eléagnacées. 1-4, poils en écusson de l'*Hippophae rhamnoides* ; 5, poil fasciculé de l'*Elaeagnus umbellata* ; 6-8, développement d'un poil fasciculé de *Shepherdia canadensis* ; 9-10, poil longuement pédonculé de l'*E. Griffithii*.

poils en écusson des Euphorbiacées et des Eléagnacées, qui, disposés en parasol, servent à la fois comme couverture protectrice contre la transpiration et, par l'éclat brillant qu'ils confèrent aux feuilles, qui en

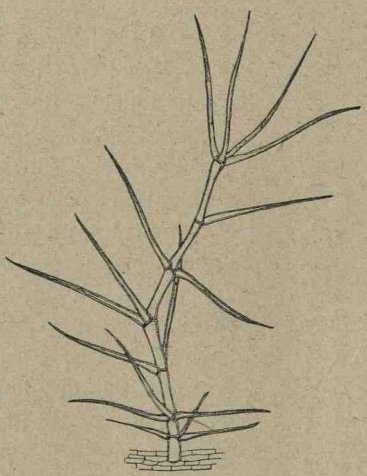


Fig. 328. — Poil ramifié pluricellulaire d'un *Verbascum*.

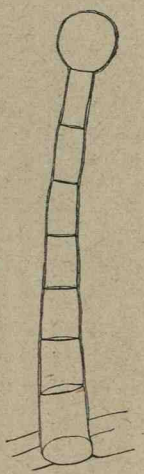


Fig. 329. — Poil pluricellulaire capité du *Primula sinensis*.

sont couvertes, fonctionnent comme miroirs réfléchissant la lumière. Ils diminuent ainsi l'action physiologique de la lumière.

Parfois les poils, par leur forme ou par leurs appendices, confèrent aux organes qui les portent l'aspérité nécessaire à des plantes décombantes qui se retiennent aux autres végétaux. Ainsi dans le *Humulus Lupulus* (Houblon), les Loasacées, etc., *(fig. 326)*. On appelle ces poils « grappinants ». Il est alors intéressant de voir que la même disposition est réalisée dans des plantes appartenant à des familles très différentes. (Loasacées, Urticacées, etc.).

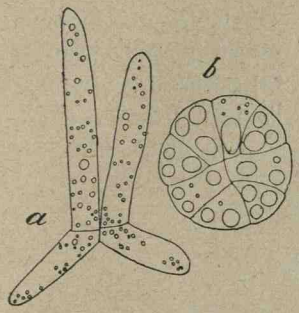


Fig. 330. — Poils digestifs : *a*, de l'*Utricularia vulgaris* ; *b*, du *Pinguicula vulgaris*. On remarque dans l'intérieur des cellules de ces poils des globules graisseux provenant de l'absorption de la nourriture. (D'après GŒBEL.)

Certains poils des feuilles des Broméliacées fonctionnent comme poils absorbants (feuilles de *Tillandsia)*. D'autres poils sont actifs, ils servent à la digestion des proies. A la surface des feuilles des plantes carnivores sont souvent des poils qui paraissent non seulement sécréter un ferment digestif, mais aussi servir d'appareil d'absorption. Ces trichomes sont variés comme forme et comme grandeur. Ce sont par exemple ceux de *Pinguicula* et *d'Utricularia (fig. 330)*.

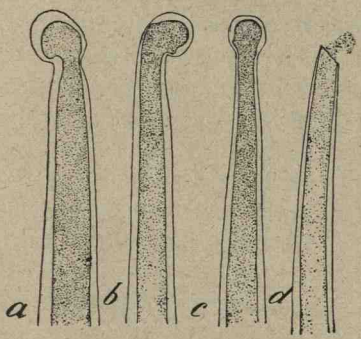


Fig. 332. — Divers aspects du sommet du poil urticant de l'Ortie ; *a*, sommet portant l'ampoule ; *b*, id. ; *c*, autre forme ; *d*. l'ampoule a été brisée ; il s'est formé un biseau aigu.

On appelle poils urticants ceux des Urticacées Euphorbiacées et des Loasacées qui sont savamment organisés comme appareils de défense. Celui d'*Urtica urens* (ortie) comprend : 1° une partie basilaire entourée par les cellules épidermiques voisines qui pressent sur cette vésicule ; 2° un col allongé et raide à

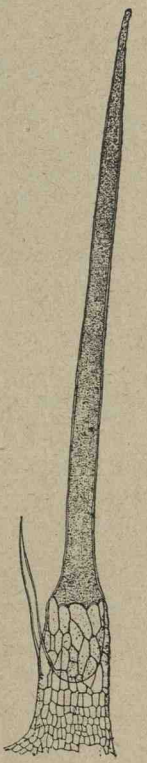


Fig. 331. — *Urtica urens*, poil urticant unicellulaire serti à la base dans une émergence qui porte latéralement un petit poil.

paroi épaisse et fragile; le sommet est occupé par une petite ampoule que le moindre choc brise. La fracture se faisant selon un biseau oblique, l'appareil pénètre dans l'épiderme à la façon d'une aiguille de seringue de Pravaz; la pression des cellules épidermiques agissant sur le réservoir, le contenu est injecté dans les tissus de l'animal *(fig. 331, 332)*.

Les poils sécréteurs sont très variés, uni ou

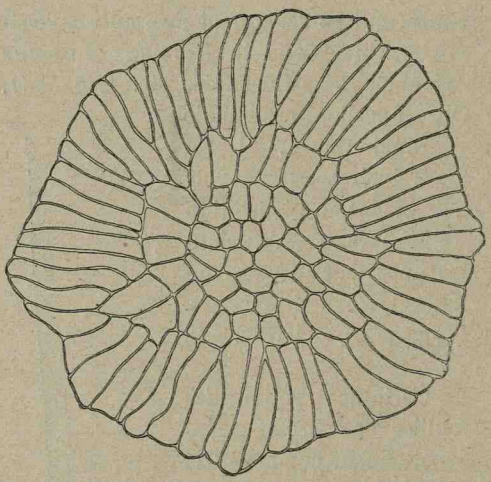


Fig. 333. — Poil protecteur en écusson du *Rhododendron ferrugineum* (vue du sommet); c'est aussi un poil sécréteur (voir *fig.* 113).

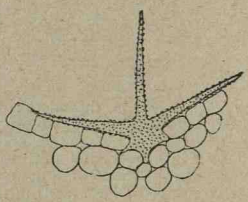


Fig. 334. — Poil interne unicellulaire du *Nymphœa alba*, dont la surface est couverte de verrucosités.

pluricellulaires, capités ou en écusson; on trouve cependant que, chez tous, la sécrétion, généralement une essence, un terpène (v. *fig. 336)*, est expulsée sous la cuticule soulevée et qui forme poche au-dessus des cellules actives. Ces poils sécréteurs abondent sur les tiges et les feuilles des Labiées, de beaucoup de Composées (Camomille, Tanaisie, Absinthe *[Artemisia]* ,etc.),

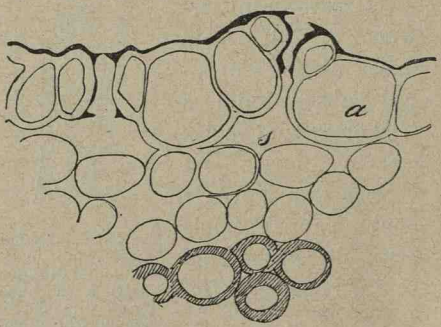


Fig. 335. — Hydatodes-stomates de la tige du *Parnassia palustris*; *s*, chambre sous-stomatique; *a*, cellule annexe du stomate.

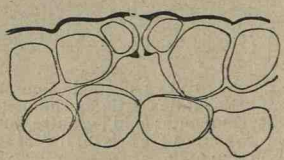


Fig. 336. — Idem, *Parnassia palustris.*

de Cannabinées *(Humulus Lupulus* [Lupuline], *Cannabis indica* [essence de chanvre], de Primulacées, de Cistacées *(Cistus monspeliensis, Cistus Ladaniferus)*. Ils confèrent aux plantes des garigues de

la région méditerranéenne le parfum caractéristique et varié des Lavandes *(Lavandula)*, du Romarin *(Rosmarinus)*, des Thyms *(Thymus)*, des Immortelles jaunes *(Helichrysum)* et des Cistes *(fig. 110, 336)*.

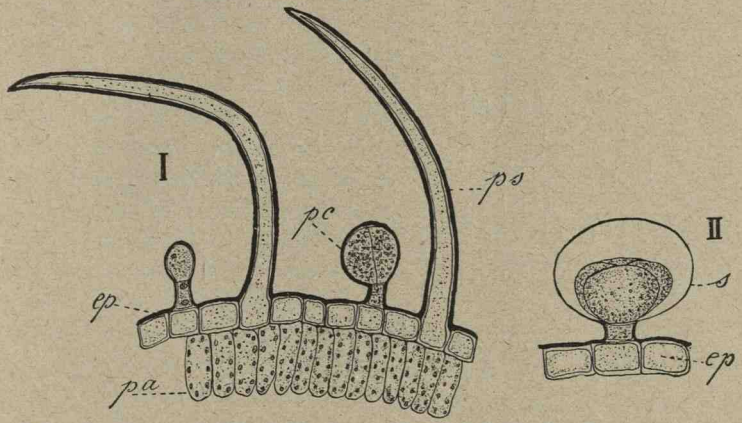


Fig. 336. — *I*, poils unicellulaires et poils capités; *II*, poil sécréteur à tête pluricellulaire dont la cuticule est soulevée (*s*); *ep*, épiderme.

On nomme *hydatodes* des appareils de l'épiderme par lesquels de l'eau peut être expulsée à l'état liquide lorsque la plante est injectée d'eau. Qu'il ne s'agisse pas simplement d'une coïncidence dans cette sudation, c'est la position de ces appareils au dessus d'un épanouissement d'un faisceau qui le prouve *(Tropæolum majus)*.

Le plus simple est aussi appelé *stomate aquifère*. Il consiste en un écartement de deux cellules contiguës qui bordent une fente dans l'épiderme. Ce sont des appareils passifs situés souvent aux extrémités des dents des feuilles et qui fonctionnent comme soupapes dans les feuilles des plantes de régions à atmosphère très humide.

Ces stomates se distinguent des stomates ordinaires par leur immobilité relative ou absolue *(Fuchsia)*. Il est intéressant de constater qu'on ne trouve pas toujours dans la paroi de leurs cel-

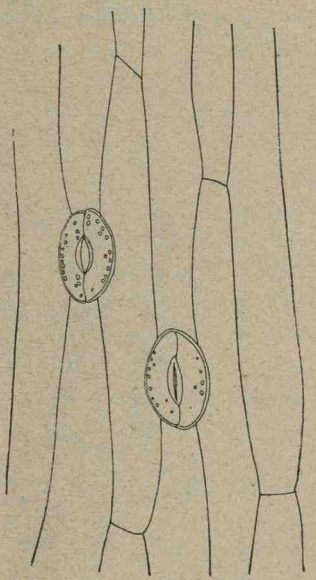


Fig. 337.— Deux stomates sur la nervure d'une feuille de Monocotylédonée.

lules de bordure la structure compliquée des cellules stomatiques ordinaires. Souvent ces cellules meurent de bonne heure.

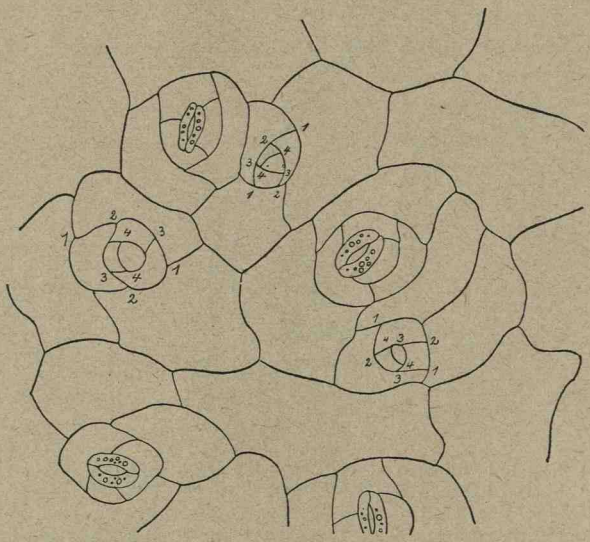


Fig. 338. — Epiderme de *Sedum*; chaque stomate est entouré par 3 cellules annexes; l'origine du stomate est indiquée par la succession des cloisonnements 1-1, 2-2, 3-3, 4-4, la cellule centrale ainsi découpée devient cellule mère du stomate.

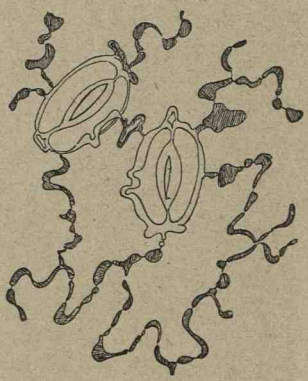


Fig. 339. — *Pœonia peregrina.* Stomates avec cellules épidermiques à parois inégalement épaissies et sinueuses.

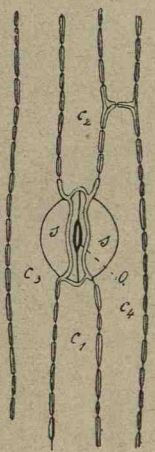


Fig. 340. — Stomate d'une Monocotylédonée; *s-s*, cellules du stomate (bordure); *o* fente; *c-c*, quatre cellules annexes,

Stomates

Les vrais stomates sont des appareils qui règlent les échanges gazeux dans les végétaux aériens supérieurs. On en trouve, pour la première fois, dans la série des végétaux, sur le sporophyte de l'Hépatique *Anthoceros*, puis sur la portion basilaire renflée et lacuneuse de la capsule des Mousses nommée *apophyse*. L'épiderme des Ptéridophytes et des Spermaphytes est ordinairement muni de ces appareils. Chez les plantes submergées typiques on ne trouve pas de stomates; sur les plantes aquatiques qui, par leurs affinités, c'est-à-dire leur parenté, paraissent dériver de plantes terrestres, les stomates sont supprimés ou peu abondants.

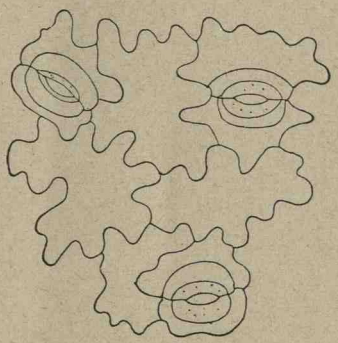


Fig. 341. — Stomate du *Galium rotundifolium*; chaque stomate est accompagné latéralement de cellules annexes parallèles à la fente.

Chaque stomate comprend deux cellules dites de bordure; puis tout autour se groupent les cellules annexes en nombre variable. L'origine du stomate est variable. Dans l'épiderme jeune on voit certaines cellules fonctionner comme cellule mère. Par des cloisons il se détache souvent une cellule triangulaire qui se divise d'après le schéma donné *(fig. 338)*. Dans cet exemple, chaque appareil est entouré de cellules annexes. La position de ces dernières n'est pas quelconque; il est visible que l'insertion des parois est telle qu'elle n'empêche pas le fonctionnement du stomate.

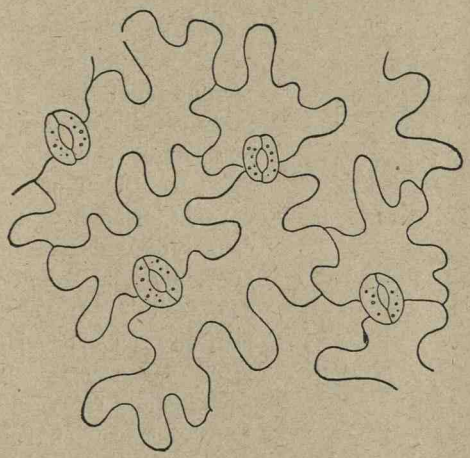


Fig. 342. — Type de stomate des Caryophyllées. Les cellules annexes principales sont situées perpendiculairement à la direction de la fente.

On a distingué les cas suivants :

1. La cellule mère du stomate résulte du premier cloisonnement d'une cellule épidermique.

Chez les *Renonculacées*, cette cellule mère se divisant, le stomate est

définitivement constitué, tandis que chez les Monocotylédonées, il se fait un cloisonnement secondaire des deux côtés des cellules de bordure, ou dans quatre cellules périphériques (Conifères. Cycadées, Monocotylédonées) *(fig. 339, 340)*.

2. La formation de la cellule mère est précédée par un cloisonnement qui produit les cellules annexes.

a) Ce cloisonnement se fait dans deux directions du plan (Rubiacées) *(fig. 341)*.

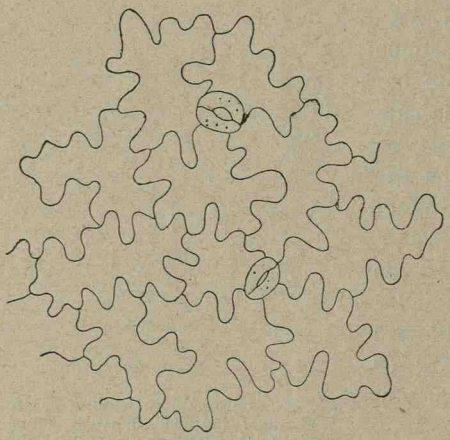


Fig. 343. — Lactuca sativa, stomate entouré de 4-5 cellules épidermiques.

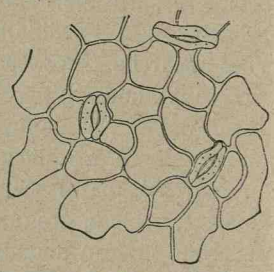


Fig. 344. — Syringa vulgaris, épiderme et stomates.

b) Ce cloisonnement se fait dans deux directions du plan au moyen d'une cellule mère qui se divise successivement par trois à quatre plans comme le fait une cellule mère terminale de Fougère *(Sedum,* Crucifères).

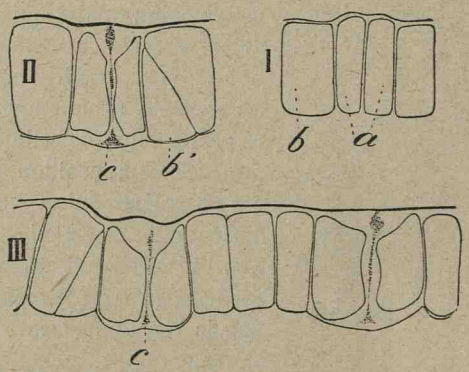


Fig. 345. — I, cellules épidermiques dont l'une s'est cloisonnée par une anticline; *a,* cellule mère du stomate; *b,* cellule annexe. *II,* la paroi de séparation s'est épaissie et différenciée. On a représenté en gris la substance pectique qui se dissoudra *(c),* dans la cellule annexe il s'est fait un cloisonnement oblique par lequel cette cellule est dédoublée, *III,* deux jeunes stomates en section longitudinale dont les cellules de bordure ne sont pas encore séparées. *(Buxus sempervirens.)*

Ces types ne sont pas absolus; dans une même famille ils subissent parfois de nombreuses modifications et souvent même on trouve deux types sur une même feuille. Le nombre des cellules annexes peut être plus considérable, par exemple six, comme dans les *Buxus*. Le décollement en boutonnière des deux cellules de bordure et qui aboutit à la formation d'une fente, l'*ostiole*, ne se fait pas sur toute leur

longueur; ces cellules restent unies à leurs extrémités. Les *figures 345 I-III* illustrent ce phénomène de décollement tel qu'on l'observe en section trasversale *(Buxus sempervirens)*. La paroi de séparation des deux cellules de bordure encore unies est épaissie surtout à ses deux extrémités. Bientôt on voit naître dans cette paroi une différenciation en cellulose et pectose. La zone pectosique occupe comme dans d'autres cas la lame moyenne; elle s'élargit vers les extrémités et ce faisant elle dessine l'ori-

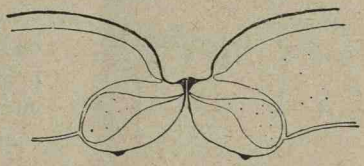


Fig. 346. — Stomate d'Iridée en section transversale équatoriale.

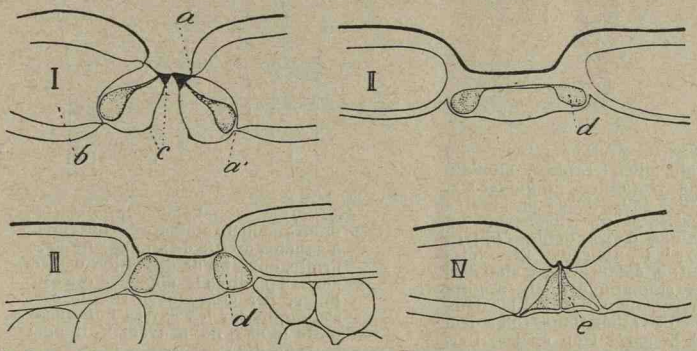


Fig. 347. — Stomate d'*Iris germanica* *I*, section équatoriale; *a*, *a'*, charnières supérieures et inférieures; *b*, cellule annexe; *c*, bec supérieur cutinisé (en noir) et arête inférieure. *II*, section transversale longitudinale d'une des cellules de bordure; *d*, sacs terminaux polaires. *III*, section analogue, mais on ne voit pas le canal qui réunit les deux sacs polaires. *IV*, section transversale d'un des pôles du stomate; *e*, lumen qui correspond à la vésicule d.

fice futur dans la paroi. Finalement, elle se dissout en laissant intact le cadre cellulosique qui borde la fente.

Nous distinguons, en ce qui concerne la structure des cellules de bordure, plusieurs types principaux de stomates. Dans le type Iris-Conifères, les cellules de bordure ont, en section transversale, une apparence ovale; on y reconnaît un bec auquel aboutissent les deux périclines épaissies; l'anticline dorsale est, au moins en partie, amincie et en communication avec la cellule annexe. Les deux cellules de bordure sont suspendues aux cellules annexes par une zone amincie à laquelle on donne le nom de charnière. On

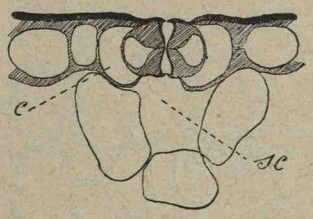


Fig. 348. — Stomate du type *Helleborus*; *c*, cellule annexe; *sc*, chambre sous-stomatique.

remarque aussi que la cutine envahit les parois externes et en particulier le bec des cellules de bordure, où elle forme une première arête souvent très proéminente qui contribue à fermer le stomate et que souvent elle descend le long de la fente pour former parallèlement à la première une seconde arête plus ou moins saillante qui, parfois, par sa rencontre avec celle qui lui est opposée, contribue également à diminuer la fente. En outre, l'inspection du stomate vivant décèle la présence de grains de chlorophylle dans les cellules de bordure, alors qu'elle fait défaut dans le reste de l'épiderme. On peut déjà dans ce genre *Iris* *(fig. 346-347)* suivre le passage de cette forme à celle que nous appellerons type *Gladiolus-Helleborus*.

Ici les deux péricline sont aussi épaissies, mais l'anticline antérieure est encore conservée, la

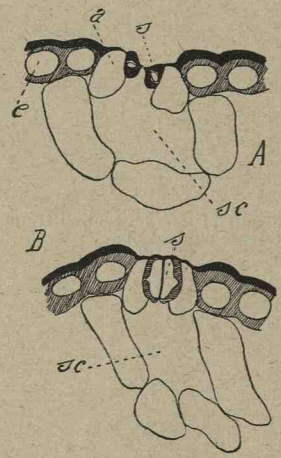


Fig. 349. — Section transversale équatoriale à travers le stomate d'une Graminée *(Elymus)* ; *s*, cellules de bordure à parois très épaissies et par conséquent incapables d'être déformées ; *a*, cellules annexes réservoirs d'eau ; *e*, épiderme, *sc*, chambre sous-stomatique ; *B*, section transversale polaire ; *s*, les deux ampoules stomatiques (on a dessiné la paroi trop épaisse) ; *sc*, chambre sous-stomatique.

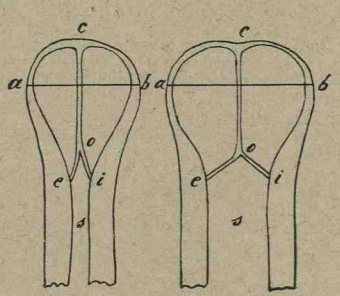


Fig. 349 bis. — Schéma expliquant le mouvement du stomate de Graminée ; à gauche, moitié de stomate fermé, à droite, ouvert. Par dilatation des vésicules polaires le diamètre *a b* s'allonge, par conséquent l'angle *e o i* s'agrandit car les barres bordant la fente (*e* et *i*) ne peuvent s'allonger (voir *fig. 349.*)

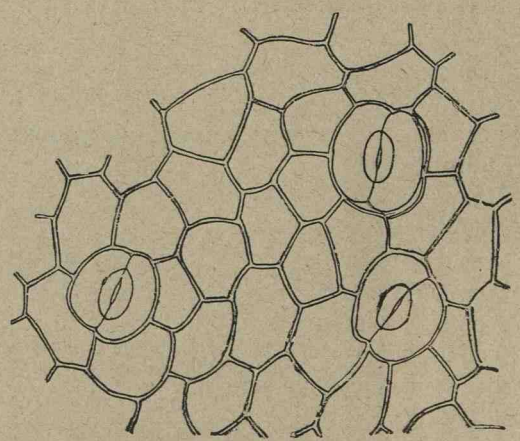


Fig. 350. — *Buxus sempervirens.* Epiderme inférieur de la feuille avec stomates.

dorsale est beaucoup plus développée. La cutine envahit le bec d'une manière analogue. Il y a aussi des charnières *(fig. 348, 346)*.

Or, en examinant les stomates, on voit que dans la lumière la fente

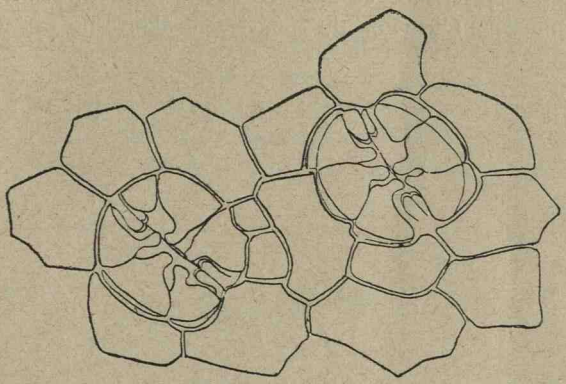


Fig. 351. — Id. Deux stomates vus du côté inférieur ; on aperçoit cinq, six cellules annexes poussant vers l'ostiole un prolongement papilleux.

est béante, tandis que le stomate est fermé dans l'obscurité. On sait maintenant que cela dépend des variations de turgescence. Quand celle-ci augmente le stomate s'ouvre. En effet, connaissant la structure précédemment décrite pour les *Iris*, on voit clairement qu'une augmentation de volume aura pour effet d'allonger les membranes. Or il est clair que les parois minces sont plus extensibles. Par conséquent, l'écartement des points $\left(\begin{matrix} a \\ | \\ b \end{matrix} > c\right)$ *a b* se fait par l'allongement de la paroi *a b* ; l'angle *a c b* devient par conséquent plus grand, mais les côtés *a c* et *b c* ne s'allongent guère à cause de leur épaisseur. Il s'ensuit que grâce à la mobilité due à la suspension par les charnières *a* et *b*, cette distance va s'accentuant, donc l'angle *a c b* va grandissant. Les pointes s'écartent et la fente stomatique s'agrandit.

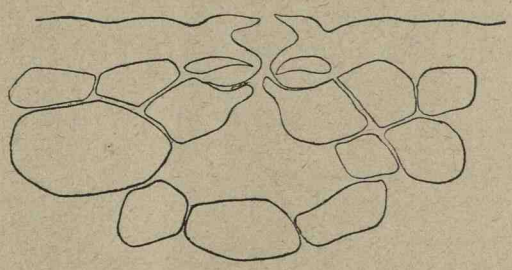


Fig. 352. — Id. Section passant par le plan équatorial ; les cellules annexes sont divisées et leur cellule fille se glisse sous les cellules de bordure.

Dans le second cas *(Gladiolus)*, les deux anticlines coudées par une faible turgescence s'allongent lorsque la quantité d'eau augmente ; par

conséquent, l'ampoule ou le pli tourné du côté de la fente disparaît et la fente s'élargit.

On conçoit dès lors l'importance qu'il y a de bien noter chaque particularité de structure, puisque dans ce cas le moindre détail est nécessaire pour la compréhension du mouvement d'ouverture et d'occlusion

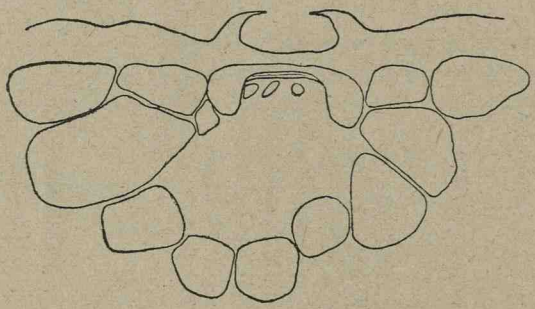


Fig. 353. — Id. Section parallèle à la fente. On voit l'anneau d'épaississement supra-stomatique; la cellule stomatique est terminée aux extrémités par des vésicules. On voit en section l'extrémité des papilles des cellules annexes.

du stomate (voir le détail physiologique au chapitre Transpiration).

Dans le type *Buxus-Graminées* il y a quelques complications de plus. Ici comme dans tout stomate on appelle le plan qui passe par l'ostiole, plan médian, le plan équatorial lui est perpendiculaire; il y a deux plans polaires principaux parallèles à ce dernier, qui passent par les deux régions où les cellules de bordures restent unies; en outre il faut considérer le plan longitudinal parallèle au plan médian mais passant par la totalité de la longueur d'une des cellules de bordure. Tous ces plans sont perpendiculaires à la surface de la feuille. Les deux qui sont parallèles à la surface sont à la face antérieure et à la face postérieure, cette dernière tournée du côté du parenchyme.

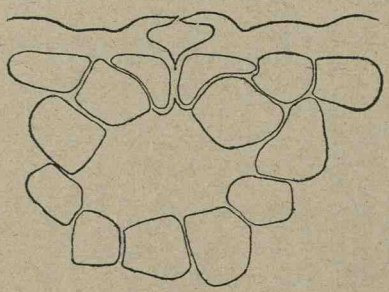


Fig. 354. — Id. Section passant par le plan polaire montrant la paroi mince des ampoules polaires qui peuvent facilement communiquer avec les cellules annexes.

La section transversale équatoriale du stomate montre ici deux cellules de bordure plus hautes et à périclines très épaisses. Les anticlines ont presque disparu *(352, 349)*. Une section transversale polaire montre au contraire deux cellules plus hautes unies et à parois minces. Ce sont les sacs polaires *(fig. 349 bis, 354)*.

Il est évident qu'aucun mouvement important ne saurait se manifester dans la région équatoriale. Une section longitudinale fait mieux comprendre la structure d'une cellule de bordure. Le lumen est réduit à un mince canal dans la région libre, tandis qu'il se dilate beaucoup aux deux extrémités.

Si maintenant on jette un coup d'œil sur l'image du stomate vu de face, on comprend que la turgescence, en dilatant les doubles ampoules polaires, ne peut avoir pour effet ni d'allonger, ni de rétrécir les barres épaissies *e* et *i* *(fig. 349 bis)*, par conséquent la dilatation dans le sens transversal sera seule effective. En effet, l'observation montre qu'il en est bien ainsi.

Les stomates varient infiniment dans le détail. Il en est de même des

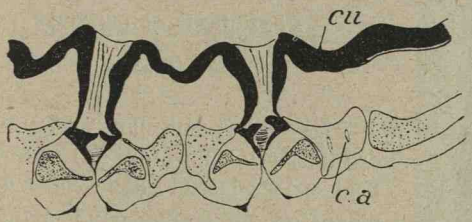


Fig. 355. — Dianthus rupicola. Epiderme foliaire à paroi externe fortement épaissie, recouverte et imprégnée par une cuticule (*cu*) épaisse; le stomate est enfoncé par l'extrême développement de la membrane des autres cellules épidermiques. Ce stomate appartient au type *Helleborus:* il y a charnières et paroi dorsale mince.

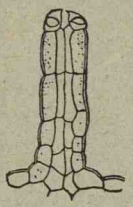


Fig. 356. — Stomate surélevé du *Santira mollis*, d'après SOLEREDER.

cellules annexes. Nous nous bornerons à citer quelques variantes intéressantes (v. *fig. 355-356).*

Souvent les cellules de bordure sont situées au-dessous du niveau des cellules annexes qui s'élevant au-dessus d'elles forment une antichambre en forme de puits; la paroi de ces cellules peut se rapprocher de façon à fermer en partie l'orifice. L'eau de pluie ou de rosée ne peut alors arriver au stomate et la circulation des gaz demeure libre. Parfois ce sont des papilles de cellules annexes qui s'élèvent autour des stomates *(Taxus).* Cette même fonction est souvent réalisée par les arêtes du stomate, c'est-à-dire par les becs cutinisés qui se prolongent souvent en saillie double.

On remarque que l'enfoncement des stomates correspond souvent à l'habitat xérophyte; les plantes de forêt, de sous-bois, n'ont pas les stomates enfoncés.

Lorsque, pour une cause ou l'autre, le pourtour du stomate est protégé, on voit les cellules de bordure s'élever au-dessus du niveau des cellules ambiantes. Ainsi dans le *Nerium Oleander*, où les stomates n'apparaissent que dans les dépressions épidermiques recouvertes de poils, ou dans les *Thymelæa* à indument laineux.

Enfin le plus curieux cas de stomates surélevés est celui fourni par la Burséracée *Santira mollis*, où, à la face inférieure des feuilles, se voient des colonnes terminées par un appareil stomatique. Comme dans le cas précédent il s'agit de feuilles recouvertes par un fort indument protecteur.

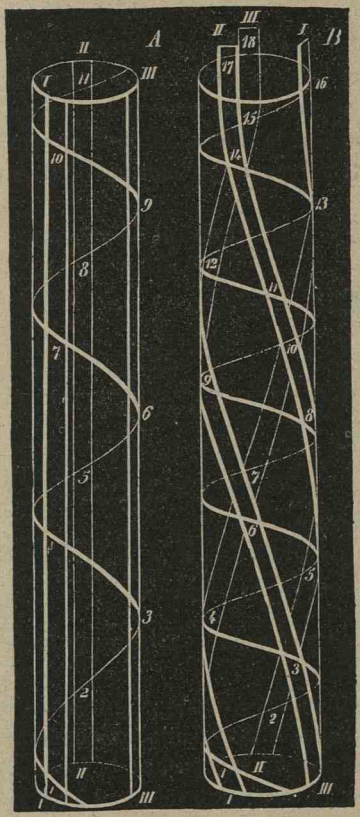


Fig. 357. — *A*, Schéma de la disposition des orthostiques d'une disposition $^1/_3$. Chaque orthostique *I*, *II*, *III* est marqué d'un double trait ; la spire génératrice par un simple trait ; au point de rencontre de cette spirale avec les orthostiques se trouvent les insertions des feuilles 1, 2, 3. — *B*, id., mais la tige supposée tordue comme cela arrive quelquefois. (D'après SACHS.)

Parfois les cellules annexes dédoublées se prolongent en un bec qui vient rétrécir la chambre sous-stomatique (*Buxus*, Célastracées, *fig. 351, 352*).

Phyllotaxie et parcours des faisceaux.

Les feuilles sont disposées autour des tiges selon un ordre qui se maintient généralement dans la même plante ou, du moins, dans la même région. On appelle *phyllotaxie* le chapitre de la botanique qui traite de cette question.

Feuilles alternes. On dit qu'elles sont alternes ou isolées quand elles sont insérées à des niveaux différents. Si on réunit par une ligne les insertions des feuilles qui se sont successivement formées sur l'axe à partir du point végétatif, on remarque que cette ligne est une spirale qui entoure la tige et qui se propage dans le même sens. On appelle cette ligne spire génératrice. On remarque alors que les feuilles insérées le long de cette spire ascendante sont très généralement équidistantes. Ceci étant noté, on observe en plus que si l'on porte sur l'axe des lignes verticales correspondant aux insertions des feuilles, le nombre de ces lignes (orthostiques) est limité (3, 5, 8, 13, 21, etc.). En effet, on constate que, par exemple, dans le *Veratrum album*, la quatrième feuille est située exactement au-dessus de la première, dans le *Quercus Robur* la sixième feuille est située exactement au-dessus de la première.

Dans le cas du *Veratrum (fig. 357 A)*, il est facile de s'assurer que la spire génératrice fait, en partant d'une première feuille pour arriver à la quatrième, un seul tour, tandis que dans le *Quercus* la spire a tourné deux fois autour de la tige jusqu'à la sixième. On convient d'inscrire cette spire non pas autour d'un cylindre de papier, mais sur un plan en dessinant une spire hélicoïde, les tours internes représentant les tours les plus élevés. On remarque alors immédiatement que, dans le premier cas, il y a 3 orthostiques, dans le second 5 et dans le suivant 8. Il est donc évident que l'éloignement de chaque feuille de la suivante est, dans le premier cas, de $^1/_2$ de circonférence, dans le second cas, de $^2/_5$, dans le troisième cas, de $^3/_8$. On appelle angle de divergence l'angle compris entre les orthostiques passant par deux feuilles consécutives ($^1/_2$ $^1/_3$ $^2/_5$ $^3/_8$ ..... etc., ou $^1/_3$ $^1/_4$ $^2/_7$ $^3/_{11}$ ..... etc.) (v. *fig. 357)*.

Lorsque les organes qui s'insèrent sur un axe sont nombreux et rapprochés, on trouve que l'angle de divergence prend des valeurs exprimées par les fractions $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$.

C'est ce qu'on a nommé série principale. Beaucoup d'auteurs ont voulu voir dans l'existence d'une pareille régularité une loi naturelle exprimée par une formule précise. On a étudié à ce propos la disposition des écailles dans les cônes des sapins, les séries de fleurs sur le cône général des inflorescences des Composées et en particulier du Tournesol ou des feuilles autour des rameaux des Conifères. Comme on remarque que dans une même plante les angles de divergence varient *(Aconitum Napellus)*, feuilles $^2/_5$, sépales $^2/_5$, pétales $^3/_8$, étamines $^8/_{21}$ ou $^5/_{13}$, etc., on a cherché à expliquer ces changements de l'angle de divergence. Dans une première théorie, on admet que la disposition primitive est troublée par des raisons de mécanique, en particulier par le fait que les primordiums se touchant sur le point végétatif se déplaceraient en raison de leurs pressions réciproques. A cette théorie on a opposé tout d'abord le fait bien établi que chez des plantes où l'on peut constater des variations dans la divergence, les primordes ne sont pas contigus et, par conséquent, ne sauraient se déplacer mutuellement *(Typha)*.

Mais l'appareil de C. de Candolle (*fig. 359*, p. 329) suffit pour montrer que la question est plus simple. En admettant des variations de divergence, le botaniste est victime d'une illusion provenant de l'incertitude des évaluations. En effet, si, sur une colonne divisée à sa périphérie en 55mes par des sillons verticaux correspondant à autant d'orthostiques, on a placé des anneaux supportant chacun une feuille insérée exactement devant l'une des orthostiques et s'y maintenant au moyen d'un arrêt et que ces feuilles y soient disposées selon la divergence $^{21}/_{55}$, on aura l'illusion de toutes les divergences de la série normale si on rapproche les anneaux sur l'axe ou si on les éloigne (v. *fig. 359)*, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, etc. Dès lors il

devient évident que la prudence se commande. Il n'en reste pas moins acquis que, dans la règle, les feuilles sont disposées autour des axes selon un ordre régulier qui paraît varier selon que l'axe subit des modifications de longueur ou de diamètre. Par conséquent, pour une divergence fonda-

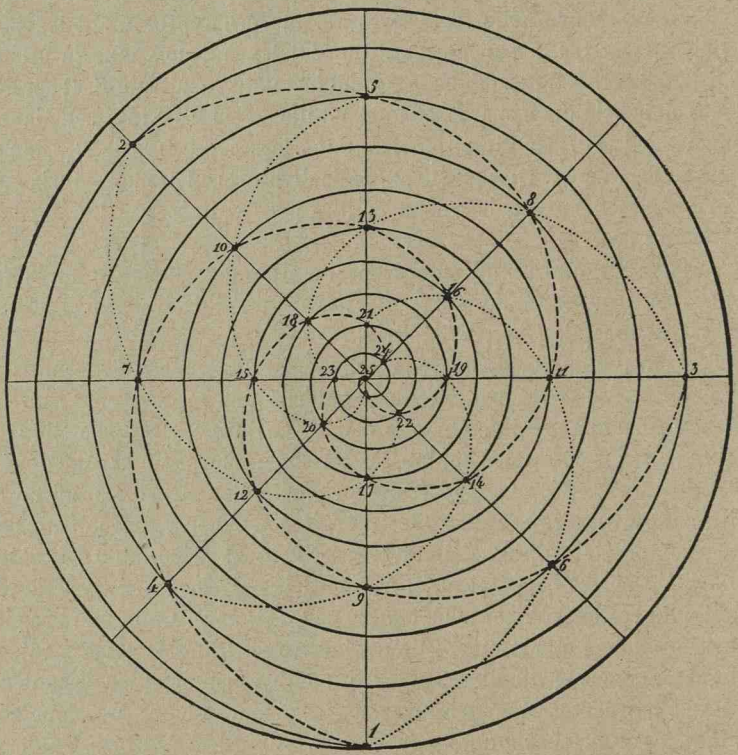
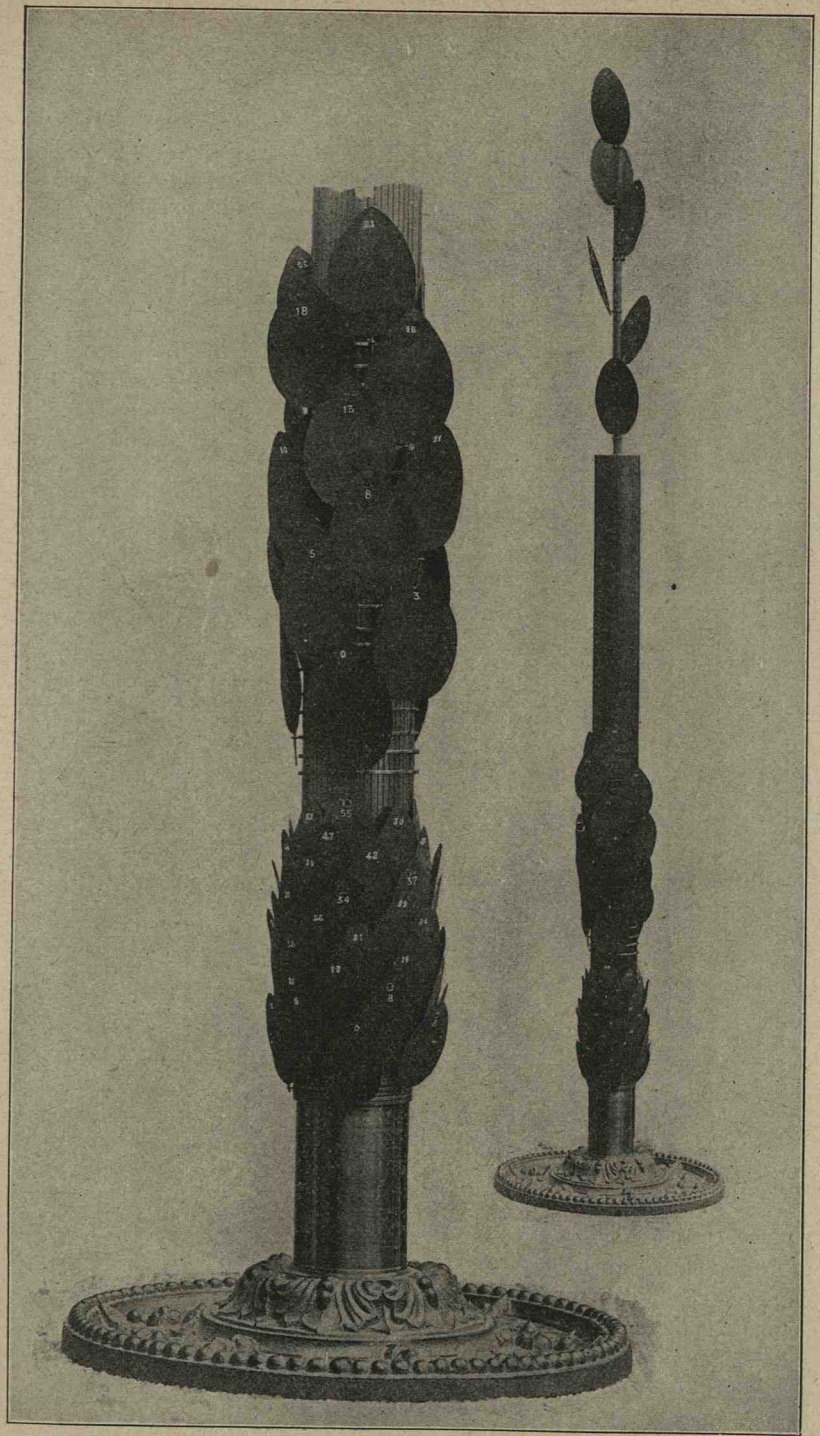


Fig. 358. — Schéma représentant la spire génératrice surbaissée en un plan. Disposition $^3/_8$ Il y a 8 orthostiques (lignes droites) ; la spire génératrice 1, 2, 3, 4, 5 est représentée par un trait continu : on a réuni, soit de droite à gauche, soit de gauche à droite, les feuilles les plus rapprochées; lorsque l'axe est raccourci et que les feuilles sont imbriquées, on ne reconnaît pas dès la première inspection la spire génératrice, mais seulement des spires secondaires (voir *fig.* 359) qu'on appelle parastiques; dans ce schéma on a représenté ces parastiques par deux catégories de lignes pointillées (1, 4, 7, 10) (1, 6, 11, 16). On remarque alors qu'il y a trois parastiques (1, 4, 7, etc. et 2, 5, 8, 11, etc. et 3, 6, 9, 12) de droite à gauche; il y a cinq parastiques de gauche à droite (1, 6, 11) (3, 8, 13) (5, 10, 15) (2, 7, 12) (4, 9, 14). Connaissant le nombre des parastiques, on détermine l'angle de divergence en prenant comme numérateur le chiffre inférieur et comme dénominateur la somme des deux 3 et $3 + 5 = 8 : {}^3/_8$. (Le Maout et Decaisne.)

mentale donnée, le nombre et l'inclinaison des parastiques ne dépend, à chaque instant, que du rapport de l'allongement et de l'épaississement de la pousse qui la porte.

Lorsque les organes sont très rapprochés sur des axes raccourcis on peut cependant déterminer approximativement l'angle de divergence par le procédé suivant.



Ne connaissant pas l'ordre de succession des pièces on établit à la place de la spire génératrice les spires secondaires. C'est-à-dire on compte tout d'abord de droite à gauche le nombre des spires apparentes, puis de gauche à droite. Si par exemple nous trouvons à droite 5 spires et 3 à

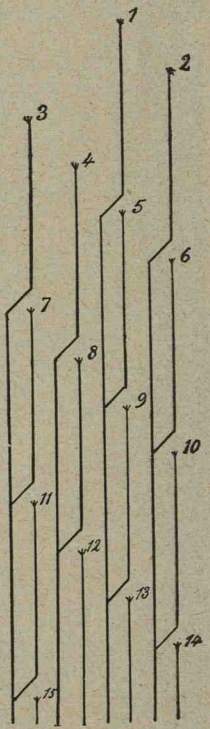


Fig. 360.
(D'après KAMIENSKI.)

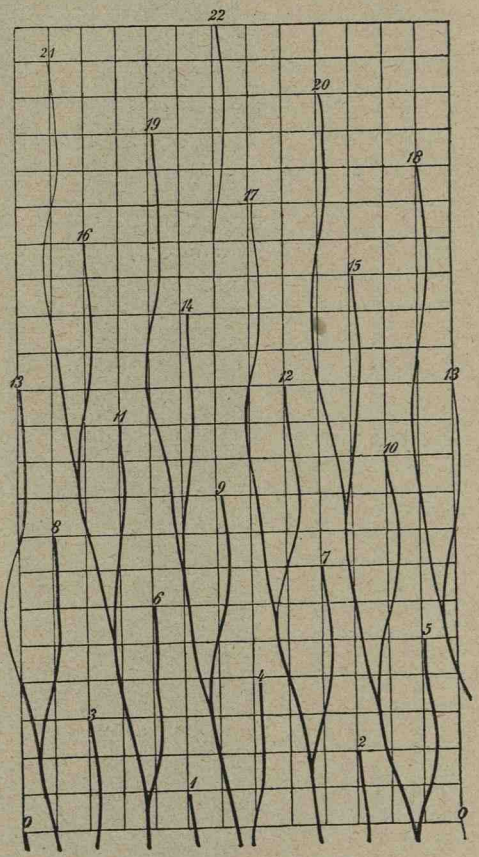


Fig. 361. — Course des faisceaux dans l'*Iberis amara*. Chaque ligne horizontale correspond à un nœud; les lignes verticales sont les orthostiques (13).
(NÆGELI.)

gauche, ces deux chiffres nous permettent de reconnaître l'angle de divergence des pièces sur la spire génératrice. La théorie démontre en effet que dans ces conditions il faut additionner les deux valeurs pour obtenir le dénominateur, le plus petit chiffre donnant le numérateur $3 + 5 = 8$ soit $^3/_8$. Mais ces recherches qui ont l'apparence de la précision ont fort peu avancé nos connaissances et ne semblent pas présenter l'intérêt qu'on leur a trop souvent attribué.

Comme les ramifications chez les plantes supérieures naissent à l'aisselle des feuilles, leur disposition dépend donc de celle de ces dernières

Il reste à considérer les cas où les feuilles sont opposées ou verticillées. On peut facilement montrer que dans ce cas il ne s'agit que de spires génératrices surbaissées. Beaucoup de plantes ont, au bas de leur tige, les feuilles opposées; plus haut elles tendent à devenir alternes (*Polygala depressa*, etc.). De même le verticille des feuilles inférieures du *Lilium Martagon* passe à la disposition isolée dans le haut de la tige. Cette question sera traitée à propos de la symétrie florale.

Le mode d'arrangement des feuilles autour de la tige détermine également le parcours des faisceaux dans les tiges. Il faut pour résoudre cette question suivre la course et la ramification de ce qu'on appelle nervures dans les feuilles, en s'adressant à des tiges jeunes. Si l'on poursuit les cordons libéro-ligneux à travers le pétiole et dans l'écorce, plusieurs cas différents se présentent.

On voit généralement le cordon que l'on poursuit traverser l'écorce, entrer dans le cylindre central, longer sa périphérie sous le péricycle et aller après un parcours d'un certain nombre d'entrenœuds s'unir *latéralement* à un cordon qui conduit à une feuille plus âgée.

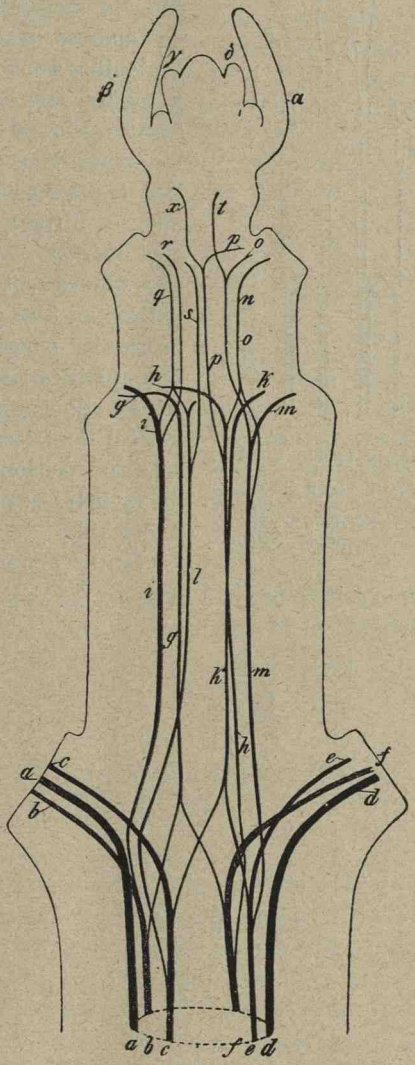


Fig. 362. — Course des faisceaux dans le *Clematis Vitalba*. (D'après NÆGELI)

Il est des feuilles qui raccordent leur système conducteur à la tige par un seul cordon libéro-ligneux, d'autres envoient plusieurs, 3, 5, ou même

beaucoup plus de cordons s'anastomoser avec ceux qui parcourent la tige.

Prenons le premier cas.

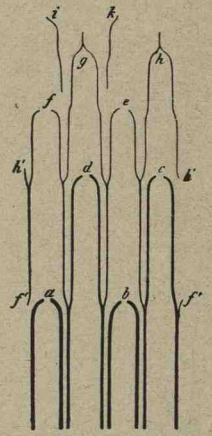


Fig. 363. — Course des faisceaux dans une tige de Labiée; chaque feuille reçoit deux faisceaux qui s'unissent en un seul dans le pétiole. (D'après Nægeli.)

Si l'on représente développé en un plan *(fig. 360)* la disposition des faisceaux dans un tige de *Samolus* on remarque que chez cette plante où les feuilles sont isolées suivant $\frac{1}{4}$ à gauche, il y a quatre faisceaux verticaux alternes avec les quatre séries de feuilles, et quatre faisceaux selon les orthostiques des feuilles; on voit à un moment l'un de ces derniers faisceaux passer dans l'écorce pour se diriger vers la feuille; il cesse donc de continuer sa course dans la tige à la périphérie du cylindre central; mais on remarque aussi que le faisceau à sa gauche émet au moment même où le premier s'incurve pour passer dans la feuille, une ramification latérale qui, après avoir cheminé obliquement vient se mettre dans le prolongement du faisceau précédent. Cette ramification séjourne pendant 4 entrenœuds à la périphérie du cylindre central, puis passe à son tour dans une feuille.

Dans l'*Iberis amara (fig. 361)* la phyllotaxie est exprimée par la divergence $\frac{5}{13}$. Chaque faisceau descend pendant 10, 11, rarement 12 entrenœuds et s'unit à la cinquième feuille plus inférieure.

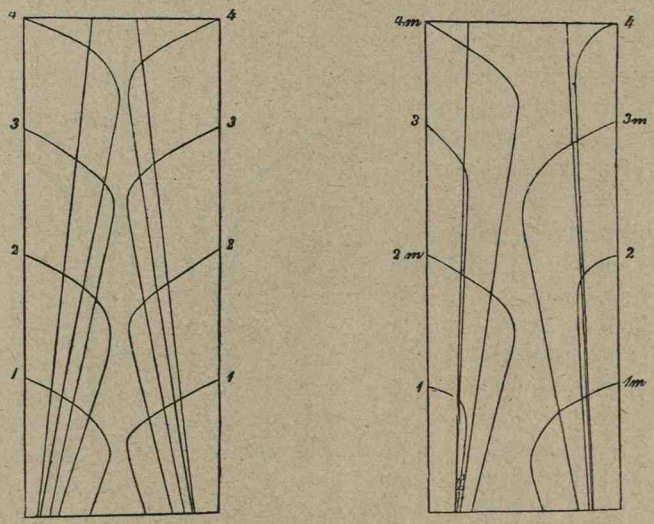


Fig. 364, 365. — Deux schémas illustrant la course des faisceaux dans le tronc des Monocotylédonées. (D'après de Bary.)

Dans ce parcours, il décrit une figure en S allongé. Chaque cordon est donc libre pendant 5, 6 ou 7 entrenœuds; par leur réunion il se forme cinq cordons sympodiaux qui traversent toute la tige et qui, après 65 entrenœuds ont exécuté un tour complet. C'est sur ces faisceaux que naissent latéralement les faisceaux foliaires comme des ramifications latérales. Il faut remarquer que la direction du rameau foliaire est antidrome par rapport à la direction de la spire génératrice des feuilles, c'est-à-dire si celle-ci est sinistrorse, l'autre direction est dextrorse.

Dans un second cas, chaque feuille se raccorde par plus d'un faisceau *(fig. 363-362)*.

Chez les *Clematis vitalba*, un peu au-dessous d'un nœud, la tige renferme six faisceaux qu'on peut désigner par les lettres *a, b, c, d, e, f*; dans chaque feuille pénètrent trois faisceaux dont la *fig. 362* indique l'origine.

Chez les Monocotylédonées *(fig. 365)* il est de règle que le nombre des faisceaux qui raccordent la feuille à la tige est considérable. De la base de la feuille les faisceaux descendent obliquement vers le bas en décrivant une courbure à convexité tournée vers le haut et tendent vers le centre de la tige, puis, en un mouvement contraire mais plus atténué, descendent obliquement dans la tige, se dirigeant vers la périphérie en devenant de plus en plus dressés et vont se raccorder à des faisceaux foliaires d'entrenœuds beaucoup plus inférieurs. Il est de règle que de l'ensemble des faisceaux qui descendent ainsi des feuilles, ceux du centre pénètrent plus profondément dans le cylindre central, ceux des deux côtés vont moins profondément. Il en résulte que, sur une section transversale, le nombre des faisceaux est plus grand à la périphérie qu'au centre. Il y a d'ailleurs plus d'une variante à ce type de palmiers.

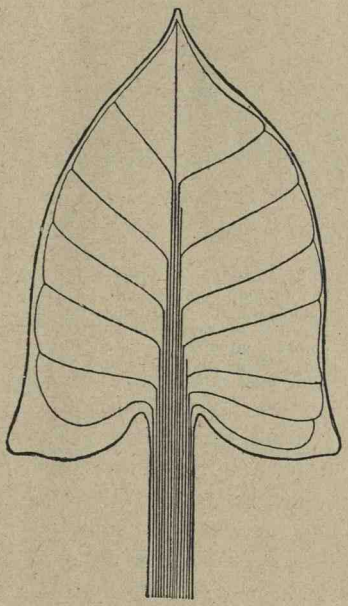


Fig. 366. — Schéma représentant la course des faisceaux dans le pétiole et le limbe d'un *Xanthosma*. (D'après Deinega.)

Les nervures qui, traversant le pétiole, pénètrent dans le limbe s'y comportent différemment selon les groupes.

Nervures de la feuille. — Chez les Monocotylédonées, on voit les faisceaux de la gaine se continuer dans le limbe. Si ce dernier est linéaire, les nervures s'y maintiennent parallèles. Lorsque alors le limbe s'étale, se dilate et devient par exemple ovale ou cordiforme, il se peut que la nerva-

tion paraisse autre. L'examen plus attentif montre cependant qu'il n'en est rien et que les nervures parallèles divergent successivement, les externes tout d'abord, puis par paires les suivantes. Cela est bien évident chez les Aroïdées *(Xanthosma)*, les Pontédériacées, les *Funkia (fig. 366)*.

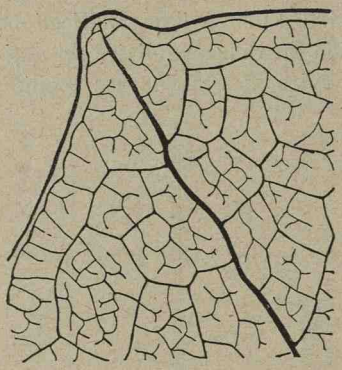


Fig. 367. — Sommet d'une feuille de Dicotylédonée. Une nervure principale se ramifie, les ramifications des nervilles s'anastomosent, et dans les champs circonscrits se prolongent les ultimes nervilles qui se terminent en cul-de-sac.

Chez les Iridées à feuilles équitantes du type *Iris*, on remarque deux séries de nervures souvent opposées, ce sont les prolongations des nervures étalées de la gaine. Chez beaucoup de Dicotylées et quelques Monocotylées, le nombre des nervures qui entre dans le pétiole est petit; les nervures compliquées du limbe sont donc des ramifications de la nervure ou des trois nervures principales.

Dans les Fougères du type *Aspidium Filix Mas* on voit dans la tige les cordons complexes (v. *fig. 236)* constituer un réseau; à chaque maille correspond une insertion de feuille qui reçoit un nombre variable de cordons libres ou plus ou moins anastomosés sur le type de la *fig. 160*.

Chez les Dicotylédonées, le système des nervures peut devenir très compliqué dans la feuille. D'une nervure principale partent des nervures secondaires qui font avec la première un angle particulier et qui s'anastomosent plus ou moins les unes aux autres. Il en résulte un réseau à mailles plus ou moins larges dans lesquelles des nervilles ultimes viennent aboutir en cul-de-sac. On sera dès l'abord saisi par l'élégance et la perfection de l'irrigation qui est effectuée. C'est comme un système savant de canaux principaux *(fig. 367)* sur lesquels s'embranchent les conduites secondaires menant par le plus court chemin

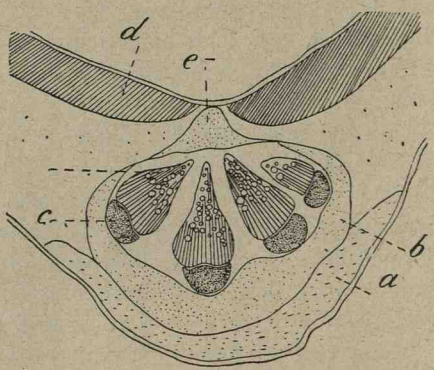


Fig. 368. — Section transversale dans la portion moyenne du limbe de *Mahonia*; la nervure qui comprend trois faisceaux est entourée par un collenchyme *b* rattaché à l'épiderme inférieur par une bande de fibres *a*; *c*, cordon libérien.

les sucs dans un sens et dans l'autre. Pour s'en assurer il suffira de faire absorber à une feuille ainsi compliquée dans sa nervation, un suc coloré. On verra alors cette liqueur se répandre dans tout le limbe avec sensiblement la même vitesse. Les anastomoses nombreuses facilitent également cette distribution.

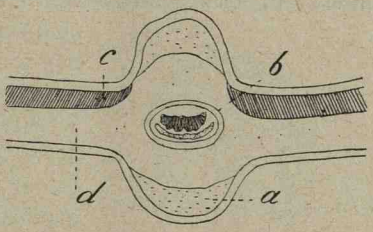


Fig. 369. — Section transversale dans la portion moyenne du limbe de *Galium rotundifolium*; ici la nervure proémine en vertèbre sur les deux faces; il y a deux bandes de collenchyme *a*; *b*, gaine fasciculaire; *c*, tissu palissadique.

Système de soutien des organes foliacés.

Les nervures réalisent, en outre, un autre effet, celui de donner à la feuille un squelette entre lequel sont étendues les portions mêmes du limbe. Dans ces conditions, la feuille est comme la toile d'un cerf-volant tendue sur son cadre. Cela est surtout évident dans les grandes feuilles à la face inférieure desquelles le réseau des nervures fait saillie. On remarque, en

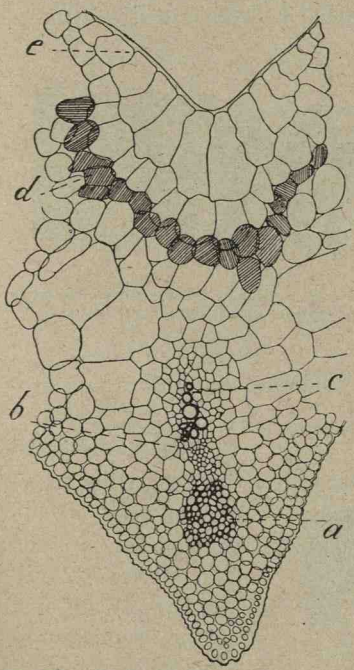


Fig. 370. — Section transversale dans la portion moyenne de la feuille rubanée de l'*Hemerocallis fulva*. La résistance est fournie par la turgescence des parenchymes et la haute section de la nervure; *a*, cordon fibreux; *b*, cordon libérien; *c*, cordon ligneux; *d*, chlorenchyme; *e*, cellules aquifères incolores.

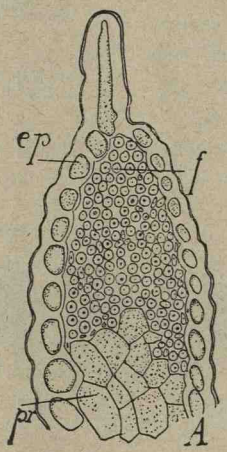


Fig. 371. — Section transversale dans la marge foliaire d'un *Iris*. *ep* épiderme à parois un peu gélifiées; *f*. cordon fibreux; *pr*, parenchyme.

outre, que, dans leurs anastomoses, les nervures se disposent en un système d'arches superposées constituant, vers le bord surtout, une lisière que le vent déchire difficilement *(fig. 366, 367)*. Cette fonction est encore plus évidente lorsqu'on vient à faire une section transversale de la feuille. On voit que la majeure partie des vertèbres, c'est-à-dire des nervures, formée par du tissu mécanique : fibres au pourtour du liber du faisceau et autour des initiales du bois, collenchyme réunissant les deux faces du faisceau à l'épiderme. Parfois, ce collenchyme est remplacé par du parenchyme dont la turgescence donne la rigidité nécessaire. Enfin, souvent (Monocotylédonées), les faisceaux sont unis aux deux épidermes par des bandes de fibres. Quant à la marge, elle est construite de telle sorte qu'elle offre au vent et, par conséquent, à toute cause déchirante, une grande résistance.

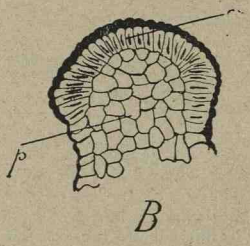


Fig 372. — Section transversale de la marge du *Montbretia crocosmiœflora* (Iridée); *ep*, épiderme à cellules épaissies ; *p*, parenchyme.

A ce propos, il est intéressant de constater que, dans une famille aussi naturelle que les Iridées, la marge résiste grâce à des appareils très différents. Ainsi, chez les *Iris*, la marge est tranchante. Sous l'épiderme, un cordon de fibres cellulosiques donne la résistance *(fig. 371)*.

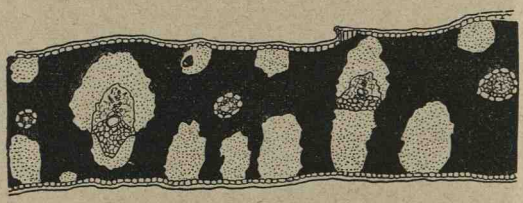


Fig. 373. — Section transversale dans la feuille du *Chamœrops humilis*. On a représenté, en noir le parenchyme; en gris, les cordons fibreux.

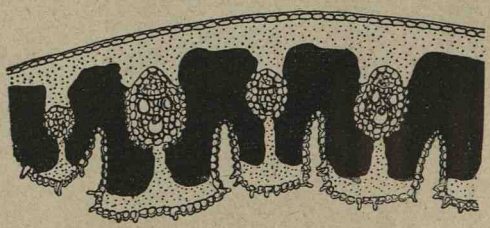


Fig. 374. — Section transversale dans la feuille de l'*Ampelodesmos tenax;* les fibres constituent un système de T dont le centre est occupé par les faisceaux.

Chez les *Gladiolus*, cet effet mécanique est obtenu grâce à la présence d'un faisceau marginal, flanqué de fibres, qui le réunissent à l'épiderme. Dans le genre *Montbretia*, c'est l'épiderme qui prend cette fonction. D'ailleurs, ici, la marge s'est élargie en un cordon *(fig. 372)*. On conçoit

que ces dispositions, qui donnent à la marge sa ténacité, soient également propres à diminuer la dessiccation de cette région particulièrement exposée. Le bord, légèrement enroulé, de beaucoup de feuilles, peut effectuer une résistance analogue.

Structure des pétioles.

La structure du pétiole est, dans une certaine mesure, celle d'une tige, ou tout au moins s'en rapproche beaucoup. En section transversale, il se présente en demi-cercle ou en un cercle presque parfait. Les nervures 1-3-∞ sont également disposées en demi-cercle; les tissus qui réunissent les faisceaux à l'épiderme sont généralement collenchymateux, ou fibreux, ou scléreux. Dans les pétioles plus gros, à la structure secondaire, il se forme un bois en forme de croissant, qui tend à se fermer vers le haut. Parfois, cette courbure s'accentue, les bords du bois s'infléchissent puis se réunissent. Il en résulte un anneau régulier ou parfois enfermant des

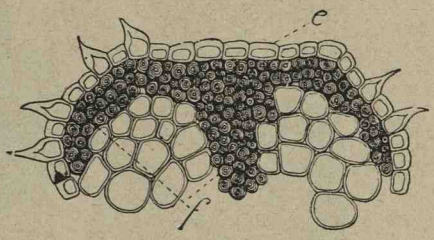


Fig. 375. — Contrefort fibreux *f*, dans la feuille d'un *Festuca*.

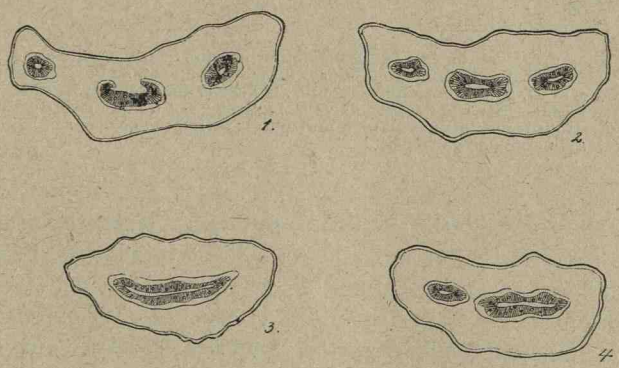


Fig. 376. — Sections dans le pétiole d'un *Salix*. *1*, à la base, deux des faisceaux se sont fermés en une boucle; *2*, vers le milieu, tous les faisceaux sont annulaires; *3*, il y a réunion des trois faisceaux annulaires en un seul; *4*, de ce faisceau annulaire part une branche qui va fonctionner comme nervure secondaire du limbe.

faisceaux qui paraissent médullaires, mais qui ne sont que les marges prolongées du croissant ligneux de la base du pétiole. De cette manière

naissent des complications bizarres, pour la compréhension desquelles il faut la lecture de toute la course des faisceaux dans le pétiole. On remarque qu'en général, chez les pétioles qui fonctionnent comme barre, suspendant ou soutenant le limbe, ainsi qu'une hampe soutient un drapeau, la disposition du bois est telle que les différentes régions du pétiole réalisent le mieux leurs fonctions de support, solide et flexible à la fois.

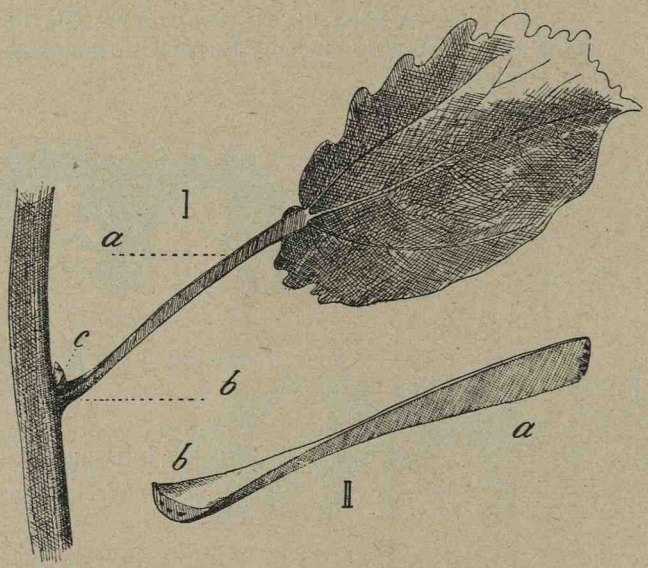


Fig. 377. — *I*, branche du *Populus Tremula* portant une feuille mobile sur son pétiole *a*; à l'aisselle du pétiole élargi horizontalement à sa base, le bourgeon *c*. — *II*, pétiole de la même feuille, la base *b*, dont on voit la section transversale avec trois faisceaux va s'aplatissant en un plan vertical *a*, susceptible de flexion dans un plan horizontal ; le limbe repose sur la haute section du sommet de ce pétiole.

Ainsi, au point d'attache à la tige, le pétiole est élargi et souvent fortement grossi; de cette façon, la feuille est solidement attachée. Puis, dans *P. Tremula*, qui est un bel exemple de cette disposition, de cette coïncidence remarquable entre la structure et la fonction supposée, le pétiole s'aplatit latéralement mais gagne en hauteur. Les faisceaux y sont maintenant superposés. Ceci donne au pétiole une grande flexibilité dans le sens latéral comme celle d'une lame de couteau qu'on peut courber latéralement mais qu'il est difficile de déformer longitudinalement. On sait, en effet, que la résistance d'une barre horizontale est fonction de la hauteur de la section du matériel résistant et non pas de la masse *(fig. 377)*.

Il ne faut pas oublier que ces dispositions ne sont réalisées que dans les feuilles grandes ou qui sont sollicitées par des actions mécaniques

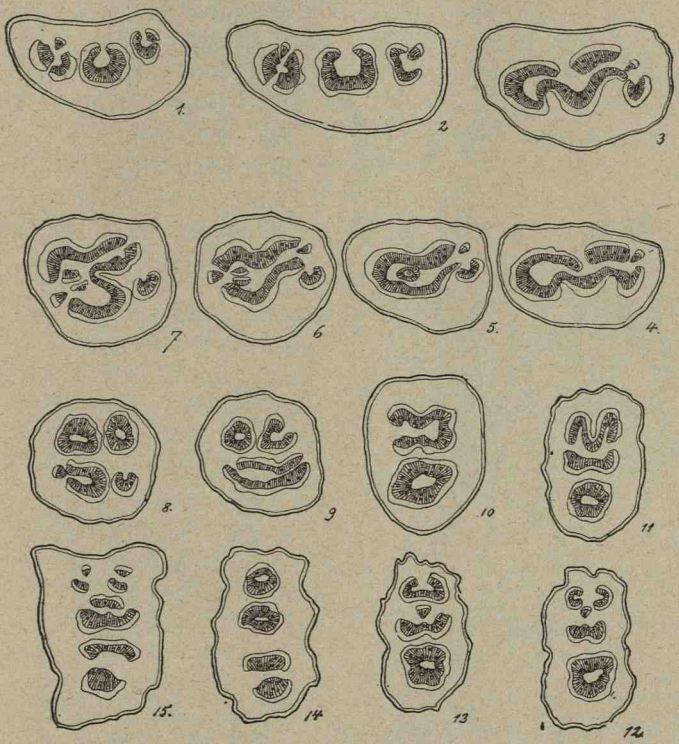


Fig. 378. — Id. Sections transversales successives dans le pétiole. On remarque par quelles modifications passent les trois faisceaux basilaires jusqu'à la région aplatie latéralement, où il y a superposition des faisceaux plus ou moins annulaires.

tendant à les déchirer. En général, chez les plantes basses, herbacées, la turgescence et les collenchymes suffisent pour donner la résistance nécessaire.

La feuille comme appareil d'assimilation.

La feuille est, en première ligne, un appareil d'assimilation. Or, nous savons que cette fonction dépend essentiellement de la lumière, et de la pénétration des gaz. On conçoit dès lors que les appareils d'assimilation, dans toutes les séries systématiques, soient disposés en lames.

Chez les grandes Algues brunes, qui sont parenchymateuses mais dans les tissus desquels il n'y a pas de différenciation bien avancée, on voit le thalle se spécialiser en support et en lames qui ressemblent aux feuilles des plantes supérieures *(fig. 201)*. Chez les Siphonées *(fig. 379)*, plantes non cloisonnées, c'est-à-dire acellulaires, à thalle continu comme un boyau et plurinucléées, on trouve sur les boyaux qui fonctionnent comme rhizomes des appendices en forme de feuilles *(Caulerpa prolifera)*; alors dans ces expansions foliacées il se développe des trabécules cellulosiques qui empêchent la collabescescence du thalle siphoné continu. Ou bien des ramifications de filaments siphonés c'est-à-dire continus et non cloisonnés se groupent de manière à simuler une

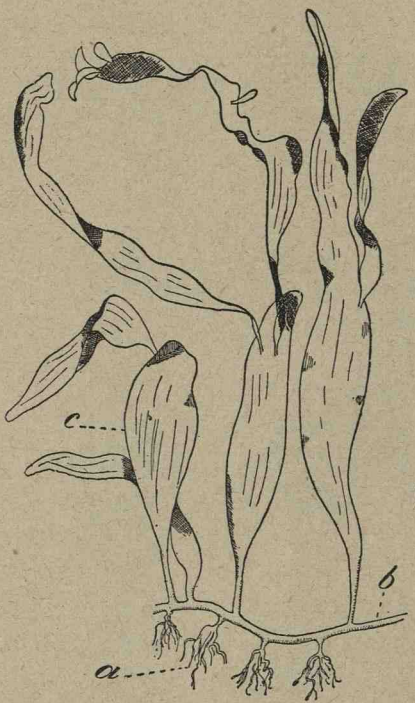


Fig 379. — Caulerpa prolifera. Algue verte siphonée (Majorque) ; *a*, rhizoïdes ; *b*, rhizome ; *c*, feuilles bourgeonnantes.



Fig. 380. — Delesseria sinuosa. Algue rouge constituée tout entière par des filaments (voir *fig. 63*) qui se sont associés en un plan foliacé ou en un cylindre fonctionnant comme tige.



Fig. 381. — Thalle, c'est-à-dire appareil végétatif foliacé d'un Lichen, le *Cetraria islandica*.

feuille *(Udotea, Anadyonema)*. Chez les Algues rouges, le filament pluricellulaire se ramifie de manière à disposer l'ensemble de ses branches en un plan, telles les barbes d'une plume, le tout étant réuni, maintenu adhérent par l'immersion de ce système de filaments dans une gelée solide *(Delesseria)*. Enfin, chez les Lichens, qui sont des espèces de champignons emprisonnant des Algues vertes avec lesquelles ils vivent en symbiose, le thalle tout entier, formé de filaments, tend à se disposer en appareil foliacé et simule parfois une plante feuillée supérieure; les cellules vertes (Algues) y sont disposées sous la surface tournée vers la lumière comme dans de vraies feuilles *(fig. 381)*.

C'est donc une structure imposée par les circonstances, que la disposition bilatérale telle qu'on l'observe dans les feuilles et les organes foliacés en général, puisqu'elle apparaît avec les mêmes caractères morphologiques dans des groupes qui la réalisent par des procédés excessivement différents. Il faut nécessairement en conclure que la raison d'être de ces apparences ne réside pas dans leur mode de développement mais bien plutôt dans un compromis entre des actions ambiantes et un matériel élémentaire donné : cellules, siphons, tubes continus, filaments, associations.

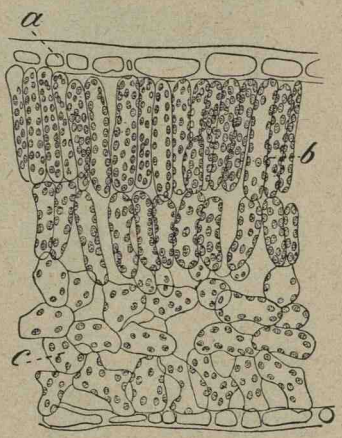


Fig. 382. — Section transversale dans le limbe du *Fagus silvatica*; *a*, épiderme supérieur; *b*, palissades; *c*, parenchyme lacuneux.

Cette bilatéralité, qui est déjà très évidente lorsqu'on compare, à l'œil nu, la face supérieure à la face inférieure d'une feuille, s'impose encore plus à l'attention lorsqu'on étudie, au microscope, l'anatomie de cet organe.

Prenons comme exemple une feuille de *Fagus sylvatica (fig. 382)*. Sous l'épiderme supérieur, on trouve une assise de cellules cylindriques étroites, allongées perpendiculairement à la surface du limbe et qui, par leur arrangement régulier, ont reçu le nom de *cellules palissadiques*. Ce sont des cellules dont le sac protoplasmique est garni de chloroplastides lenticulaires arrangés régulièrement contre la couche périplasmique. En section transversale, on remarque d'étroits méats entre ces cylindres. Au-dessous, on voit un parenchyme lacuneux, moins riche en chlorophylle, et dont les cellules sous-palissadiques vont appliquer leurs ramifications élargies contre l'extrémité des palissades tandis que d'autres convergent vers les faisceaux. A mesure que le parenchyme lacuneux

s'approche des faisceaux, il devient plus compact. Il forme souvent, autour de ces derniers, une gaine continue qui les isole. Nous retrouvons donc

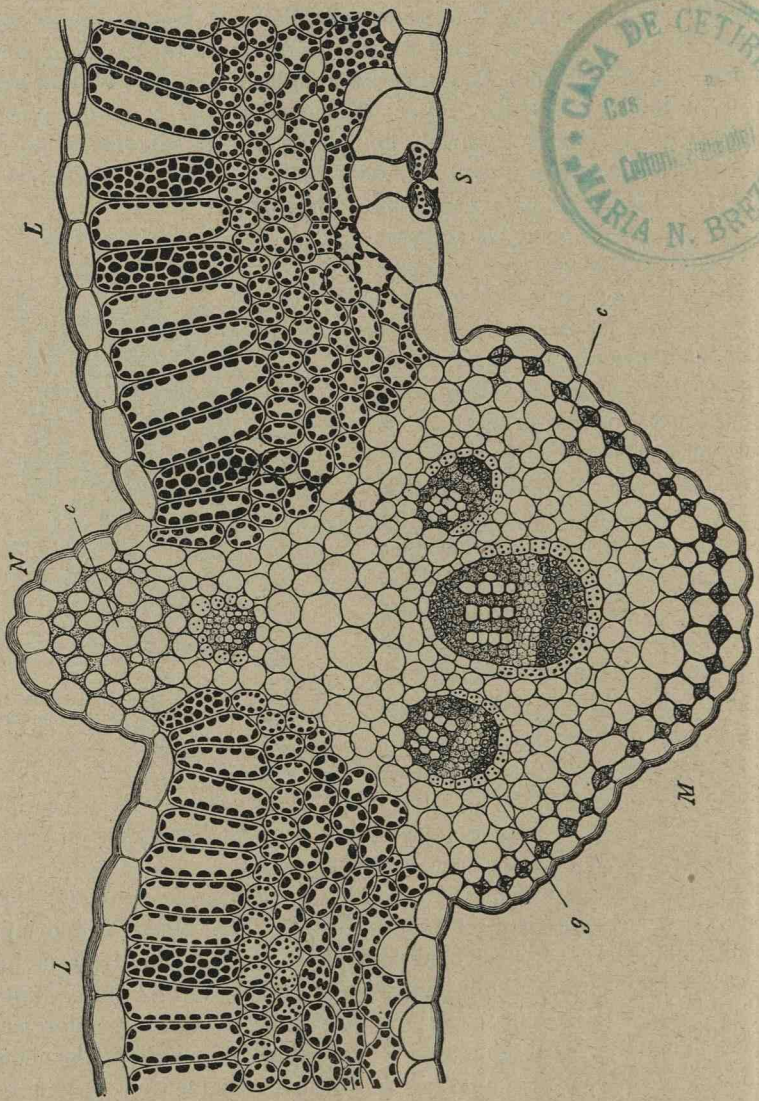


Fig. 383. — Section transversale dans la feuille schématisée d'une Dicotylédonée. *L*, épiderme supérieur; *N*, nervure du côté dorsal remplie par du collenchyme; au-dessous un petit faisceau puis un tissu incolore aquifère, trois faisceaux entourés d'une gaine dont on voit les grains d'amidon; *C*, collenchyme inférieur; au-dessous de l'épiderme supérieur les palissades avec les chloroplastides de profil ou de face, puis le mésophylle lacuneux; *s*, stomate. (D'après SACHS.)

ici ce principe que les éléments conducteurs sont soustraits à l'accès direct de l'air; puis, le parenchyme lacuneux se continue jusqu'à l'épiderme inférieur *(fig. 383, 384)*.

Quant aux faisceaux, ils comprennent bois et liber, séparés, chez les Dicotylédonées, par une assise génératrice qui sert à les épaissir. Ces

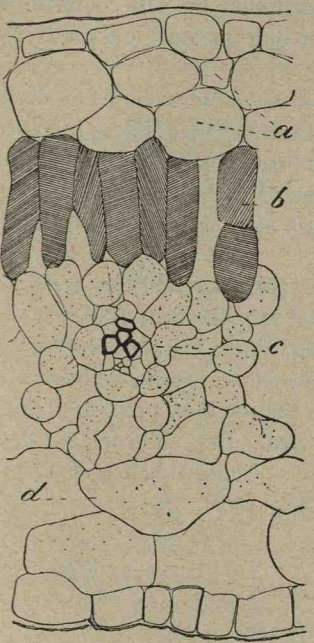


Fig. 384. — Section transversale dans le limbe d'un *Piper* sp.; *a*, hypoderme aquifère au-dessous de l'épiderme supérieur; *b*, cellules palissadiques; *c*, parenchyme lacuneux plus compact vers le faisceau autour duquel il forme une gaine compacte; *d*, parenchyme lacuneux aquifère

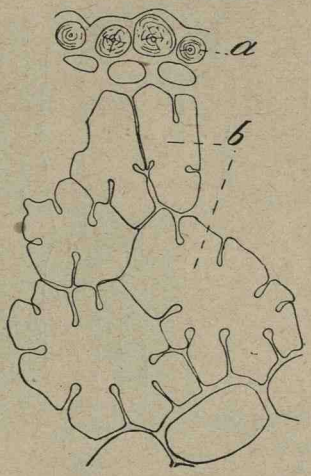


Fig. 385. — Portion de la section transversale de *Pinus; a*, épiderme scléreux qui forme autour de la feuille un manteau protecteur, puis un hypoderme aquifère; *b*, cellules lobées, ramifiées chlorophyllées.

deux cordons libériens et ligneux associés forment d'ordinaire, en section transversale, une figure en éventail; les initiales du bois, les tra-

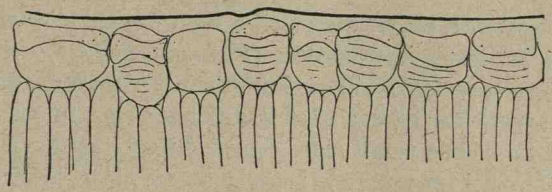


Fig. 386. — *Rosa centifolia;* épiderme gélifié; on a représenté la gélification disposée en couches superposées.

chées, sont, vers la pointe, tournées vers la face supérieure; des cellules étroitement unies entourent ces faisceaux (péricycle partiel, endoderme

partiel), constituant à la fois une gaine isolante vis-à-vis de l'air et un fourreau de cellules aquifères qui pourront servir de réservoir. On ne saurait donner, en peu de lignes, une description un peu complète des variations de structure de la feuille. J'en cite quelques-unes des plus saillantes.

Le parenchyme palissadique est généralement interrompu au-dessus des grosses nervures. On trouve, ici ,soit des cellules aquifères incolores, soit du collenchyme, soit des fibres, tous ces éléments ayant, pour des raisons diverses, un effet mécanique *(fig. 368, 383)*.

Il y a, parfois, plusieurs assises de palissades *(fig. 382)*. D'autres fois *(Bambusa, Pinus)*, les palissades sont remplacées par de grosses cellules ramifiées qui simulent, au premier abord, le tissu normal. Les chloroplastes lenticulaires sont disposés le long des parois repliées *(fig. 385)*.

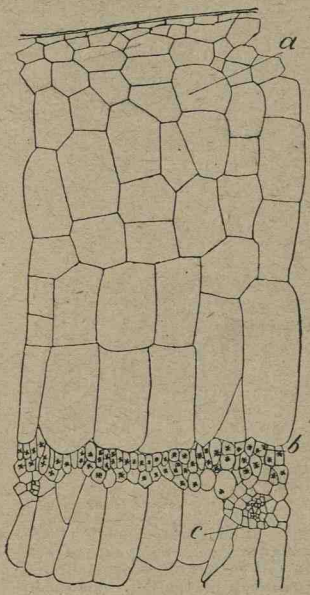


Fig. 387. — Section transversale dans la feuille d'un *Peperomia*, plante épiphyte; *a*, épiderme plurisérié réservoir d'eau; *b*, chlorenchyme contenant des oursins d'oxalate de calcium; *c*, petit faisceau.

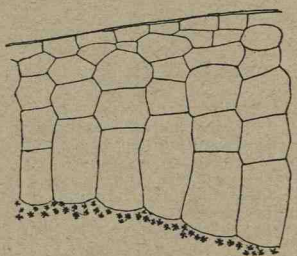


Fig. 388. — *Id.* Section plus près du bord montrant le tissu aquifère épidermique moins développé.

Cette disposition est remplacée chez beaucoup de Dicotylédonées par des cellules palissadiques ramifiées *(Pæonia tenuifolia)*.

L'épiderme supérieur et parfois l'inférieur peuvent être gélifiés, c'est-à-dire que la péricline interne s'est transformée en une gelée qui gonfle avec l'eau. La cellule paraît alors comme divisée par une cloison transversale. L'alcool contracte cette gelée et on reconnaît la structure striée lamellaire de cette couche *(fig. 386)*.

Chez beaucoup de plantes héliophiles, il y a, au-dessous de l'épiderme, une seconde assise des cellules incolores, l'hypoderme *(fig. 385)*, qui fonctionne comme réservoir d'eau et comme écran. Chez certaines

plantes épiphytes, comme les Pipéracées, la zone aquifère supérieure du limbe comprend jusqu'à la moitié de son épaisseur. Ce réservoir est particulièrement efficace chez des plantes qui sont, comme on le sait, particulièrement exposées à la sécheresse *(fig. 387, 388)*.

En outre, on trouve dans le parenchyme des feuilles des Orchidées



Fig. 389. — Cylindre ligneux de deutéroxylème d'une Dicotylédonée, dont on voit la section interrompue par de larges rayons médullaires au travers desquels se dirigent les traces foliaires; sur le pourtour du cylindre on voit (en noir) les rayons médullaires secondaires ordinaires, étroits, et les rayons dilatés au travers desquels passent les faisceaux qui se dirigent dans la feuille.
(Schématisé d'après JEFFREY.)

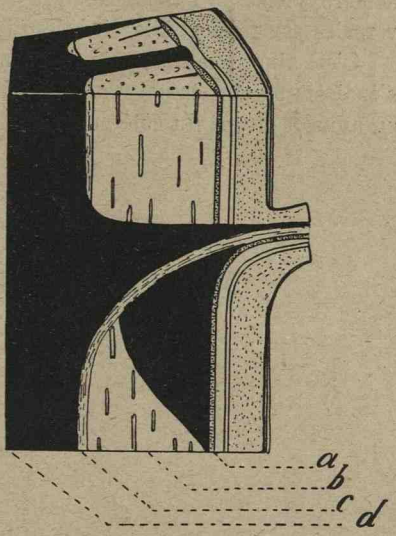


Fig. 390. — Portion de tige de Dicotylédonée schématisée pour montrer l'origine et la course de la trace foliaire dans la période secondaire. *a*, leptome; *b*, deutéroxylème; *c*, protoxylème; *d*, moelle. En haut sur la section les mêmes régions, au-dessus du phloème, le péricycle surmonté de paquets de fibres, puis l'écorce (pointillé) et l'épiderme.

épiphytes d'abondantes hydrocytes dont le rôle, comme réservoir d'eau, est tout aussi évident.

Il convient maintenant de montrer comment, dans une tige plus avancée, à la période secondaire, le raccordement du système vasculaire de la feuille, ou des branches, se fait à travers l'anneau ligneux et libérien.

Le départ de la trace, on l'a vu, se fait de bonne heure à partir des

cordons primaires. Il serait donc inexact de décrire ces raccordements comme s'ils s'étaient établis tardivement. C'est seulement leur différenciation qui est progressive *(fig. 390)*.

Quoi qu'il en soit, à la période secondaire, le deutéroxylème que nous avons décrit pour des raisons pédagogiques et de simplicité comme un cylindre ligneux se trouve interrompu par des bandes ou des lentilles de parenchyme, rayons médullaires dilatés à cet endroit pour ménager le passage des traces foliaires qui cheminent au travers de l'anneau de deutéroxylème en s'incurvant peu à peu pour devenir finalement transversales par rapport à la direction de structure de la tige.

C'est ainsi que, flanquée de parenchyme, la trace pourra à son tour s'épaissir par un cambium et constituer un deutéroxylème annulaire ou en anneau ouvert du côté supérieur *(fig. 389, 390)*.

III

PHYSIOLOGIE SPÉCIALE

CHAPITRE VI

FONCTIONS DE CIRCULATION ET D'ÉLABORATION

Transpiration.

Les végétaux qui ont été décrits contiennent, dans leurs divers organes, des quantités variables d'eau; on conçoit que les parties parenchymateuses soient plus riches en eau que celles où abondent les sclérocytes et les hadrocytes. Voici quelques chiffres : *Solanum tuberosum* (pomme de terre), eau 70 %, matière sèche 30 % (plante totale); *Beta vulgaris* (racine), eau 81 %; *Polygonum*, eau 85 %; *Trifolium incarnatum*, 86 %; *Ulex europæus*, 52,67 %.

Sous l'influence des agents extérieurs et, en particulier, de la chaleur et de la lumière, l'eau contenue dans le végétal tend à diminuer par évaporation et par transpiration. Or, depuis longtemps, les physiologistes ont senti la nécessité de faire une distinction nette entre le phénomène strictement physique de l'évaporation et celui plutôt physiologique de la transpiration.

On sait que la quantité d'eau évaporée, dans un temps donné, dépend des facteurs suivants : 1° cette quantité est proportionnelle à la surface libre; 2° elle dépend de la température; 3° l'évaporation est fonction de la saturation hygroscopique de l'air; 4° elle dépend de la quantité et de la nature des corps dissous.

Chez les Crassulacées la transpiration est d'autant plus faible que l'organe contient plus d'acide malique, jusqu'à un certain maximum.

Le rapport de la transpiration de l'*Hordeum sativum* (orge) dans un air saturé d'humidité à celle qui se fait dans un air desséché a été le suivant : deux plantes, *a* et *b*, dont la transpiration, dans les mêmes conditions, se rapporte comme 100 : 116, sont mises l'une, *a*, dans un air sec, l'autre, *b*, dans l'air humide, le résultat donne 100 : 71 ou 100 : 58.

Dans un air complètement saturé, les plantes transpirent encore un peu en raison de l'énergie produite par la respiration.

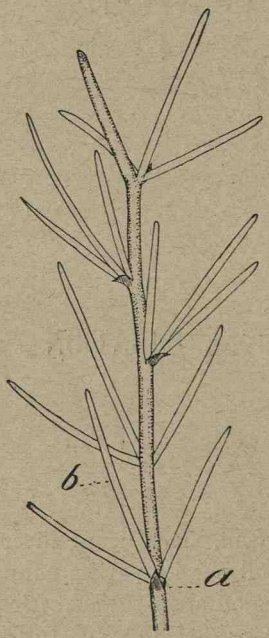


Fig. 391. — Asparagus officinalis. Extrémité d'une pousse ; *a*, feuille rudimentaire ; *b*, cladodes c'est-à-dire rameaux qui fonctionnent comme feuilles.

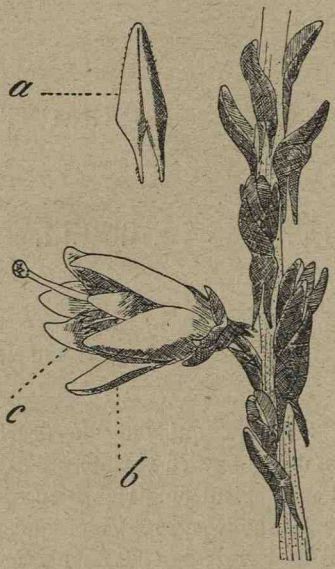


Fig. 392. — Calluna vulgaris, rameau feuille et fleur ; les feuilles épipeltées sont érigées, imbriquées et munies de deux processus basilaires.

Nous avons dit que l'évaporation d'une surface libre est proportionnelle à la surface. Or, il est évident que, toutes choses égales d'ailleurs, il doive en être de même en ce qui concerne le végétal. Aussi voit-on les plantes des sous-bois porter de grandes feuilles, tandis que celles des lieux ensoleillés appartenant aux mêmes genres les ont plus petites, moins étalées (*Galium sylvaticum* des bois, *Galium verum* des lieux découverts, *Allium ursinum* des haies, *Allium sphærocephalum*, etc.

des rochers) ; les plantes des déserts et des landes ont également les feuilles petites, souvent imbriquées. Ces dernières ne se développent pas sur les rameaux épineux ou les tiges charnues (plantes aphylles). Un exemple bien typique de réduction foliaire nous est fourni par l'*Asparagus officinalis (fig. 391)* ; dans cette plante des sables chauds les feuilles restent rudimentaires tandis que des rameaux filiformes ordinairement disposés par trois prennent la fonction d'appareil d'assimilation. On remarque ainsi une concordance étroite entre la surface de transpiration des plantes et leur habitat *(fig. 392, 393)*.

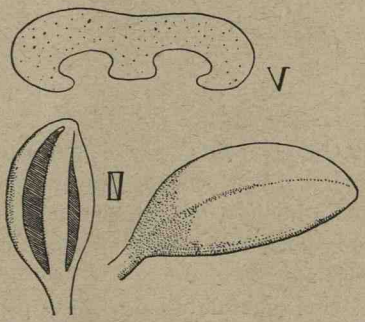


Fig. 393. — *Loiseleuria procumbens*. *IV*, feuille vue du côté supérieur et du côté inférieur où elle possède deux sillons stomatifères ; *V*, section transversale de cette feuille des landes alpines et arctiques.

En outre, les feuilles d'un même végétal, au soleil, sont plus épaisses qu'à l'ombre et leurs tissus plus denses. Parfois, les feuilles des lieux secs sont enroulées en gouttières.

Chez les Graminées xérophytes la feuille présente, du côté supérieur, des sillons nombreux, au fond desquels sont des cellules charnières (cellules bulliformes) qui, en se contractant, provoquent l'enroulement de la feuille. Cet enroulement est facilité par l'existence, sous l'épiderme inférieur, d'un manteau de fibres qui, n'étant pas contractile, est forcé de s'enrouler lorsque le côté supérieur se contracte *(fig. 394* et *374) (Festuca, Ampelodesmos*, etc.).

Ce serait cependant faire de la mauvaise physiologie que de juger de la capacité de transpiration par l'examen de la structure morphologique ou anatomique d'une feuille. Dans l'écologie moderne, on fait des mesures exactes, quantitatives. L'utilité des xéromorphoses n'est pas toujours évidente.

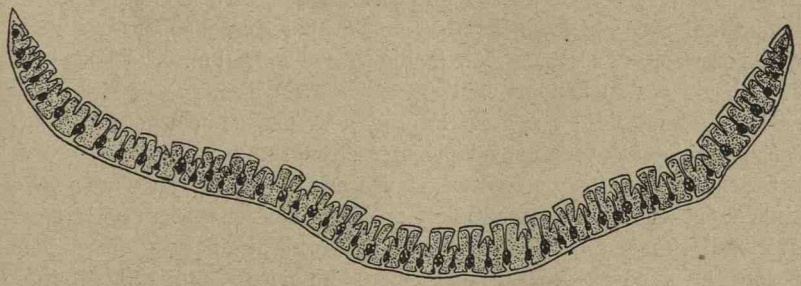


Fig. 394. — Section transversale dans la feuille de l'*Ampelodesmos* sp. ; on voit du côté supérieur les sillons au fond desquels sont les cellules bulliformes.

L'influence de la température est, cela va de soi, extrêmement importante. La perte d'eau commence déjà à des températures basses :

	— 10,7°	= 0,02 %
	— 6,2°	= 0,09 %
Taxus	— 5,2°	= 0,13 %
branche feuillée	— 2°	= 0,29 %
	+ 1°	= 0,67 %
	+ 12°	= 0,95 %

(Burgerstein.)

On comprend, par conséquent, que les plantes feuillées puissent perdre, même pendant l'hiver, des quantités appréciables d'eau.

La lumière, qui est, par elle-même, sans action notable sur l'évaporation, joue, dans ce phénomène de la transpiration, un rôle considérable :

Une plantule de *Zea Mays* (Maïs) pendant une heure à la température de 24-25° perd en eau :

Obscurité	Lumière du gaz = 6 bougies	Lumière diffuse	Soleil
17 mgr.	23 mgr.	66 mgr.	192 mgr.

(Wiesner.)

Tout d'abord, remarquons que la lumière règle l'ouverture ou l'occlusion des stomates (v. p. 315). Le mécanisme de l'appareil stomatique a été étudié plus haut; on a vu que les variations de forme des cellules de bordure, qui amènent l'ouverture ou la fermeture, dépendent de la turgescence. Or, l'expérience démontre que, dans la lumière, les stomates sont ouverts, et fermés dans l'obscurité.

Chez les plantes de lumière, les cellules de bordure du stomate sont chlorophyllées, alors que les cellules annexes et les autres cellules de l'épiderme sont incolores ou au moins dépourvues de chlorophylle.

Si donc l'ouverture des stomates marche de pair avec une augmentation de la turgescence, on conçoit aisément que, dans une atmosphère humide, qui diminue le phénomène de l'évaporation, l'appareil stomatique s'ouvre et, par conséquent, facilite la transpiration. Au contraire, dans un air sec, si l'apport de l'eau au stomate n'est pas suffisant ce dernier se ferme. Il y a donc là une heureuse coïncidence pour le végétal, qui se trouve ainsi adapté aux circonstances.

Cependant, cette coïncidence n'est pas aussi absolue que l'on pourrait le supposer; il est beaucoup de plantes qui conservent leurs stomates ouverts, alors même qu'elles ont perdu beaucoup d'eau par évaporation. Ce sont, en général, des plantes de lieux humides *(Menyanthes trifoliata)* ou d'ombre *(Osmunda regalis)*.

On peut, par une méthode élégante, déterminer l'état d'ouverture ou de fermeture des stomates, en se servant du papier de cobalt (papier à filtrer imbibé de chlorure de cobalt (3-5 %) et desséché). Ce papier est, à l'état sec, d'un beau bleu et rougit à l'humidité. Pour vérifier si les stomates sont ouverts ou fermés, on dépose un peu de ce papier sur l'objet à examiner, puis on recouvre le tout d'une plaque de verre qui élimine l'effet de l'humidité ambiante. Or, dans ces conditions, on remarque qu'à la lumière les stomates s'ouvrent et laissent passer la vapeur d'eau qui rougit le papier de cobalt.

On peut aussi s'en assurer au moyen de liquides qui, pénétrant par les stomates ouverts, se répandent dans les intercellulaires et en chassant l'air produisent une tache transparente (alcool, xylol).

On s'est aussi beaucoup servi pour démontrer la transpiration d'une autre méthode qui consiste à mettre, entre deux plaques de verre, une feuille qu'on expose à la lumière; on voit alors se déposer l'eau sous forme de vapeurs qui, se condensant sur le verre, produisent un trouble révélateur. On reconnaît alors que, seules, les surfaces qui portent les stomates produisent rapidement cette rosée.

Pour expliquer la raison pour laquelle, en général, les cellules de bordure du stomate gonflent à la lumière, on a supposé que ces cellules contenant de la chlorophylle, exposées au soleil, peuvent produire des substances à pouvoir osmotique élevé qui, par conséquent, attirent l'eau, par exemple des sucres ; cette explication, cependant, ne paraît pas suffisante, car on a souvent remarqué que l'occlusion ou l'ouverture sont très rapides. La lumière doit, sans doute, agir comme catalyseur et probablement faciliter des dislocations ou des concentrations moléculaires au moyen de ferments qui élèvent ou abaissent la turgescence.

Le phénomène de l'ouverture et de la fermeture des stomates dépend, comme il a été dit plus haut, des variations de turgescence des cellules de bordure. Lorsque la turgescence augmente, il y a gonflement et le stomate s'ouvre. C'est, ordinairement, parce que la dilatation des cellules actives ne peut se faire que perpendiculairement à la surface de l'organe, parce que, tantôt il n'y a qu'une paroi extensible comme dans le type *Iris (fig. 346, 347)*, tantôt parce que les deux côtés extensibles sont les anticlines dorsales et ventrales. Ces dernières, à l'état de turgescence minimum, sont bombées. Par l'allongement des cellules, dans le sens perpendiculaire à la surface, ce ventre s'aplatit et la fente s'élargit *(fig. 348)*. Il faut observer que, par l'anticline dorsale, la cellule stomatique peut prendre de l'eau à la cellule annexe, car, de ce côté, elle est ordinairement amincie. En outre, dans le cas déjà décrit des Iridées, le développement, aux deux pôles, de vésicules capables de gonflement facilite l'ouverture, car leur pression sur les portions moyennes des cellules de bordure qui encadrent la fente, les force de se

courber et, ainsi, s'élargit l'orifice. On voit bien, dans la *fig. 347 II*, qui représente une section longitudinale dans une cellule stomatique, les deux vésicules polaires *d* et le canal qui les réunit et qui correspond à l'amincissement du lumen vers les becs de la *fig. 347 I*. La *fig. 347 III* nous montre également une section longitudinale mais qui n'a pas passé par le canal médian. On remarque que ces vésicules rencontrent, du côté des cellules annexes, une résistance importante, tant en direction longitudinale qu'en direction perpendiculaire *(fig. 347 IV e)*. Il y a, sans doute, des points encore obscurs, dans la théorie du mouvement des stomates, mais ce qui a été dit p. 319 et ici, suffit pour montrer qu'il s'agit de pressions variées agissant sur des appareils à parois inégalement extensibles.

Quant aux causes qui produisent ces variations de turgescence, on sait seulement que la lumière favorise le gonflement. Serait-ce que, sous son action, le nombre des molécules augmentant, la pression osmotique s'élèverait, ce qui attirerait de l'eau dans la cellule de bordure et la dilaterait? La présence de la chlorophylle dans les cellules de bordure, alors qu'ordinairement les autres cellules en sont dépourvues, indiquerait peut-être que ce pigment joue un rôle dans le phénomène.

Dans le genre *Buxus*, l'orifice est bordé par un anneau cutinisé ellipsoïde qui forme cheminée *(fig. 353)*, de face, le contour interne dans chaque stomate ; *(fig. 352*, où l'on voit cette cheminée cutinisée comme deux arêtes couronnant les cellules de bordure). C'est un appareil qui rend plus difficile l'équilibre hygroscopique entre l'atmosphère interne et l'atmosphère externe. Chez ces plantes on remarque, en outre, que les cellules filles des cellules annexes, se glissent sous les cellules de bordure et produisent même une papille du côté de la fente, diminuant d'autant la facilité d'accès à la chambre sous-stomatique (v. *fig. 351)*.

On sait déjà, depuis longtemps, que la transpiration est, en grande partie, fonction du nombre des stomates. Sur la face inférieure de beaucoup de feuilles de Phanérogames, leur nombre va de 40 à 700 par millimètre carré. Lorsqu'ils sont très nombreux et quand ils sont ouverts, la transpiration fournit une quantité de vapeur à peine inférieure à celle d'une même surface d'eau.

Mais, en plus de la transpiration stomataire, il y a la transpiration cuticulaire, c'est-à-dire celle qui se fait à travers la paroi externe des cellules épidermiques. On conçoit qu'elle soit d'autant plus forte que cette paroi est moins épaisse.

Les plantes des lieux ombragés et humides qui ont des périclines épidermiques minces, peu de cutine, se fanent avec une grande rapidité. Dans les serres, certaines Fougères Hyménophyllacées doivent être constamment arrosées et plongées dans une atmosphère chargée d'humidité pour les maintenir turgescentes.

Chez l'*Æsculus Hippocastanum* (Marronnier) le rapport de la transpiration cuticulaire à la transpiration stomataire est comme 1 : 76, chez le *Corylus Avellana* comme 1 : 81, chez le *Pirus communis* comme 1 : 10.

La face supérieure de beaucoup de feuilles est dépourvue de stomates; chez d'autres, le nombre varie, il est ordinairement plus petit à la face supérieure. Quelques plantes aquatiques, à feuilles nageantes, n'ont de stomates qu'à la face supérieure (*Nymphæa, Hydrocharis Morsus ranæ*).

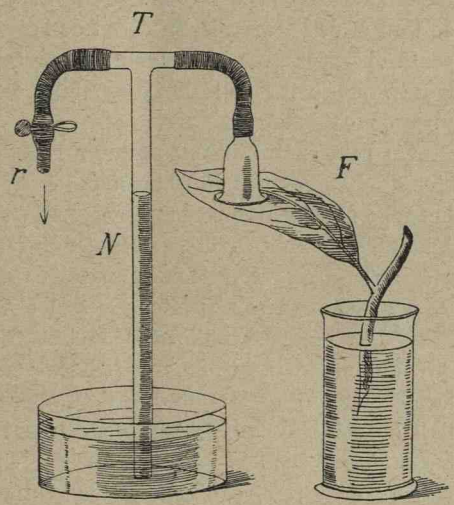


Fig. 395. — Poromètre de Darwin F. — *T* tube à deux branches en T muni de deux tuyaux en caoutchouc pour mettre en communication, par *r* avec une pompe, par l'autre avec une ventouse; *N*, niveau de l'eau aspirée par le vide fait au moyen de l'aspirateur *r*.

Pour déterminer l'influence du nombre des stomates sur la transpiration on se sert du dispositif suivant : Sur une feuille encore adhérente au tronc (car on a remarqué que les feuilles détachées transpirent autrement que les feuilles encore attachées) on dispose l'une au-dessus de l'autre et, seulement séparées par le limbe, deux petites cloches dans lesquelles on a suspendu de petites nacelles contenant du chlorure de calcium soigneusement pesé. L'augmentation de poids des deux nacelles pendant la durée de l'expérience indique la quantité d'eau transpirée. Or, il se trouve que la face qui porte le plus de stomates est celle qui transpire le plus aussi.

	Stomates face supérieure	Stomates face inférieure	Transpiration supérieure	Transpiration inférieure
Atropa Belladonna . . .	10	55	48	60
Nicotiana rustica	15	20	57	80
Dahlia variabilis	22	30	50	100
Canna æthiopica	0	25	5	35
Tilia europæa	0	60	20	49

(GARREAU.)

Il y a donc proportionnalité relative entre le nombre des stomates et l'intensité de la transpiration; d'autres facteurs interviennent également.

On peut aussi se servir de la méthode suivante, qui consiste à prendre un lot de feuilles sensiblement égales ; la face supérieure de l'un des lots est enduite d'une couche de cire assez épaisse tandis que, dans l'autre lot, c'est la face inférieure qui est oblitérée. Connaissant le poids de l'un et de l'autre lot, au début de l'expérience, on comparera la différence observée avec les structures correspondantes. Or, ici encore, il se trouve que la transpiration cuticulaire est faible par rapport à la transpiration stomataire.

On peut indirectement mesurer l'état d'ouverture ou d'occlusion des stomates au moyen du poromètre de F. Darwin. On place sur une branche feuillée une ventouse en verre qui adhère d'une manière étanche à la surface de la feuille. (Il faut naturellement choisir des feuilles dont une seule face est munie de stomates). Cette ventouse est fixée à une tige en verre à deux ramifications et qui plonge par son long tube dans de l'eau. Par l'autre ramification on fait un vide relatif dans l'appareil, ce qui fait monter l'eau dans la tige de verre jusqu'à un niveau noté; on ferme la ramification d'aspiration. Lorsque les stomates sont ouverts l'air qui pénètre dans la feuille par la surface non recouverte par la ventouse circule par les intercellulaires et vient déboucher par les stomates situés sur l'aire circonscrite par la ventouse, ce qui fait baisser le niveau de l'eau dans le tube barométrique *(fig. 395)*.

Chez beaucoup de plantes on remarque, tantôt sur toute la feuille *(Brassica oleracea)*, tantôt sur la face inférieure de la feuille seulement (par exemple les deux lignes glauques à la face

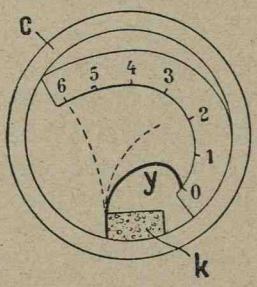


Fig. 396. — Hygromètre de Darwin F., l'aiguille est formée par une bande sèche de l'épiderme de *Yucca aloïfolia*, qui est sensible aux variations d'hygroscopicité.

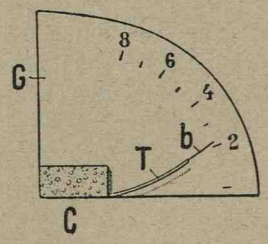


Fig. 397. — Autre hygromètre de Darwin.

inférieure des Conifères, *Abies*, etc.) un enduit de cire qui produit l'apparence pruineuse, bien connue, des prunes, des feuilles de choux, etc.

On peut s'assurer que cette pruine diminue aussi la transpiration, en l'enlevant au moyen d'un dissolvant approprié.

Brassica Napus, 1 dcm² et 1 jour :

	I	II
Avec pruine	3,6 gr.	3,03 gr.
Sans pruine	4,03 gr.	4,6 gr.

Eucalyptus globulus, en 24 heures :

Avec pruine	42,2
Sans pruine	59,7

(TSCHIRCH.)

Quant à la transpiration stomataire (il y a souvent 300-400 stomates par mm² de surface) elle provient, essentiellement, de l'évaporation de l'humidité contenue dans les membranes des cellules qui confinent aux méats du parenchyme lacuneux du mésophylle. On sait que les stomates sont, par leur chambre sous-stomatique, en communication directe avec le système aérifère du mésophylle. Grâce aux épidermes, ordinairement protecteurs, la majeure partie de la transpiration est forcée de se faire dans l'atmosphère interne de la feuille; de cette manière, ce ne sont pas seulement les cellules épidermiques qui participent à ce phénomène, mais l'ensemble des cellules du parenchyme foliaire *(fig. 382, 383)*.

Nombreuses sont les dispositions qui, chez les plantes dites xérophytes (xéromorphoses), entravent la transpiration. C'est, tout d'abord, la présence de poils sous lesquels peut s'établir une atmosphère saturée d'humidité qui s'équilibre plus difficilement vis-à-vis de l'atmosphère extérieure; parfois ces poils constituent, comme par exemple dans le cas des *Eleagnus* et des *Olea*, un système presque clos, une espèce de second épiderme, par l'étalement de leurs têtes étoilées et leur recouvrement mutuel. Souvent, aussi, les poils uni- ou pluricellulaires forment un duvet ou une toison plus ou moins épaisse (Labiées laineuses, *Leontopodium alpinum*, etc.) qui parfois, atteint la valeur d'une vraie chevelure (*Cephalocereus* et *Pilocereus*, Cactées du Mexique).

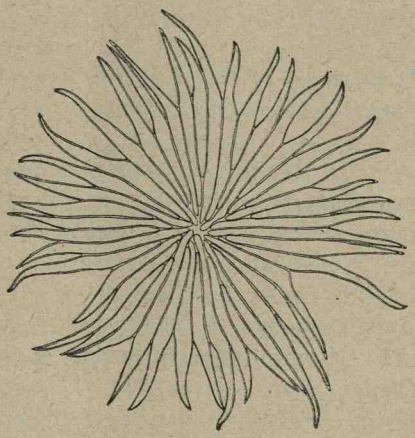


Fig. 398. — Poil en écusson d'*Eleagnus*.

Les cellules gélifiées de l'épiderme peuvent également par la gelée qui est le résultat de la transformation de la péricline interne, empêcher une trop forte transpiration. De même l'épiderme multiple des Pipéracées sert également de réservoir d'eau .

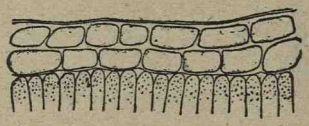


Fig. 399. — Epiderme, hypoderme et sommet des palissades dans l'*Alnus glutinosa*.

Dans l'expérience suivante, on a comparé la transpiration d'une feuille de *Stachys lanata*, poilue à l'état normal, avec celle d'une feuille dépourvue de tomentum :

Feuille avec poils, en 24 heures, 0,646 gr., sans poils, 0,915 gr. à la lumière diffuse. Au soleil, le rapport s'élève, pendant le même temps, à 1 gr. et à 2,09 gr.

L'influence de la lumière sur la transpiration ne se manifeste pas que dans son action sur l'ouverture ou la fermeture des stomates.

	Obscurité	Lumière diffuse	Soleil
Fleurs jaunes du *Spartium junceum* . .	64	69	174
Fleurs rouges du *Lilium croceum* . . .	38	59	114

On reconnaît également son action sur les plantes étiolées :

	Obscurité	Lumière diffuse	Soleil
Maïs étiolé	106	112	290

Mais cette action est particulièrement évidente chez les plantes vertes panachées :

	Feuille blanche	Feuille verte
Tradescantia zebrina (surfaces égales) . . .	28	41
Funkia ovata (surfaces égales)	51	76

Pour éliminer le facteur stomates et cependant expérimenter en conservant la surface interne efficace, on oblitère les stomates d'une feuille sans stomates à la face supérieure au moyen de l'huile de vaseline. L'oblitération réelle est vérifiée au moyen du poromètre. Alors on fait à la feuille des dilacérations qui amènent à la production d'ouvertures analogues à celles des stomates. Même alors la différence entre la transpiration en lumière et dans l'obscurité se maintient $^{132}/_{100}$ *(Prunus lauro-cerasus)*.

On a voulu voir, dans cette différence, la preuve que la chlorophylle joue un rôle éminent en transformant l'énergie lumineuse en calorique qui accélérerait la transpiration. C'est à cette portion de la fonction de transpiration qu'on a donné le nom de *chloro-vaporisation*.

Il ne faut cependant pas oublier que les organes étiolés sont dans

des conditions très différentes de celles des organes normaux; dans les feuilles panachées, les portions décolorées ont une autre structure (v. *fig. 400, 401*) que les régions vertes. En outre, il est certain que, dans ces portions albicantes, les substances assimilées sont moins mobiles. Il faudrait tenir compte de tous ces facteurs dans une théorie perfectionnée de la chloro-vaporisation.

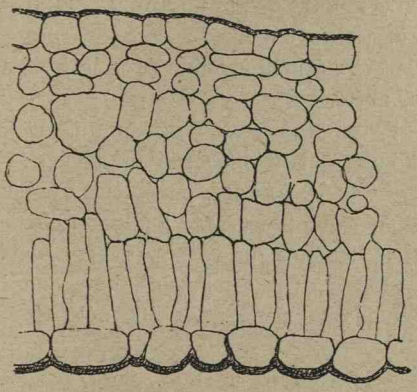


Fig. 400. — Section transversale dans le limbe d'une feuille de *Vitis* panachée (zone verte).

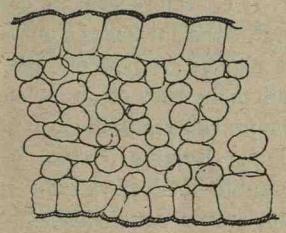


Fig. 401. — Section transversale dans le limbe d'une feuille de *Vitis* chlorotique (zone incolore). (D'après RODRIGUE.)

Néanmoins, il ressort des meilleures expériences qu'il y a bien coïncidence entre l'action de la lumière sur la transpiration des plantes vertes et l'absorption de la lumière par la chlorophylle. Mais, dans ce phénomène, les rayons bleus paraissent les plus actifs.

Rouge	Jaune	Bleu
100	48	144

(WOLLNY.)

On peut donc bien parler d'une chloro-vaporisation.

L'influence de l'agitation de l'air sur la transpiration est importante; sous l'influence du vent, ou d'une autre action mécanique, les plantes perdent, en général, de deux à trois fois plus d'eau que dans une atmosphère tranquille. Cependant, très souvent, les stomates se ferment dans l'air agité.

Dans les études sur la transpiration des cellules vivantes, il y a lieu de ne pas oublier les règles suivantes : la tension de vapeur se rapporte à des systèmes libres. Si donc la force osmotique s'applique d'une manière complète à distendre les membranes son effet sur la tension de vapeur est nul et cette dernière est égale à celle de l'eau pure. De même la tension de vapeur de la membrane mouillée saturée d'eau est égale à celle de l'eau pure. Si la cellule est transportée dans une atmosphère non saturée de vapeur d'eau, elle perd de l'eau jusqu'à ce que la tension de vapeur de la membrane soit devenue égale à celle de l'atmos-

phère. Pour que l'action retardatrice des substances à effet osmotique se fasse sentir il faut donc qu'il y ait détente de la membrane et que l'organe commence à se faner.

On a calculé qu'à une pression osmotique de 100 atm. la tension de vapeur est diminuée du 7,2 %. Ceci démontre que la nature des solutions ne joue pas un grand rôle dans ce phénomène.

Des recherches récentes semblent aussi indiquer que dans la lumière la perméabilité des membranes est augmentée.

Il est intéressant de connaître la quantité totale d'eau qu'un végétal peut, dans un temps donné, abandonner à l'atmosphère. Quand il s'agit de plantes en pot, on peut se servir de la balance, en évitant l'évaporation du vase et de la terre, soit en mettant un vase analogue comme compensateur, soit en recouvrant la surface du vase par une double plaque isolante (verre, ébonite, plomb). On remarque alors que la quantité totale d'eau que perd une plante, pendant la journée, atteint une valeur considérable.

Ainsi une plante d'*Helianthus* (Tournesol), de 1 m., perd, pendant une journée, 600 gr., un chou 700 gr., une plante de maïs 300 gr., un arbre, tel qu'un *Betula* (Bouleau), perd de 70 à 80 litres d'eau, un *Tilia* (Tilleul) évapore plus de 200 kilos par jour. Un hectare de *Fagus sylvativa* (Hêtre) absorbe chaque jour de 25.000 à 30.000 kilogrammes d'eau correspondant à une hauteur de pluie de 75-100 cm. par an. D'après d'autres calculs, cette transpiration correspondrait à 45 cm. d'eau par an. Cela dépend évidemment de la masse des feuilles.

Pour les céréales, la chute d'eau nécessaire pour couvrir la perte de transpiration serait :

Avena (Avoine)	22 cm.
Hordeum (Orge)	12 »
Triticum (Blé)	12 »
Secale (Seigle)	8 »

Chacun sait que les plantes qui transpirent, si elles ne reçoivent de l'eau, se fanent. Quelques physiologistes considèrent la transpiration comme un accident plus ou moins inévitable et contre lequel les plantes ont des dispositions plus ou moins adéquates. Pour établir clairement le rapport qui existe entre la transpiration et la succion de l'eau on se sert du dispositif suivant : C'est un flacon, à large ouverture, dans l'orifice duquel on place un bouchon percé de deux trous destinés à recevoir la plante et un thermomètre; ce vase porte, latéralement, un tube mince, gradué, qui est rempli d'eau comme le vase dans lequel trempe la base de la plante d'expérience. On peut lire alors facilement la quan-

tité d'eau sucée par la branche pendant la transpiration; au moyen du robinet, on peut maintenir de l'eau dans le tube gradué.

Cette expérience nous fait saisir la nécessité d'une circulation de l'eau dans la plante. L'histoire de ce phénomène fait l'objet du chapitre suivant.

Circulation de l'eau dans la plante.

Connaissant le phénomène de la transpiration, on peut aborder celui de l'absorption de l'eau par la racine et la circulation de ce fluide à travers la plante.

Les racines des plantes supérieures sont des organes d'absorption; on a étudié, précédemment, leur origine et leur mode de ramification; on a également décrit leur structure primaire et secondaire. Chaque ramification est terminée par une coiffe, organe protecteur du point végétatif; au-dessus se trouve la zone d'allongement entourée, extérieurement, par une assise, dont l'origine peut varier, mais qui se comporte toujours de même. Elle porte, en effet, des poils unicellulaires, souvent nombreux, les rhizoïdes ou poils absorbants. Cette zone est appelée zone pilifère. Comme elle coïncide avec la zone d'allongement et qu'elle est constamment régénérée, les poils anciens se fanent et sont remplacés par ceux qui naissent sur les nouvelles portions des racines *(fig. 310)*.

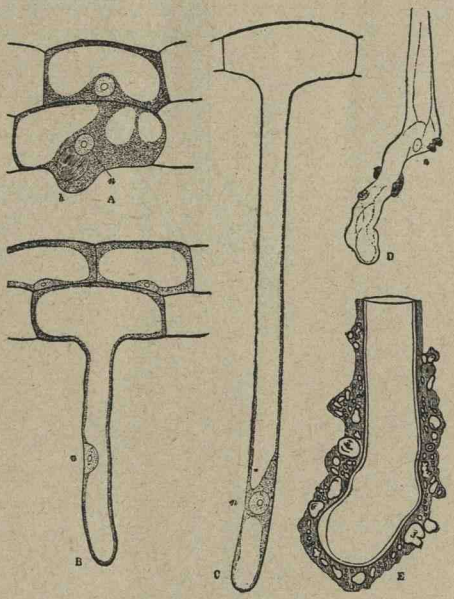


Fig. 402. — *A*, origine du poil absorbant; *B-C*, plus âgé; *D*, sommet du poil adhérent à des particules terreuses; *E*, sommet du poil venant extraire l'eau retenue par le sol très divisé. (FRANK.)

Dans une racine ramifiée, chaque rameau porte ainsi, vers son extrémité, une houppe de poils. C'est ce qui se voit bien, quand on enlève une plante d'un pot à fleur. On remarque, en outre, qu'à la région pilifère, et seulement à celle-là, la terre adhère avec ténacité, si bien qu'on ne

peut, même par le lavage, enlever complètement les particules fixées aux poils absorbants (v. *fig. 402*).

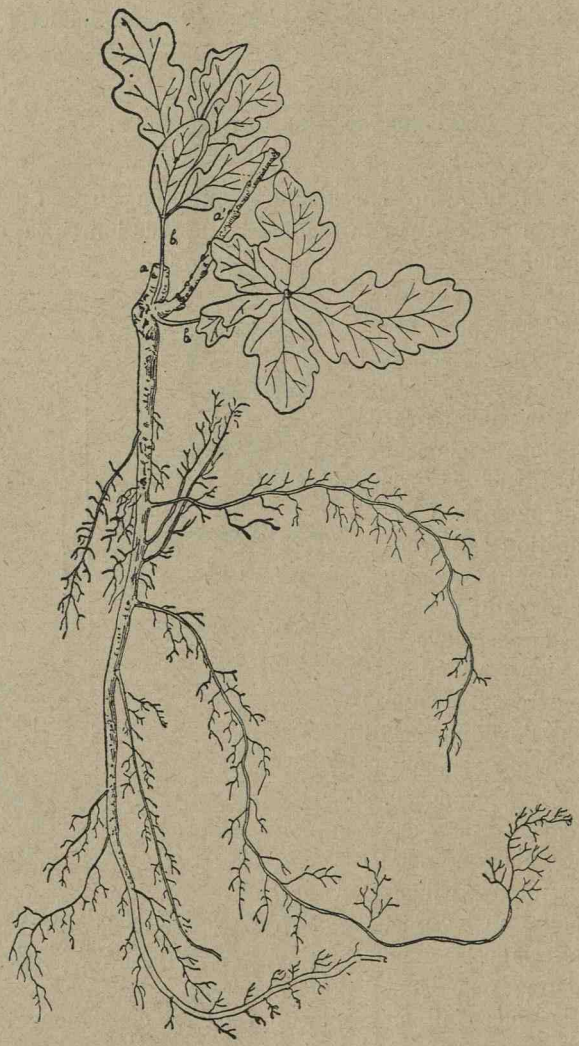


Fig. 403. — Système radiculaire d'un jeune chêne de 4 ans (qui a vécu chétivement dans un terrain sablonneux) ; *a*, tige de la deuxième année ; *a'*, troisième ; *b*, quatrième année ; au sommet de chaque ultime ramification de la racine se trouve une zone pilifère.

Des expériences élémentaires montrent que cette région pilifère sert essentiellement à l'absorption de l'eau. En effet, si on plonge une jeune

plantule, par le sommet de sa racine, dans l'eau, tandis que la région pilifère est dans l'huile, la plante transpirant, il y a dessiccation, car cette région absorbe si peu qu'elle ne peut fournir l'eau nécessaire à couvrir la dépense de transpiration. Mais, si on plonge cette plantule de manière à mettre en contact avec l'eau la zone pilifère, la quantité d'eau absorbée est suffisante pour couvrir la dépense.

Chacun de ces poils est une cellule allongée, dont l'utricule protoplasmique entoure une vacuole importante. Cette disposition, qui se rencontre chez l'immense majorité des plantes terrestres, leur permet de retirer, d'un sol qui nous paraît sec, des quantités considérables d'eau. Un sol friable contient souvent encore 30-60 % d'eau : l'eau est retenue, autour des particules terreuses, par adsorption. Chaque poil peut, par conséquent, venir arracher, à ces minuscules grains de terre, l'eau qu'ils attirent. Ces granules terreux sont réunis en plus gros grains, ceux qu'on voit se détacher les uns des autres lorsqu'on broie une motte de terre entre les doigts. Entre ces gros grains, il n'y a de l'eau que si la pluie a été très abondante, mais pendant la grande période de végétation estivale, la terre friable nous paraît composée de grains secs et isolés. Pour pénétrer dans la région des particules terreuses, où l'eau est retenue par des forces capillaires, il faut des appareils microscopiques allongés, susceptibles de se glisser et de s'appliquer contre les poussières. L'accroissement centrifuge de la racine et de ses ramifications fait apparaître, au-dessus de la zone pilifère, toujours régénérée, qui peut atteindre quelques millimètres de longueur jusqu'à quelques centimètres, une zone couverte de périderme subérifié, région peu propre à une absorption énergique d'eau. Par conséquent, de tout le système radiculaire d'un arbre, avec ses branches maîtresses, ses grosses ramifications et ses radicelles, il n'y a que les quelque centimètres situés vers l'extrémité de chacune des dernières ramifications, qui soient aptes à absorber l'eau avec énergie; de là le soin avec lequel on doit procéder pour enlever un végétal du sol pendant sa période de végétation. Il est très rare qu'une plante arrachée du

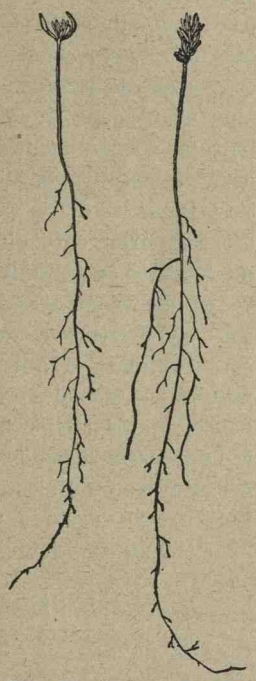


Fig. 404. — Jeunes plantules de *Fumana vulgaris*; racine ramifiée abondamment et dominant ainsi une grande surface.

sol à ce moment puisse se maintenir turgescente, quand on la transplante, car les racines ont abandonné, dans le sol, tout le chevelu pilifère et, avant que cette portion des racines soit reconstituée, la transpiration a desséché le végétal.

Ainsi que cela a déjà été dit, dans les chapitres consacrés à la physiologie générale, les cellules vivantes et, ici plus particulièrement, les poils absorbants, ont un pouvoir électif, ce qui fait qu'ils n'absorbent pas les solutions de matières minérales qu'ils trouvent dans le sol telles qu'elles se présentent.

Grâce au fait que, par leur croissance, les racines pénètrent toujours plus avant dans le sol et que, sur les ramifications qui s'allongent, naissent constamment d'autres ramifications, la plante trouve constamment de nouvelles portions du sol à sa disposition.

Comme les autres parties du végétal, les racines respirent et exhalent de l'anhydride carbonique. Cet acide peut corroder certaines substances ou faciliter la solubilisation de matières minérales.

Les solutions minérales qui sont à la disposition des racines, dans le sol, sont extrêmement diluées. Par conséquent ces matières minérales y sont ionisées, ce qui facilite, sans contredit, le passage à travers les membranes plasmiques.

La régularisation de l'absorption des substances minérales, par les racines, est un phénomène physiologique encore obscur (v. p. 108). On sait seulement que les quantités de substances minérales, absorbées avec l'eau par les végétaux, peuvent être considérables.

Un hectare planté extrait du sol les quantités suivantes (kilogr.) :

	Graminées Céréales	Leguminosæ (Légumineuses)	*Solanum tuberosum* (Pomme de terre)	*Fagus* (Hêtre)	*Abies* (Sapin)
Potasse	39,2	58,8	105,8	15,12	8,13
Chaux	13,7	58,8	35,3	98,10	69,05
Magnésie . . .	8,8	15,7	19,6	16,55	8,56
Acide phosphorique	23,5	27,4	33,3	13,54	7,77
Acide sulfurique .	4,9	9,8	15,7	3,86	2,67
Silice	105,8	9,8	7,8	63,01	53,93

Il a été dit plus haut que l'eau du sol ne tient en dissolution que des quantités minimes de substances minérales. On pourrait supposer que pour que de telles quantités puissent être accumulées rapidement, il faudrait que ces plantes soient traversées par un courant d'eau continuel dont il sera question plus loin. D'autre part, il ne faut pas attribuer à la transpiration seule l'accumulation des matières salines. La diffusion se faisant continuellement entre le sol et les cellules du végétal, elle est sans contredit *le ressort principal de l'accumulation des sels* dans la

plante. Car plus tard lorsque la plante annuelle est arrivée à la floraison et à la fructification, ces sels subissent une migration négative qui atteint jusqu'à 40 % de la totalité des cendres et que la plante restitue au sol (Avena).

Rappelons d'ailleurs l'accumulation des sels dans les plantes submergées qui évidemment prennent les sels par diffusion. La transpiration et le courant de l'eau est un moyen mais ce n'est pas le seul; il est même certain qu'il n'est pas l'essentiel.

L'énergie avec laquelle l'eau est retirée du sol au moyen des poils absorbants et par leur entremise par les cellules de l'écorce, dépend en première ligne de la valeur osmotique des cellules vivantes des racines.

Les racines des plantes semi-désertiques et désertiques ont dans leurs poils absorbants et dans leurs parenchymes une cencentration osmotique très élevée.

La succion des racines, indépendamment du facteur transpiration, peut être étudiée sur des plantes décapitées. On entend, par là, des plantes fixées au sol et dont on a coupé la tige et les appareils principaux de transpiration. On voit alors sortir de la section de cette tige une quantité d'eau (pleurs) que l'on peut mesurer; faible dans les plantes herbacées, cette eau, exprimée par la pression des racines, peut atteindre, chez la vigne, au printemps, un litre par jour, chez certains palmiers, 3 à 4 litres par jour, le bouleau, 6 litres, l'*Agave americana*, 7,5 litres et plus encore (la saignée). Pour comprendre la possibilité des pleurs de la vigne et des autres végétaux, il faut se rappeler la structure des racines. Les poils absorbants sont implantés sur une écorce formée essentiellement de phytocytes vivants, véritables réservoirs d'eau et de matières dissoutes; cette écorce turgescente confine à un endoderme dont quelques cellules ne sont pas épaissies et qui conduisent directement vers les cordons ligneux formés de tubes sans protoplasma, par conséquent sans turgescence *(fig. 210)*.

La chaîne formée par l'eau de la périphérie puisée par les rhizoïdes, en vertu de la différence de potentiel osmotique, puis par les cellules du manteau cortical, aboutit à des réservoirs, les hydrocytes et les vaisseaux ligneux, dans lesquels la tension osmotique est nulle puisqu'ils sont dépourvus de protoplasma. On peut alors imaginer que du côté de ces réservoirs la perméabilité de la membrane plasmique est moindre et que l'eau puisse filtrer dans le canal des éléments ligneux.

Le véritable mécanisme de ce phénomène n'est pas encore connu; mais on sait que l'injection des hydrocytes et des vaisseaux se fait seulement si les cellules vivantes sont en activité, c'est-à-dire ont de l'oxygène pour leur respiration ou ne sont pas insensibilisées par l'éther ou le chloroforme.

La pression des racines est particulièrement active au printemps, alors que les réserves assimilées déposées dans les tissus de cet organe sont en dissolution. L'eau exprimée dans les tubes ligneux n'est pas de l'eau pure; selon l'état des cellules actives de l'écorce, c'est une solution sucrée et minérale plus ou moins concentrée.

Ainsi chez le *Solanum tuberosum* (pomme de terre), l'*Helianthus annuus* (Grand soleil) et le *Vitis vinifera* (Vigne) les pleurs peuvent contenir de 1-3 % de matières solides dont à peu près la moitié formée de substances organiques.

Dans les plantes dont les troncs pleurent au printemps quand on les a décapités, il est évident que les cellules vivantes qui entourent le bois et qui dans le bois secondaire forment souvent un revêtement des vaisseaux, concourent également à ce phénomène. Chez certaines plantes, Palmiers, etc., il est tout aussi certain que cette pression est fournie essentiellement par les parenchymes de la partie supérieure de la tige, car on ne remarque au-dessous aucune injection pouvant donner naissance à ce phénomène. Ce sont alors des pleurs locaux comme ceux qu'on observe à la surface des nectaires.

Autrefois on utilisait ce phénomène des pleurs dans quelques pays pour obtenir un liquide fermentescible (*Betula*, Bouleau, *Acer*, Erable), actuellement sous les Tropiques on utilise toujours encore le suc des Palmiers (vin de Palmier, Arak) ou celui de l'*Agave americana* (Pulque des Mexicains) pour la préparation de liqueurs alcooliques.

La pression exercée par le suc dans le phénomène des pleurs varie beaucoup; ordinairement elle s'élève à ½-2 atmosphères; il n'y a pas de rapport nécessaire entre la quantité d'eau expulsée et la valeur de la pression. Souvent, lorsque la pression s'élève beaucoup (6-8 atm.), la quantité d'eau émise est faible.

Mais on sait depuis longtemps que chez la plupart des végétaux la pression des racines n'est grande qu'au printemps et que, pendant la grande période de transpiration, ce facteur ne saurait entrer en ligne de compte pour expliquer l'élévation de l'eau dans les grands végétaux.

On a remarqué également une influence très importante de la température sur ce phénomène. Dans un sol chaud l'absorption se fait mieux et les canaux du bois sont injectés d'eau. Dans un sol froid l'eau est mal absorbée et si la transpiration continue la plante se dessèche, alors même que les racines plongeraient dans un sol très humide. Ceci explique qu'un grand nombre de plantes de marécages arctiques ou subarctiques aient des structures xérophytes dans leurs appareils aériens qui peuvent, à la lumière, être appelés à transpirer beaucoup, tandis que leurs racines plongent dans un sol vaseux froid et même glacé.

Lorsque pendant les nuits fraîches et humides, alors que le sol gar-

dait sa chaleur, les racines continuent à absorber beaucoup d'eau, il se fait une injection de la plante; en effet, la transpiration diminuant par l'obscurité et la fraîcheur, permet l'accumulation de l'eau dans le végétal. La pression interne augmentant, il y a filtration de l'eau dans les intercellulaires ou directement vers l'extérieur, le résultat est une *guttation* du sommet des feuilles ou des dents des feuilles. On peut artificiellement produire cette guttation en injectant des branches de divers végétaux au moyen d'un niveau à mercure. La sortie des gouttes se fait de la même manière que sous l'influence de la poussée des racines ou des tissus.

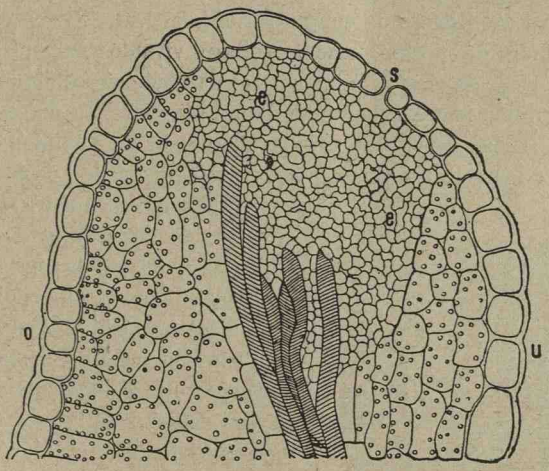


Fig. 405. – Hydathode du *Ranunculus Flammula; o-u*, lobe de la feuille coupé longitudinalement; *s*, stomate aquifère immobile toujours ouvert; des trachées engainées par des cellules incolores au milieu du clorenchyme aboutissent en éventail à l'épiderme *e*.
(D'après NESTLER.)

Le cas le plus intéressant est celui du *Colocasia antiquorum*, du sommet des feuilles duquel on voit tomber de grosses gouttes d'eau, résultat de l'accumulation de gouttelettes expulsées au travers d'une fente vulvoïde, à laquelle aboutissent des espaces intercellulaires injectés d'eau.

Dans nos bois humides l'*Impatiens noli tangere* manifeste souvent ce même phénomène. Chez certaines plantes le liquide sort par une fente de l'épiderme, bordée par des cellules stomatiques ordinaires mobiles ou par des cellules de bordure immobiles. On trouve parfois sous ces fentes ou indépendamment d'elles un tissu particulier auquel on a donné le nom d'*hydathodes* ou épithèmes; ce tissu auquel aboutissent les derniers hydrocytes spiralés est formé de cellules à parois minces lâchement réunies, plus petites que celles des gaines qui entourent les cordons

libéro-ligneux (v. *fig. 405*). Ces épithèmes fonctionnent comme filtre; leurs intercellulaires sont ordinairement injectés d'eau et leur rôle est exclusivement passif, car la guttation se fait tout aussi bien lorsqu'on les a tués par une teinture au bichlorure de mercure.

Avant d'aborder la question compliquée de la cause de la circulation de l'eau dans la plante, il faut connaître le chemin que ce liquide suit des racines aux feuilles.

On sait que lorsque des cellules sont en communication, il se fait de cellule en cellule un mouvement de l'eau dépendant des différences de potentiel osmotique ; mais comme la diffusion, ce mouvement, déterminé par les différences de concentration, est lent.

Un cylindre de moelle formé de cellules vivantes ne peut donc élever rapidement l'eau dans la plante; s'il est de quelques centimètres de longueur il se fane, même s'il plonge dans l'eau par l'un de ses bouts. La surface de transpiration est trop grande pour la rapidité d'ascension de l'eau par les cellules vivantes et le seul moyen de l'osmose.

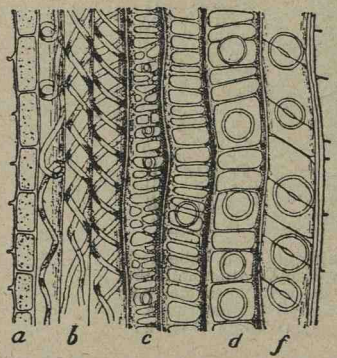


Fig. 406. — Section longitudinale radiale passant par la moelle, le protoxylème et le commencement du deutéroxylème dans le *Picea excelsa*; *a*, cellules périphériques de la moelle; *b*, hydrocytes spiralés; *c*, hadrocyte réticulé et demi-aréolé; *d*, intermédiaire; *f*, trachéide ordinaire.

Rapide au contraire est le mouvement de l'eau dans les cordons ligneux, ainsi qu'on peut s'en assurer en faisant absorber une solution colorée d'éosine (1 $^{0}/_{00}$) à des végétaux transparents comme l'*Impatiens noli tangere* ou l'*Impatiens parviflora*. Ayant coupé sous l'eau à ras de terre une tige feuillée et placé cette tige dans la solution d'éosine, on voit en peu de minutes s'élever le liquide coloré dans les nervures des pétioles et des feuilles. L'examen microscopique révèle que ce sont exclusivement les hydrocytes ou les hadrocytes qui sont remplis d'eau colorée. Si au lieu d'utiliser cette plante on s'adresse à des tiges de Monocotylédonées comme *Scirpus lacustris*, on remarque également, en faisant l'analyse microscopique, que la coloration ne s'est faite que dans le cordon ligneux. La nature même des éléments qui constituent les cordons ligneux explique ce transport rapide; allongement dans le sens du végétal, perforation des parois, direction déterminée des cordons pour irriguer les feuilles, savante distribution du système conducteur sous forme de nervures et nervilles dans le parenchyme foliaire (v. *fig. 367*).

Chez les végétaux qui possèdent la structure secondaire, c'est également le bois qui sert à cette conduction. Les anciens physiologistes avaient démontré que la pratique de l'annellation de l'écorce (périderme) faite aux arbres n'arrête pas la *sève ascendante* (le courant de l'eau des racines vers les feuilles).

Ils avaient aussi démontré que chez plusieurs arbres l'annellation du jeune bois (aubier) supprime la circulation de la sève ascendante, tandis que de profondes incisions qui laissent intactes sur un certain pourtour les cellules de l'aubier n'entravent que peu cette circulation.

Le fait que beaucoup de végétaux ligneux ne conservent pas leur moelle suffirait pour montrer que ce tissu n'est pas nécessaire à cette fonction conductrice.

En coupant tout d'abord sous l'eau (pour éviter une injection d'air dans le système conducteur), puis laissant reposer dans l'eau la branche à examiner on peut par l'addition d'une matière colorante comme l'éosine ou le bleu de méthylène suivre exactement le chemin pris par la sève ascendante dans le bois secondaire. Si l'on utilise une branche de *Cytisus*, par exemple, dont le bois est formé par des bandes de vaisseaux, des bandes parenchymateuses et des bandes de fibres, on s'assure aisément que l'eau colorée monte exclusivement par les hydrocytes et les hadrocytes; ni les fibres, ni les cellules vivantes ne servent à élever la sève avec rapidité.

On peut suivre aussi le courant de la sève ascendante au moyen d'une solution diluée d'un sel de lithium, ces composés étant facilement reconnus à la bande caractéristique qu'ils fournissent dans la flamme au spectroscope. Il suffit de prendre à différentes hauteurs et dans les différents tissus des éléments détachés pour suivre pas à pas l'acheminement de la solution vers les parties supérieures du végétal. Cette méthode amène aux mêmes résultats que la précédente en ce qui concerne le chemin suivi.

Quant à la vitesse d'ascension, elle ne peut être mesurée exactement par la première méthode. Il est facile de démontrer que l'eau pure monte plus vite que la solution colorée. En effet, si on suspend un ruban de papier à filtrer de manière que l'une des extrémités trempe dans une solution d'éosine, on voit bientôt que dans le même temps la solution colorée monte moins haut que l'eau pure.

Néanmoins on peut, en établissant des corrections, établir approximativement la rapidité d'ascension.

Rapidité de l'ascension de l'eau et de la matière colorante dans une bande de papier à filtrer.

	Eau	Solution d'Eosine	Solution de Fuchsine
1 h.	18,5 cm.	8-9	0,6
2 h.	24,5	11 cm.	1 cm.

La fluorescéine et la nigrosine s'élèvent presque aussi vite que l'eau dans laquelle ces matières colorantes artificielles sont dissoutes. D'ailleurs, dans les vaisseaux, les conditions sont plus favorables pour les matières colorantes que dans le papier, car ces matières sont entraînées par le courant.

On observe une rapidité de cet ordre dans les tiges des lianes herbacées (*Bryonia*, *Cucurbita*, etc.). Dans une tige d'*Helianthus* l'ascension moyenne a été trouvée de 87 cm. pendant 12 minutes; soit plus de 400 cm. par heure; en employant les sels de lithium on a pu déterminer une vitesse variant de 20-200 cm. par heure; pour certaines plantes arborescentes, *Acacia*, *Robinia*, l'ascension était de 1 m. en moyenne.

On avait douté pendant longtemps que, dans le phénomène de la sève ascendante, l'eau circule par le lumen des vaisseaux; on prétendait que l'ascension se faisait en vertu de l'imbibition des parois des éléments lignifiés et en raison d'une grande mobilité de l'eau dans ce colloïde. Des expériences fort simples ont montré que cette théorie est insoutenable. Si au moyen d'une pince on vient à oblitérer le lumen des vaisseaux la circulation est interrompue. En injectant dans les tubes conducteurs de la cire fondue, puis pratiquant une section transversale à la base d'une tige traitée pour mettre à nu les parois des vaisseaux, on s'aperçoit bien vite que l'eau n'est plus élevée et que la branche se dessèche. Il n'est plus actuellement de physiologiste qui ne sache que l'ascension se fait par les trachées, les trachéides ou les vaisseaux et dans le lumen de ce système hydraulique.

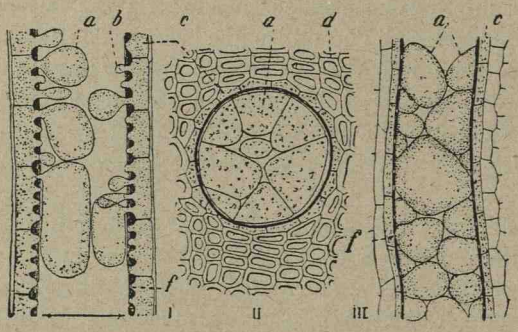


Fig. 407. — Origine et développement des thylles dans le *Vitis vinifera* (vigne). *I*, les cellules vivantes qui tapissent le vaisseau font hernie au travers des ponctuations qu'elles perforent; *a*, vésicule thylle; *b*, début de la prolifération; *c*, cellules vivantes actives. *II*, Id., section transversale; *a*, thylles qui remplissent le vaisseau et se compriment mutuellement; *d* fibres ligneuses. *III*, vaisseau en section longitudinale rempli de thylles. (D'après MANGIN.

Chez les arbres ou végétaux ligneux persistants on fait une distinction entre ceux dont le bois reste identique du centre à la périphérie (*Wistaria chinensis*) et ceux dont le centre est modifié en *bois de cœur* entouré de l'*aubier*. *Acer*, *Robinia*, etc., nous fournissent des exemples de cette catégorie. Or l'expérience démontre que le bois de cœur est

impropre à conduire l'eau; seul l'aubier fonctionne alors comme tissu conducteur. Cet aubier forme chez beaucoup d'arbres une couche assez profonde (2-3-4 couches annuelles, *Robinia)*; chez le *Rhus typhina* il est constitué exclusivement par la dernière couche. Quant au bois de cœur il a été mis hors de service pour des raisons qui varient d'espèce à espèce. Le lumen des vaisseaux est oblitéré par la pénétration des thylles, sortes de vésicules produites par des évaginations, parties des cellules vivantes qui, comme d'un manteau continu, entourent les vaisseaux; ces pustules s'introduisant dans les vaisseaux par les ponctuations finissent par en oblitérer la lumière. Chez d'autres il y a gommose ou résinification ou même pourriture du bois ancien qui se désagrège (voir structure du bois).

Le chemin que suit la sève dans son ascension vers les feuilles étant connu, on peut aborder le problème de son mouvement.

Une théorie satisfaisante doit faire connaître les causes ou des causes qui peuvent, à travers le système conducteur, élever de l'eau à la hauteur des plus grands arbres. Les *Eucalyptus amygdalina* de l'Australie peuvent atteindre 140 m., les *Sequoia gigantea* de la Sierra Nevada (Californie) plus de 120 m.

Jusqu'à présent aucune théorie complète n'a été proposée. Ce problème étudié depuis plus de deux cents ans, quoique bien avancé dans sa solution, n'est pas encore résolu.

Connaissant maintenant le chemin suivi par l'eau dans le système conducteur, deux catégories d'explications peuvent être envisagées. La première suppose dans ce phénomène l'intervention de cellules vivantes; la seconde comprend les théories purement physiques du phénomène. Quand nous parlons de l'intervention de cellules vivantes nous n'entendons pas donner au problème une tournure vitaliste; en effet la cellule vivante étant un système osmotique a un potentiel énergique élevé, par conséquent peut au besoin utiliser pour une fonction cette énergie moléculaire. Il en résulte que, même en admettant l'intervention d'éléments vivants, le problème reste du domaine de la physique. Toute la question est de savoir si oui ou non il est nécessaire que des éléments vivants accompagnent le système conducteur ou que ce système aboutisse à de semblables éléments.

Examinons brièvement les conditions physiques du phénomène.

Si, pendant la grande période de transpiration, par conséquent de circulation, on coupe sous le mercure une tige conductrice, on s'aperçoit que le mercure est aspiré dans les éléments du système avec une certaine force. Par conséquent la pression dans les tubes conducteurs est inférieure à la pression atmosphérique; il y a un vide relatif. On peut en tirer une seconde conclusion, que les conduites ne sont pas pleines d'eau,

car si cela était le mercure devrait déplacer l'eau pour pouvoir monter. Toute explication rationnelle doit donc satisfaire à ces conditions : pression négative dans le système conducteur et par conséquent interruption des filets d'eau dans les trachées, trachéides et vaisseaux. La pression négative (par rapport à la pression atmosphérique considérée comme norme) y atteint $^1/_3$-$^1/_5$ d'atmosphère.

On a vu par exemple, le mercure monter dans le système hydraulique jusqu'à 24 cm. de hauteur. Comme on pouvait le supposer, ce n'est pas le vide mais une pression amoindrie. Il y a donc succion en vertu de l'amoindrissement de la pression de l'air dans le système conducteur.

Si on laisse à l'air une tige coupée et qu'on la remette au bout d'un instant dans un liquide coloré, ce dernier monte tout d'abord beaucoup plus lentement que si l'on a pris soin de couper la tige sous l'eau colorée. Dans le premier cas l'air est venu équilibrer la pression négative du système hydraulique.

Pour comprendre que la pression diminuée puisse exister dans ce système, il faut se rappeler certaines dispositions anatomiques. Chez les plantes herbacées on remarque tantôt autour du cylindre central (endoderme), tantôt autour des éléments ligneux, un revêtement de cellules vivantes étroitement réunies; dans le bois des Conifères presque exclusivement formé de trachéides les ponctuations sont disposées sur les parois radiales : les parois tangentielles sont dépourvues d'amincissements. On a reconnu que la paroi humide des cellules conductrices résiste fortement à la pénétration de l'air venant du dehors. En outre comme sur les parois tangentielles il n'y a pas de ponctuation, l'accès de l'air est rendu plus difficile encore. On remarque en outre, en faisant l'anatomie du bois secondaire, que si l'air du dehors peut pénétrer dans les rayons médullaires par les intercellulaires, ces derniers au contact des trachéides ne présentent pas de solution de continuité. Chez les Dicotylédonées les vaisseaux hydrauliques sont souvent isolés par un manteau decellules aplaties sans méats entre elles (v. *fig. 280, 286*). Cette disposition est également bien marquée chez les Monocotylédonées. Ainsi toute l'organisation du bois tend à isoler ce système hydraulique.

La conductibilité d'une masse ligneuse donnée dépend évidemment du nombre des éléments hadrocytes, de leur diamètre et de leurs perforations. On sait par exemple que pour une même section le « bois » d'un xérophyte à feuilles persistantes ou d'une Monocotylédonée conduit beaucoup moins que celui d'une Dicotylédonée à feuilles caduques, ceci étant mesuré en dehors de toute « succion » par la surface de transpiration.

Pour connaître l'état des cellules conductrices (trachées, trachéides et vaisseaux) pendant la période de grande circulation, on s'arrange à couper sous l'eau et par deux incisions une branche sur un trajet donné. La

succion due à la pression négative se faisant à la fois en haut et en bas, on aura quelque chance de maintenir en place le contenu du système hydraulique. En examinant alors au microscope une section longitudinale pratiquée dans le bois de cette branche. on voit alors dans les tubes conducteurs des ménisques d'eau alterner avec des bulles d'air. Souvent les bulles atteignent 0,2-0,37 mm., tandis que les ménisques d'eau sont de 0,1-0,18.

Mais cette alternance ne s'observe pas toujours, car le système jeune peut contenir de l'eau à l'exclusion de toute bulle d'air; dans le bois plus ancien l'air l'emporte et finit par rendre toute circulation d'eau impossible.

Ceci étant connu, on peut chercher tout d'abord à expliquer l'ascension de l'eau dans le bois en vertu de la force capillaire, car on sait que si l'on vient à plonger dans l'eau un tube capillaire de verre le ménisque concave qui se forme a une tension superficielle moindre que celle d'une surface d'eau plane, ce qui fait que l'eau monte dans ce tube au-dessus du niveau extérieur. La hauteur ascensionnelle dépend de la courbure du ménisque et les hauteurs moyennes soulevées dans divers tubes capillaires sont en raison inverse des diamètres de ces tubes.

Dès lors, si le rayon du tube est 0,06472 cm., la hauteur du filet d'eau par un tube de verre est de 2,3 cm. Or pour que cette loi suffise à expliquer l'ascension dans des tiges élevées (100 m.), il faudrait supposer des tubes beaucoup plus fins pour atteindre les valeurs capillaires exigées.

Le diamètre relativement gros (0,10-0,5 mm.) des tubes ligneux ne permet pas de conclure que la capillarité, dans ces conditions, suffirait à faire monter l'eau jusqu'à la couronne des arbres.

On a également pensé à la pression atmosphérique. Si le vide barométrique pouvait s'établir dans le système hydraulique, sous l'influence de la succion causée par la transpiration dans les feuilles, la pression atmosphérique serait capable d'élever l'eau jusqu'à 10 m. Or comme il y a des végétaux plus élevés que 10 m., l'explication est insuffisante.

Nous avons vu plus haut que la pression des racines ne se manifeste pas pendant la période principale de la circulation. Au gros de l'été, non seulement un tronc coupé n'émet point de pleurs, mais dans son système conducteur existe une pression négative, ce qui explique que le tronc coupé alors absorbe de l'eau que l'on a versée sur la section. On a dû par conséquent abandonner cette explication.

Le moteur essentiel ne peut, d'après nos idées actuelles, résider que dans l'action des feuilles sous l'influence toute-puissante du soleil qui provoque l'accélération de transpiration (v. p. 347). L'appel des feuilles peut se démontrer de la manière suivante :

On ajuste exactement dans un tube une branche feuillée; le tube rempli d'eau est renversé sur une cuve à mercure; la branche absorbant l'eau par sa base, on voit le mercure s'élever dans le tube. Or la hauteur de la colonne de mercure est une mesure de la succion par les feuilles. On peut construire, en partant de cette observation, un appareil de physique qui pourra nous servir d'image et préciser les conditions qui doivent être réalisées pour que cette succion soit efficace.

Dans un entonnoir terminant un long tube de verre on verse du plâtre qui se moule exactement à la surface du verre et pénètre dans le tube. Si maintenant on remplit le tube d'eau et qu'on le renverse sur une cuve à mercure, on voit ce dernier insensiblement monter et atteindre une hauteur de près de 90 cm. C'est donc plus que ne peut fournir la pression barométrique. A la place du bloc de plâtre il faut supposer une cellule végétale ; sa membrane imbibée confine directement à l'atmosphère. La chaleur du soleil cause l'évaporation de l'eau contenue dans la membrane imbibée. Cette dernière s'imbibe à nouveau à partir du suc cellulaire par l'intermédiaire du protoplasma. On a indiqué plus haut la valeur qu'atteint cette force d'imbibition dans les membranes végétales (v. p. 27). La concentration du suc cellulaire maintient la force osmotique des cellules du mésophylle, qui de leur côté exercent un appel de succion sur l'eau du système hydraulique.

Cette succion est facilitée, semble-t-il, par une intéressante propriété des filets d'eau, c'est-à-dire par leur cohésion : Si on remplit d'eau un tube allongé de faible diamètre, on remarque que la colonne d'eau présente une grande cohésion et qu'elle paraît comme suspendue si on place verticalement le tube ouvert aux deux bouts; ce filet d'eau ne se laisse pas rompre, même en secouant fortement; on a reconnu que la tension que supporteraient de semblables filets serait au moins de 7 atmosphères.

Si donc les feuilles par leur pouvoir de succion peuvent exercer au sommet de l'arbre une traction suffisante, on pourrait imaginer que cette traction s'appliquerait à des filets continus d'eau à l'état de cohésion indiqué. Mais le chemin que l'eau doit parcourir dans un grand arbre comme un *Sequoia* de 120 m., c'est la masse des trachéides. Il faudrait donc, avant tout, connaître la résistance qu'offre, à la filtration de l'eau, le bois des Conifères. Or on constate qu'il faut, pour cela, une colonne d'eau qui égale au moins cinq fois la longueur du système conducteur; par conséquent, lorsqu'il s'agit d'un arbre de 40 m., il faut vaincre une résistance de 20 atmosphères, avec un arbre de 80 m., il faut déjà 40 atmosphères.

La pression osmotique des cellules des feuilles varie beaucoup : 5-20 atmosphères. On se trouve donc devant une difficulté sérieuse qui consiste à reconnaître dans le bois des plantes qui comptent parmi les

plus grandes une énorme résistance à la circulation *rapide*, résistance qui semble supérieure à l'énergie qui pourrait être exercée par l'osmodynamisme des feuilles.

Ces dernières considérations supposent d'une part des filets continus d'eau sur lesquels agiraient les cellules osmodynamiques des feuilles. Malheureusement pour cette théorie séduisante, il n'est pas certain que le système conducteur soit dans sa partie effective (aubier, vaisseaux isolés, etc.) complètement rempli d'eau. Au contraire, la plupart des observateurs ont reconnu dans ces tubes une plus ou moins grande proportion d'air. Ces chaînes de Jamin (alternance de bulles d'air et de ménisques d'eau) dans le système hydraulique, au moins à certains moments, ne permettent pas d'accepter comme seule rationnelle la théorie des filets continus en tant que filets. Il faut donc admettre que l'eau peut se déplacer soit en entraînant toute la chaîne, bulles et ménisques, ce qui est très improbable, soit en se glissant entre les bulles et la paroi de la cellule conductrice. Il y a, avons-nous dit, invraisemblance à ce que les bulles d'air puissent être facilement entraînées et que la chaîne se déplace en entier, car dans le bois des Conifères, par exemple, les trachéides sont des tubes fermés, à travers les membranes mouillées desquelles les bulles passeraient difficilement. En outre il faudrait expliquer comment, finalement, cet air serait expulsé et où il s'accumulerait.

Enfin on a voulu faire intervenir dans ce phénomène l'action des cellules vivantes sur le parcours du tissu conducteur; mais comme on a pu maintenir la possibilité du transport de l'eau sur un parcours de 10 m. d'une tige préalablement bouillie, l'intervention essentielle des cellules vivantes du tronc en tant que source d'énergie pour élever l'eau à une grande hauteur, devient très problématique. On ne saurait cependant pas oublier que les cellules vivantes du bois, par leur respiration, tendent à diminuer la pression du gaz qui les entoure. Cette diminution ne porte d'ailleurs que sur l'oxygène.

En résumé : 1° il semble certain actuellement que dans une très grande mesure il y a continuité entre les filets d'eau, de la base au sommet d'un arbre. Cette continuité peut consister en filets ininterrompus ou en chaînes faussement nommées chaînes de Jamin. Mais on ne saurait comparer avec raison une vraie chaîne de Jamin (alternance de bulles d'air et de ménisques d'eau) dans un tube de verre et cette même alternance dans les trachéides et les vaisseaux des plantes. Tout d'abord la membrane végétale susceptible d'imbibition diffère essentiellement du tube de verre; en outre la surface de cette membrane n'est que rarement lisse; la présence d'épaississements secondaires ou tertiaires permet l'existence d'une enveloppe aqueuse autour des bulles. Dans ces conditions il y a quand même continuité, puisque chaque ménisque tient au suivant ou au précédent par une lame d'eau cylindrique.

2° Une partie du bois trachéidal seulement sert dans les grands arbres à conduire l'eau, l'ancien bois étant oblitéré ou rempli d'air.

3° Si l'air, à la pression atmosphérique, par une blessure ou par une autre cause (sécheresse prolongée), vient à interrompre effectivement cette continuité, le courant est interrompu et l'arbre se dessèche.

4° Il est extrêmement probable que l'action principale sur l'ascension de l'eau est exercée par la feuille, en vertu de la force osmotique du contenu de ses cellules et de l'énergie d'imbibition des parois cellulosiques.

Synthèses et circulation des matières élaborées.

On a vu plus haut que les chloroplastides sont les agents de réduction de l'anhydride carbonique (acide carbonique) et que les leucoplastides ou le stroma des chloroplastides sont des générateurs de l'amidon, sorte de réserve qui s'accumule transitoirement ou pour plus longtemps. Cette synthèse de l'amidon qui est évidente dans les organes incolores des plantes n'est pas aussi évidente dans les organes foliacés et verts des végétaux supérieurs. Pour démontrer que dans la feuille l'amidon est un produit secondaire, il suffit d'utiliser la méthode suivante : Choisir une feuille qui à la lumière accumule de l'amidon; faire disparaître l'amidon par un séjour à l'obscurité, puis couper la feuille le long de la nervure médiane et laisser reposer à l'obscurité l'une des moitiés sur de l'eau sucrée (glycose ou saccharose), l'autre sur de l'eau distillée. La première forme au bout de peu de jours de l'amidon aux dépens du sucre offert, l'autre point.

Chez les plantes supérieures il est difficile d'indiquer un lieu spécial, exclusif ou d'élection pour la synthèse des matières protéiques. Les nitrates qui sont à l'origine de ces synthèses des matières protéiques, comme les autres substances salines qui sont élevées à l'état de dissolution dans le système conducteur, sont retenus en partie par les cellules vivantes situées le long du parcours des faisceaux. Chez les plantes inférieures il est aisé de montrer que la lumière n'est pas absolument nécessaire pour cette synthèse. Il en est de même pour les plantules étiolées de Graminées; si on les cultive sur des solutions de nitrates et de sucres en concentration convenable, elles fabriquent des matières protéiques à l'obscurité.

Il suffit en effet d'offrir à des champignons de l'azote sous une forme convenable, même inorganique, en présence de corps sucrés pour voir s'établir une action de synthèse des matières protéiques. En ceci les champignons semblent différer des animaux inférieurs, auxquels il faut offrir et le carbone et l'azote sous une forme organique (peptone).

La valeur des combinaisons organiques ou inorganiques azotées pour ces synthèses varie selon les végétaux.

En général les acides aminés (v. p. 96), peptides et polypeptides, les autres produits d'hydrolyse des corps protéiques, comme l'acide pyrrolidine-carbonique, les corps ammoniacaux, l'acétamide, quelques dérivés de l'urée, se prêtent bien à ces synthèses mycéliennes.

On obtient les mêmes résultats à partir des algues inférieures cultivées à l'état de pureté dans l'obscurité. Nous n'en avons trouvé aucune à laquelle convienne une nourriture exclusivement albuminoïde; les meilleurs résultats ont été obtenus en combinant des acides aminés ou des peptones à une nourriture sucrée.

Cette manière de voir est corroborée par les études faites à partir des semences en germination (v. *fig. 164, 167)*. Dans les réserves de ces semences l'azote y est contenu sous forme d'albumine, le carbone sous forme d'amidon, de cellulose ou de sucre. Au cours de la germination on remarque une hydrolyse des matières protéiques qui aboutit à l'accumulation d'acides aminés (souvent l'asparagine), lorsque, comme cela arrive assez souvent dans l'obscurité, les hydrates de carbone disponibles ont été utilisés pour la respiration (v. p. 35) ou employés aux premières synthèses. Mais lorsque les sucres sont en abondance, on ne voit pas cette accumulation d'acides aminés; cela arrive soit parce que la plante jeune à la lumière assimile le carbone, soit parce que les organes réservoirs sont gorgés de sucres (bulbes d'oignons).

Il devient évident que puisque c'est une propriété générale des plantes inférieures, tant incolores que vertes, que celle des synthèses de matières protéiques à l'obscurité, aux dépens des nitrates, des sels ammoniacaux, des acides aminés et des amides (c. l'acétamide), lorsque des sucres sont en présence, cette propriété doit appartenir à toutes les cellules végétales à l'état d'activité. Toutes doivent pouvoir utiliser ces diverses sources d'azote, tant les cellules vertes que celles des parenchymes incolores.

Il est vrai que les expériences faites sur les Algues montrent que ces synthèses sont toujours plus actives dans la lumière que dans l'obscurité. On ne s'étonnera donc pas de trouver encore que les feuilles paraissent également l'emporter en ce qui concerne cette fonction.

Nous avons vu avec quelle rapidité la sève brute prise dans le sol est conduite jusqu'aux feuilles; cette sève contient en solution des sels ammoniacaux et des nitrates, l'analyse montre que les feuilles sont plus pauvres en nitrates que les autres organes. D'autre part si on place des feuilles sur l'eau contenant du sucre et des nitrates, dans l'obscurité, on voit rapidement augmenter leur teneur en matières protéiques. Mais, comme pour les algues microscopiques, la synthèse dans la lumière y est beaucoup plus intense.

La lumière paraît donc jouer un rôle énergétique; on a supposé que les radiations ultra-violettes absorbées par le pigment vert serviraient à la régénération des matières protéiques; d'autre part, chez les champignons et dans les organes incolores des plantes supérieures cette régénération est accélérée par la respiration intense qui fournit l'énergie nécessaire.

Il se fait sans doute une réduction des nitrates; quelques auteurs ont cru reconnaître dans les plantes supérieures l'existence de nitrites, terme intermédiaire entre les nitrates et les acides aminés. On ne peut douter cependant que dans les parties non vertes, y compris les racines, des synthèses compliquées ne se fassent continuellement.

Nous savons d'autre part que chaque cellule vivante est susceptible de fournir des ferments hydrolysants susceptibles de disloquer les produits de synthèse et de les rendre diffusibles de cellule en cellule. C'est ainsi qu'on a reconnu partout où on a bien voulu les chercher des ferments protéolytiques, dans les feuilles, les tiges, les racines. L'existence de l'amylase dans la plupart des cellules est démontrée par la facilité avec laquelle l'amidon disparaît à l'obscurité. Elle se laisse d'ailleurs facilement mettre en évidence chez beaucoup de plantes.

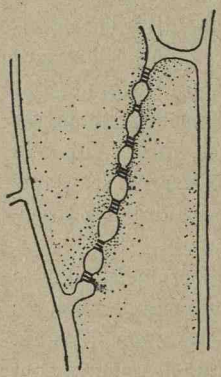


Fig. 405. — Section passant par un tube criblé en activité; on y voit les perforations étroites (lignes noires groupées sur les plaques criblées multiples et séparées par des zones imperforées. (*Vitis* au printemps.)

L'acide phosphorique qui, dans les réserves des semences, est en majeure partie à l'état de combinaisons organiques, est de nouveau minéralisé à la germination, c'est-à-dire qu'il est détaché provisoirement, comme tel s'unissant aux bases disponibles.

Ce transport par diffusion devient inévitable là où il n'y a pas de système conducteur, par exemple dans la portion de la tige qui avoisine immédiatement le point végétatif.

On peut supposer pour les plantes vertes que la désassimilation suivie de la circulation des matières protéiques se fait principalement de nuit, tandis que les synthèses prévalent de jour. Le même phénomène se passant pour les matières hydrocarbonées, il y a coïncidence soit pour l'élaboration, soit pour la circulation.

On admet aussi généralement qu'à côté d'une diffusion lente de cellule à cellule, déterminée par les ruptures d'équilibre qui résultent de l'insolubilisation d'une matière nutritive, en cellulose de la membrane, en amidon des réserves, en matières protéiques (plasma) des jeunes cellules, il y a

une circulation des matières élaborées par les cordons libériens. Il serait actuellement impossible de dire lequel des deux modes de migration l'emporte sur l'autre, le transport par les parenchymes corticaux et ligneux ou celui par les tubes criblés.

L'examen des tissus des troncs et des tiges pendant l'hiver et l'automne montre que l'amidon et les sucres s'accumulent surtout dans les régions parenchymateuses de la moelle et de l'écorce qui sont contiguës aux faisceaux. Ces derniers sont en effet les seuls éléments qui puissent rapidement charrier soit les matières sucrées, soit les albuminoïdes ou leurs dérivés. Cette manière de voir est déjà fort ancienne. On démontrait l'importance de l'écorce interne (liber secondaire) par l'opération de l'annellation : des branches à la base desquelles on avait pratiqué une annellation ne comprenant que l'écorce et le liber portaient de plus gros fruits et plus précoces. En effet la sève descendante, comme l'on disait, s'accumulait dans la branche sans pouvoir descendre dans le tronc. De nombreuses expériences sont venues confirmer ces très anciennes conclusions. Toujours l'on a vu se faire un bourrelet au-dessus de l'incision annulaire, dans lequel s'accumulaient les réserves.

D'ailleurs, le contenu des tubes criblés (substances albuminoïdes, sucres, amidon), parle en faveur de cette théorie. L'existence de ces mêmes organes dans les grandes Algues brunes, alors que le bois manque totalement, parle aussi en faveur de l'idée de leur attribuer une fonction de conduction dans le transport de la sève élaborée.

L'expérience suivante est également en faveur de cette idée :

Si, sur des branches feuillées qu'on suspend dans l'humidité et sur le parcours desquelles on a pratiqué l'annellation de l'écorce, naissent des racines adventives, ces dernières se forment de préférence au-dessus de l'annellation *(Salix, Ligustrum)*; on en tire la conclusion que l'apport de la sève descendante au-dessous de l'annellation est entravé. Mais on a remarqué que lorsqu'il s'agit de plantes dont les cordons de tubes criblés périmédullaires se prolongent dans les feuilles, les racines naissent aussi au-dessous de l'annellation, car l'incision n'a interrompu que la continuité du liber normal.

L'anatomie du liber parle aussi en faveur de la fonction de conduction des tubes criblés et celle de transmission jouée par les cellules annexes. Les tubes criblés ne sont pas en communication avec les rayons médullaires par des ponctuations ou des perforations, tandis que ces dernières sont abondantes vers les cellules compagnes. Celles-ci d'autre part sont en communication avec les rayons médullaires et le parenchyme.

Nous avons vu en outre plus haut qu'en général, chez les tubes criblés des Dicotylédonées, les cellules annexes ne se suivent pas en direction longitudinale et ne peuvent donc servir à conduire les matières élaborées dans le sens de l'axe.

Chez les Monocotylédonées au contraire et dans le liber primaire de quelques Dicotylédonées il y a continuité, car le parenchyme libérien manque complètement. La fonction conductrice des tubes criblés se marque aussi par leur incapacité à fonctionner comme réservoirs pendant la période dans laquelle leur fonctionnement est arrêté. En hiver, alors que les cellules de parenchyme sont gorgées d'amidon, celui-ci fait défaut ou presque défaut dans les tubes criblés et les cellules annexes. Pendant l'hiver on les trouve souvent contractés alors qu'au printemps ils gonflent de nouveau et se remplissent.

Des tubes criblés qui, grâce à leur revêtement protoplasmique, ne peuvent sans doute abandonner leur sève aux parenchymes du liber, les matières nutritives sont, par l'intermédiaire des cellules compagnes, déversées dans le parenchyme et dans les rayons médullaires, primaires ou secondaires. De là elles peuvent émigrer par diffusion dans la direction radiale vers les parenchymes ligneux qui forment, ainsi que nous l'avons vu plus haut, un système d'anastomoses vivantes dans le bois secondaire, ou tout au moins dans les plus récentes de ses couches.

Par contre, les plantes qui ont, comme le *Calycanthus*, des cordons libéro-ligneux inverses dans l'écorce avec un développement énorme du cordon libérien, n'ont qu'un liber secondaire normal rudimentaire (v. *fig. 406*). Cela est tout aussi évident chez les végétaux ligneux à tubes criblés interligneux *(Strychnos, Thunbergia)*, qui réduisent leur liber normal.

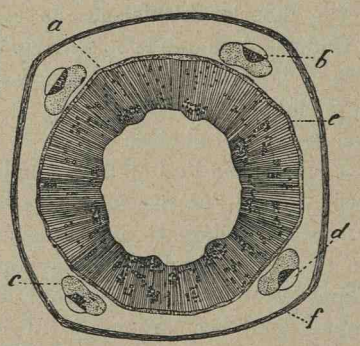


Fig. 406. — Section transversale dans un rameau de *Calycanthus floridus*; *a*, liber normal; *b*, stéréome du faisceau cortical; *c*, liber des cordons.

Dans les rayons médullaires secondaires du bois on remarque qu'ordinairement les cellules du bord entre lesquelles manquent les intercellulaires s'appliquent étroitement aux éléments trachéidaux avec lesquels elles sont en communication par d'abondantes ponctuations. Ce sont en général aussi des cellules allongées dans le sens de l'élément trachéidal. Les autres qui occupent l'axe du rayon médullaire sont plus allongées dans le sens radial et paraissent propres à conduire dans ce sens; en outre elles sont accompagnées d'intercellulaires dirigés également dans le même sens.

Beaucoup d'auteurs ont admis que les laticifères siphonés ou les vaisseaux laticifères ont une fonction de conduction pour les matières élaborées, analogue à celle des tubes criblés. Le contenu de ces tubes est

excessivement complexe; une partie importante du latex est formée par une substance inassimilable, le caoutchouc ou la gutta-percha; il est des latex qui en contiennent 40 %. On ne remarque pas cependant que les plantes à laticifères aient un liber plus réduit que celles qui sont dépourvues de ces tubes. Dans le latex des *Euphorbia* on trouve des grains d'amidon de forme caractéristique ; des expériences récentes montrent que si l'on affame ces plantes en les mettant dans l'obscurité, ce qui fait disparaître les réserves des parenchymes, ces grains d'amidon ne diminuent pas ou ne sont finalement attaqués que si l'expérience a été extrêmement prolongée. La présence d'alcaloïdes, de résines et autres substances peu assimilables ne parle pas non plus en faveur de l'idée que le courant du latex remplacerait celui des tubes criblés. Les laticifères paraissent être des réservoirs de déchets.

La sève élaborée qui circule dans les cordons libériens se répand, des feuilles dans le pétiole, puis dans l'écorce et descend le long du cylindre central ou le long des cordons libériens jusque dans les tiges souterraines et les racines, mais se dirige tout autant vers le sommet des tiges, là où se forment de nouveaux organes, bourgeons, fleurs, fruits. On ne saurait donc nommer cette sève descendante, car elle est tout autant ascendante.

Chez les plantes bisannuelles ou pérennantes, on voit s'accumuler dans certains organes des réserves importantes. Les branches, le tronc et les racines des arbres accumulent pendant l'automne dans leurs parenchymes, cortical et ligneux, des quantités considérables d'amidon ou de sucres. Vers la fin de la saison, en septembre et en octobre, on constate une accumulation d'amidon dans les parties terminales des branches, puis en octobre et en novembre l'amidon se dissout, est transformé en sucre réducteur et sous cette forme descend dans les entrenœuds plus profondément situés. On a prétendu que ce sucre se transformerait en huile chez plusieurs arbres dont les troncs sont riches en matières grasses. Cette opinion ne paraît pas exacte, car on n'a pas constaté que pendant l'hiver *(Fagus, Populus, Salix, Ilex)* la quantité des graisses augmente aux dépens des sucres.

Dans la feuille de la Bette-rave *(Beta vulgaris)* l'assimilation du CO_2 est suivie de production des hexoses : glycose et fructose, sucres réducteurs qui sont assez rapidement, selon la concentration, condensés en saccharose (disaccharide). La migration de ces sucres de la feuille vers les lieux d'élaboration, se fait comme sucre interverti ; dans la racine charnue ce sucre est rapidement converti en saccharose.

Cette accumulation de réserves sucrées est surtout remarquable dans la pomme de terre, que nous pouvons bien choisir comme exemple de plante à tubercules *(fig. 407)*.

De la base de la tige partent des rameaux souterrains dont la nature

est de se diriger horizontalement au-dessous de la surface du sol; on appelle rhizomes ces tiges souterraines. Ici, on voit se former à leur extrémité des renflements provenant d'une multiplication excessive des parenchymes.

Comme cela a lieu chez les racines, la moelle des rhizomes est souvent

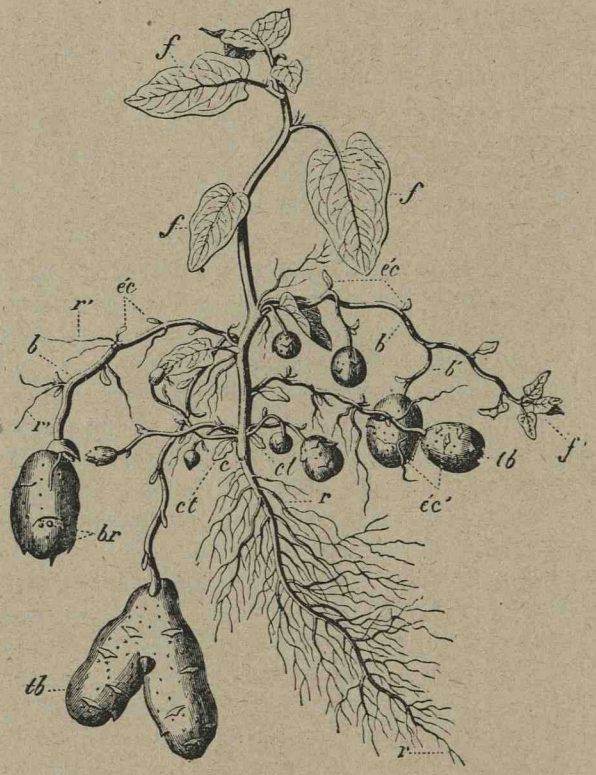


Fig. 407. — *Solanum tuberosum.* Plante entière avec tige feuillée *(f)* dressée, à droite une tige couchée demi-souterraine a produit des feuilles à son extrémité; *tb*, tubercules; *ec*, écailles ou feuilles rudimentaires sur les tiges et les tiges tubercules ; *ct*, cotylédons ; *r*, racines.

réduite. Les feuilles sur les rhizomes restent ordinairement rudimentaires; on les aperçoit à peine sur les gros tubercules de la pomme de terre sous forme de petites écailles (yeux) *(fig. 407)*. Or on constate que dans la feuille du *Solanum tuberosum* l'amidon produit par la photosynthèse est solubilisé, principalement pendant la nuit; dans les pétioles et les tiges on trouve du glycose en abondance, et dans les tubercules il se fait une condensation en saccharose et en amidon.

Cette condensation est favorisée par la température; on sait que, par une basse température, pour qu'il se fasse une condensation du sucre en amidon, il faut que ce sucre soit en concentration très forte. Si cette concentration est faible, il y a prédominance de l'hydrolyse.

Des dispositions analogues existent chez beaucoup de végétaux; les réservoirs du *Stachys tuberifera* contiennent surtout des sucres et en particulier du stachyose.

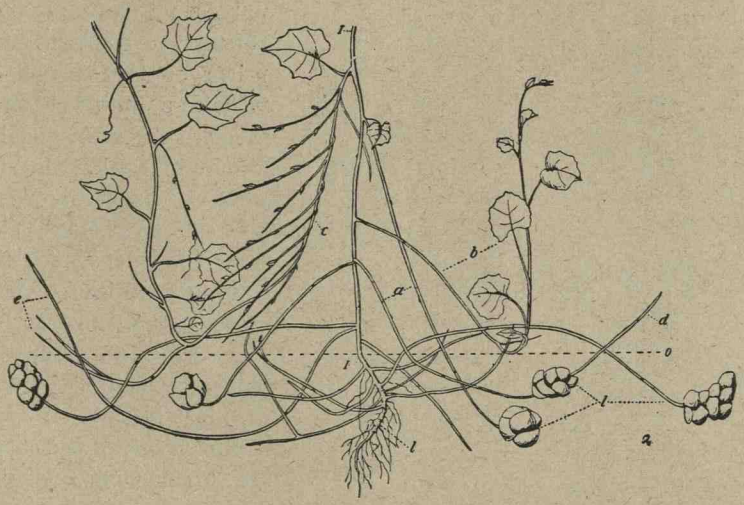


Fig. 408. — *Actinostemma* sp.; les bulbes, *l*, sont constitués par l'imbrication de feuilles charnues écailleuses produites à l'extrémité de pousses aériennes descendantes *a*, dont les autres feuilles réduites sont séparées par des entrenœuds allongés Ces pousses dirigées vers le bas, finissent par pénétrer dans le sol, où leur extrémité enterrée se développe en un bulbe à entrenœuds courts, à feuilles tuberculisées remplies de réserves nutritives ($^1/_8$). (D'après RAUNKIÆR.)

Les polysaccharides transitoires, ou disaccharides temporaires, varient de classe à classe, de végétal à végétal.

Ainsi chez les Phéophycées l'amidon est remplacé par la *laminarine*, chez beaucoup de Monocotylédonées par une espèce d'*inuline*, celle-ci fonctionne dans les réservoirs des Composées, des Malpighiacées, etc.

La solubilisation de l'amidon ou sa synthèse à partir de sucres dépend évidemment de facteurs dont l'équilibre est facile à déplacer, puisque dans la même cellule, dans le même organe, les deux phénomènes peuvent se faire successivement. On admet généralement que l'insolubilisation des sucres en amidon est due à l'action d'un ou de plusieurs ferments. On sait d'autre part que la solubilisation de l'amidon, sa saccharification dépend des ferments amylase, dextrinase, maltase. On peut montrer que lorsque l'amidon se dépose en abondance dans un organe, cela ne pro-

vient pas de l'absence des ferments saccharifiants, mais de leur inhibition. Si on élève la température de la pomme de terre un peu au-dessus de 0°, l'amidon est saccharifié. Le dépôt d'amidon dans les feuilles persistantes ne se fait en hiver que si la concentration du sucre offert est considérable, tandis qu'à une température plus élevée cette condensation se fait en présence de concentrations moindres. La narcose au moyen du chloroforme ou de l'éther supprime souvent le phénomène de synthèse et met en évidence le phénomène de dissolution. Alors les ferments saccharifiants n'étant plus entravés, le sucre s'accumule aux dépens de l'amidon qui se dissout. Nous ignorons d'ailleurs les facteurs réels qui, dans la plante, règlent ces équilibres instables.

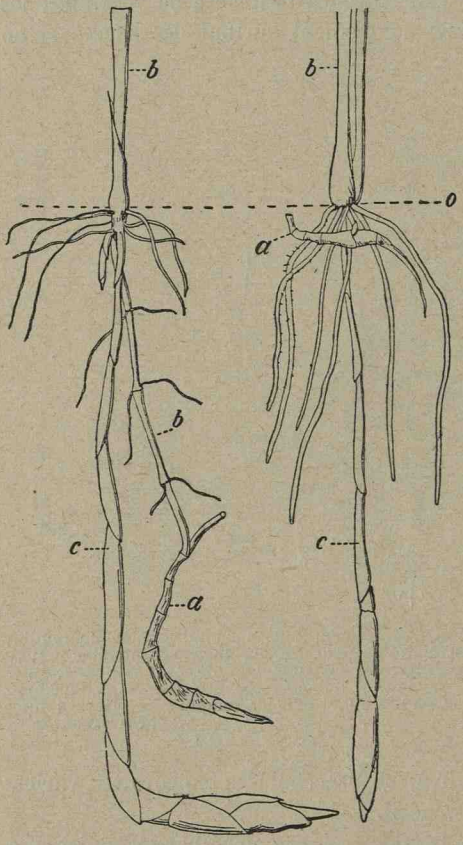


Fig. 409 — Maranta arundinacea Deux expériences faites sur le rhizome *a*, placé à diverses profondeurs, dans le premier cas à une assez grande profondeur dans le sol, il a maintenant produit une pousse qui va s'élevant et se continuant dans la pousse aérienne *b*; de la base enterrée de ce dernier descendent des pousses géocentriques *c* qui deviennent réservoirs; dans la seconde figure le rhizome est placé plus près de la surface. (D'après RAUNKIÆR.)

Dans l'*Adoxa moschatellina*, la disposition des rhizomes est presque celle du *Solanum tuberosum*, mais les feuilles réduites à leur gaine sont devenues charnues sur ces tiges souterraines.

Sur les tiges couchées et souterraines des *Oxalis*, ce ne sont pas des feuilles spéciales qui fonctionnent comme réservoirs; pendant la période de végétation, le renflement basilaire se remplit de réserves et grossit beaucoup ; alors le pétiole se desséchant, la base de la feuille fonctionne comme appareil de réserve *(fig. 410)*.

Ces rhizomes réservoirs contiennent le plus souvent *(Polygonatum, Iris, Anemone)* des réserves accumulées pendant plusieurs années.

L'épargne est donc ici supérieure aux besoins immédiats de chaque nouvelle saison! Chez beaucoup de plantes sylvatiques, la tige souterraine horizontale se ramifie en un sympodium, espèce de ramification définie se terminant chaque fois par la tige feuillée, tandis que de l'aisselle d'une feuille rudimentaire naît un bourgeon qui rajeunit la tige et produit le nouvel article qui se renfle à son tour (*Euphorbia dulcis*, *Paris quadrifolia*, etc., etc.) (v. *fig.*

Dans le genre *Dentaria*, ces tiges souterraines sont couvertes de grosses écailles, modifications des feuilles dont la base est devenue charnue et le limbe est resté rudimentaire (voir le cas analogue, *fig. 408*, *409*).

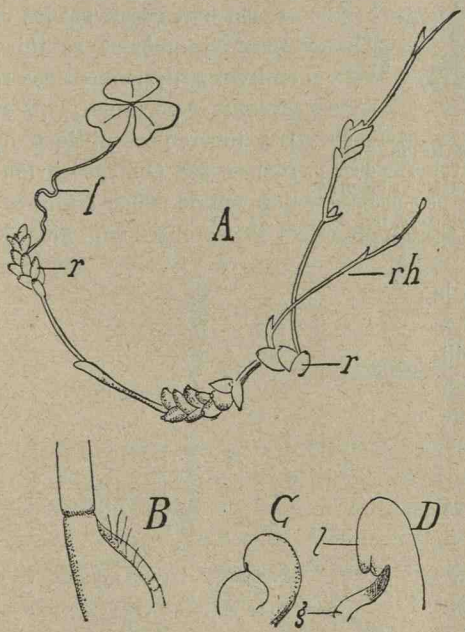


Fig. 410. — Oxalis acetosella. A, rhizome ramifié portant des feuilles rudimentaires *(rh)* ou des renflements basilaires du pétiole; après la chute de ce dernier ces renflements se gorgent de matières de réserve et fonctionnent à la façon des feuilles réservoirs; *f*, feuille qui va épanouir son limbe à la lumière.

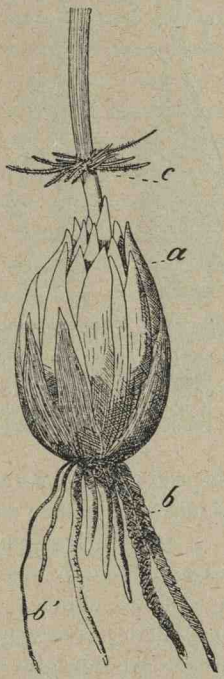


Fig. 411. — Lilium Martagon. Bulbe écailleux. *c*, racines qui naissent sur la tige un peu au-dessous du niveau de la terre et qui sont les appareils d'absorption principaux; *a*, écailles, c'est-à-dire feuilles rudimentaires charnues imbriquées; *b*, racines contractiles qui entraînent le bulbe dans le sol: *b*, une de ces racines contractiles desséchée.

Les bulbes sont également des tiges souterraines qui fonctionnent comme réservoirs; sur un rhizome ordinairement très court sont imbri-

quées des écailles charnues, feuilles restées à l'état primitif, mais dans lesquelles s'est fait un développement excessif de parenchymes. Parfois une ou deux feuilles constituent tout le bulbe sur la tige rudimentaire *(Allium sativum)*. Parfois, au contraire, les feuilles écailleuses charnues sont nombreuses, engainantes *(Allium Cepa)* ou simplement imbriquées *(Lilium Martagon) (fig. 411, 412)*.

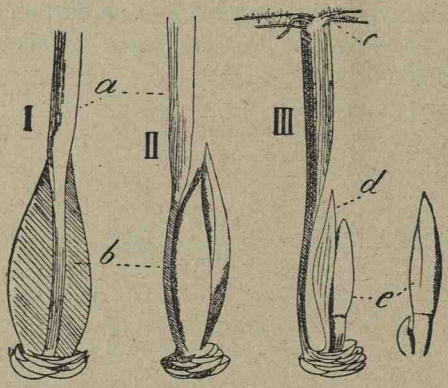


Fig. 412. — ***Lilium Martagon.*** *I,* dans ces figures on a enlevé les écailles dont on reconnaît l'insertion sur le plateau ; *b,* le bourgeon né à l'aisselle d'une des feuilles-écailles la plus interne ; III, on a encore enlevé les écailles du nouveau bourgeon-bulbe dont il n'y a plus que la feuille *d* en place ; *e,* tige de l'année prochaine terminée par un bourgeon floral.

En outre, souvent les racines elles-mêmes se tuberculisent et deviennent des réservoirs importants *(fig. 271)*. Les tubercules mi-tiges mi-racines des Ophrydées fonctionnent de même *(fig. 413)*.

Nombreuses sont ainsi les dispositions qui permettent à la plante d'accumuler des réserves.

Ces dernières sont solubilisées au début de chaque végétation sous l'action des ferments. On voit les réservoirs se vider progressivement ; les anciens articles se ratatinent et se dessèchent ou même finissent par se détruire par pourriture, tandis que leurs réserves émigrent vers les tiges aériennes et leurs appendices.

On remarque alors qu'au printemps ces réservoirs (racines et troncs) déversent en partie les réserves solubilisées dans les hadrocytes d'où elles sont entraînées avec la sève ascendante (v. p. 359), qui en ce moment, est, en effet, riche en matières organiques.

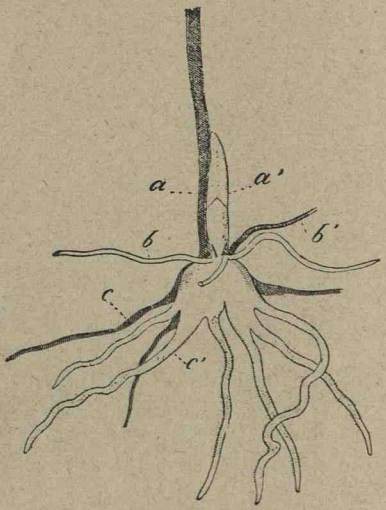


Fig. 413. — Tubercule mitigé mi-racine d'une Orchidée (*Gymnadenia conopea*). En arrière on voit en foncé le tubercule épuisé par le développement de l'axe florifère dressé *a* ; de l'aisselle d'une des feuilles inférieures est sorti un rameau-rhizome court qui se termine en un nouveau tubercule surmonté du bourgeon de l'an prochain *a'* ; *bb'*, racines adventives horizontales ; *c-c'*, racines terminant les lobes du tubercule.

Dans les arbres jeunes, la plus grande partie des réserves accumulées dans les parenchymes de l'écorce et du bois est dissoute au printemps lors de l'épanouissement des bourgeons. Les quantités de réserves qui sont ainsi accumulées pendant une période de végétation comportent (Hartig) de 5-20 % de l'accroissement annuel de la masse végétale *(Fagus)*. Si l'arbre est plus âgé, l'éclosion des bourgeons au printemps n'absorbe que les réserves des deux ou trois dernières couches annuelles accumulées dans le parenchyme ligneux.

Cependant, il n'en est pas de même en ce qui concerne les matières salines. Dans la carotte, que nous avons étudiée, et qui est une plante bisanuelle, la racine charnue qui s'est remplie de réserves organiques et inorganiques, pendant la période de croissance de la seconde année, alors que la plante fleurit, maintient sa composition sensiblement constante en ce qui concerne les matières minérales; elle fonctionne alors comme réservoir à niveau constant, comme un régulateur. La quantité de substances minérales étant alors dans les parties aériennes beaucoup plus considérable que dans la racine-réservoir, il est intéressant de constater que la racine qui a dû être traversée par ces matières salines a simplement fonctionné comme organe transmetteur et qu'elle a conservé sa teneur primitive en substances salines.

Croissance.

Nous réserverons à ce chapitre seulement les phénomènes par lesquels la plante augmente son volume, allonge ses parties, les divise et les étale.

On a décrit dans les chapitres consacrés à l'assimilation du carbone et des autres corps qui entrent dans la composition du végétal, le phénomène de l'augmentation de masse. Nous avons vu que l'accroissement en poids considéré dans son ensemble est chez les plantes herbacées une loi déterminée, exprimée par une hyperbole; cette même loi exprime l'augmentation en poids de chaque élément pris isolément.

C'est dire que le phénomène de l'augmentation en poids en fonction du temps peut être considéré comme une réaction chimique entre les aliments C. H. O. Az. P. S. provoquée par le germe, le catalysateur.

Cette idée développée dans plusieurs de nos travaux a été acceptée et développée. On parle maintenant d'autocatalyse, par quoi on entend la mise en train d'une réaction par un catalyseur dont la masse active augmente au cours de la réaction (v. *fig. 51)*.

Un exemple bien simple de croissance est celui qui nous est fourni par les bactéries filamenteuses. La *figure 414* donne l'allongement en série

linéaire, en fonction du temps, de la plante tout entière sortie d'une spore. Dans cette plante, où la différenciation ne joue qu'un rôle extrêmement subordonné, on peut constater que l'allongement total, qui peut être ici considéré comme identique à l'augmentation de masse, puisque le diamètre de la plante reste égal, que cet allongement suit la même loi que celle fournie par l'étude de l'augmentation en poids des plantes différenciées (v. p. 141).

Mais cette régularité est rarement réalisée ; la différenciation des tissus et des organes vient troubler ce schéma. Il est d'autant plus

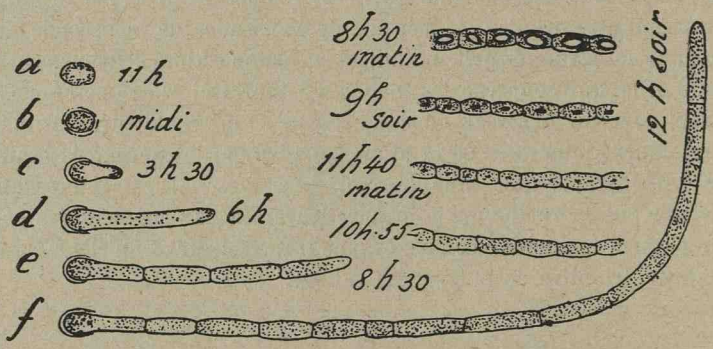


Fig. 414. — Germination de la spore, chez le *Bacillus ramosus* et retour à la spore; les tronçons de 10 h. 55 à 8 h. 30 du matin sont relatifs au développement de la spore. (D'après MARSHALL WARD.)

remarquable que malgré ces différenciations l'augmentation en poids, c'est-à-dire l'incorporation des matières à la plante vivante en croissance s'exprime par une courbe exponentielle d'une si remarquable régularité.

On peut également dans le phénomène de la dilatation ou de l'allongement reconnaître quelques règles générales.

Pendant la période d'allongement la respiration est le plus intense; elle diminue insensiblement à mesure que se fait le phénomène de différenciation.

On croyait précédemment que la turgescence était la cause de la dilatation et de l'allongement des cellules ; l'osmose et la turgescence qui en est une conséquence agiraient pour étendre les membranes comme une bulle de savon est distendue par la pression interne.

Mais comme, dans l'agrandissement de la cellule, l'épaisseur des parois ne diminue pas à mesure de l'âge, il a fallu convenir que si la turgescence joue un rôle, la membrane qui se maintient d'épaisseur uniforme

doit jouer son rôle également. D'autre part on a rapidement remarqué que les conditions suivantes sont nécessaires à la croissance :

Le protoplasma doit être vivant et en activité, c'est-à-dire susceptible d'effectuer les synthèses et les dislocations chimiques. Dès lors on conçoit que chez les plantes supérieures le manque d'oxygène arrête la croissance.

En général, les organes en croissance active ont une respiration active. Ainsi, alors que les plantes grasses et les xérophytes sclérophylles (plantes des lieux secs, à croissance lente) n'absorbent que de 0,07 ccm. d'oxygène par gramme de substance fraîche (*Cereus*, *Sedum*, *Picea* [feuilles], les mésophytes à croissance plus rapide en consomment de 2-7 ccm. (*Lupinus*, *Mirabilis*, *Triticum* sec. Aubert). On connaît l'intensité de la respiration des semences en germination, des bourgeons, des inflorescences et qui peut aboutir à une élévation considérable de la température. Il s'agit dans ces exemples de croissance très accélérée.

En outre, lorsqu'on parle de croissance active des membranes, il ne faut jamais oublier que cette activité n'est que relative; on n'a jamais observé de membranes en croissance après la destruction du plasma. A ce propos, il faut éviter de confondre croissance et gélification. Cette modification est parfois produite par des agents extérieurs vivants (bactéries ou ferments).

Tous les phénomènes de croissance étant sous la dépendance du plasma, nous ne pouvons connaître que le mécanisme de la croissance. En ce qui concerne la membrane, deux possibilités existent. La membrane croît par apposition ou par intussusception. Le problème consiste tout d'abord à expliquer comment le volume de la cellule augmentant, l'épaisseur de la membrane peut se maintenir.

Imaginons que, sous l'influence d'une pression interne, la membrane s'amincisse; au fur et à mesure de cette extension, de nouvelles couches, lamelles, pourraient venir se déposer sur la membrane externe et maintenir l'épaisseur constante. C'est ce phénomène auquel on a donné le nom d'*apposition*. On a opposé à cette théorie celle de l'*intussusception;* celle-ci se ferait par pénétration du liquide nourricier dans l'épaisseur de la membrane et cristallisation ou coagulation des micelles entre les micelles déjà condensés; ceux-ci seraient ainsi écartés les uns des autres par l'intercalation des nouveaux. En supposant que ces micelles fussent colorés au préalable, les nouveaux micelles incolores venant se placer dans l'intervalle entre les premiers, la masse prendra une teinte plus pâle. C'est ce qu'on a parfois pu démontrer en colorant au moyen du rouge Congo (substance absorbée par la cellulose), les rhizoïdes des Mousses; le sommet en croissance diminue l'intensité de sa coloration, tandis que les parties plus anciennes restent colorées comme au début.

Ces membranes sont-elles sécrétées ou détachées par le protoplasma? Rappelons tout d'abord que le protoplasma adhère à la membrane et que rien ne démontre qu'il ne soit pas intimement associé à cette dernière. On a vu que dans une plasmolyse bien faite on remarque aisément cette union intime *(fig. 3)*. Nous savons en outre que beaucoup de membranes sont traversées par des filets protoplasmiques extrêmement ténus.

La sécrétion de la membrane se fait parfois d'une manière presque instantanée autour des protoplastes nus *(Vaucheria)*; peu d'instants après avoir exprimé une goutte de plasma, hors du tube d'un *Vaucheria* on peut déceler, au moyen du Congo, une jeune membrane très adhérente. Y a-t-il dans ce premier phénomène transformation de l'ecto-

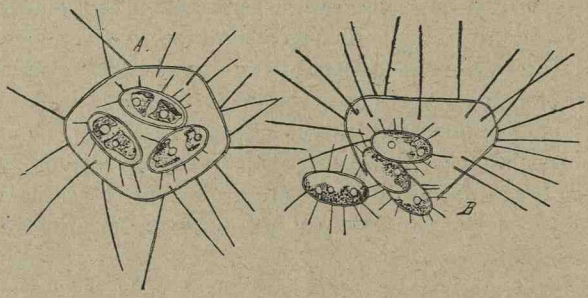


Fig. 415. — ***Chodatella echidna.*** *A*, cellule mère munie de piquants, dans l'intérieur de laquelle se différencient les membranes des cellules filles; *B*, émission des cellules filles munies de piquants sur leur membrane.

plasma en membrane ou s'agit-il d'une sécrétion? C'est ce qu'il est impossible de dire actuellement. Mais lorsque la membrane est construite, on peut s'assurer que des modifications peuvent se passer dans la membrane ou à sa périphérie sans qu'on puisse les attribuer à une transformation directe du plasma en membrane. Ceci est surtout évident dans le développement des sculptures si variées ou des excroissances qu'on observe au pourtour des Protococcacées. Lorsque les spores de ces plantes sont émises, leur membrane ne possède pas encore à sa périphérie les dessins ou les aiguillons caractéristiques pour chaque espèce. Ces sculptures extra-membraneuses n'ont pu se former que par cristallisation sur place d'une substance nutritive excrétée par le plasma *(fig. 415)*. Pour expliquer ces dessins et ces excroissances, on a voulu faire intervenir un plasma qui serait à la périphérie de la membrane. Mais les preuves avancées sont peu convaincantes.

Il est cependant des cas où la croissance de la membrane par apposition est certaine. En particulier cela est évident dans le cas des gaines

des Schizophycées et chez les Algues qui pénètrent dans les pierres calcaires. On voit chez ces plantes les nouvelles lamelles rompre les précédentes et continuer l'allongement du filament.

Quelle est la part jouée dans le phénomène de l'allongement par la pression osmotique? De nombreuses expériences démontrent que les cellules en croissance active sont aussi celles où s'exerce la turgescence maximum. Pour étudier le phénomène de l'allongement à ce point de vue, on se sert ordinairement de plantules sur les racines ou les tiges desquelles on porte des lignes équidistantes au moyen de l'encre de Chine, par exemple, de mm. en mm. Si on détermine au bout d'un temps donné, 10 h.-24 h., l'allongement, on remarque que certaines régions sont caractérisées par une grande rapidité de croissance.

	XII	XI	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I	
24 h.	0	0	0,2	0,6	0,7	0,8	2,0	3,5	6,5	8 0	2,5	1,8	*Vicia Faba* (SACHS)
	0	0	0	0	0	0,3	0,5	1,5	3,0	5,5	4,5	0,5	*Phaseolus vulgaris* (SACHS)

Ces régions sont situées à une faible distance du sommet de la racine. Pour mettre bien en évidence cet accroissement, on peut le porter en graphique (v. *fig. 416)* en fonction du temps.

Heure	0	3	6	9	12	15	18	21
X	1,0	1,2	ne s'accroissent plus.					
IX	1.0	1.5	—	—	—	—	—	—
VIII	1,0	1,8	—	—	—	—	—	—
VII	1,0	1,8	2,0	—	—	—	—	—
VI	1,0	1,6	2,8	—	—	—	—	—
V	1,0	1,2	2,8	4,2	4,6	—	—	—
IV	1,0	1,1	1,4	3,2	5,0	6,4	—	—
III	1,0	1,0	1,2	1,4	2,2	4,4	6,8	8,6
II	1,0	1,0	1,0	1,0	1.2	1,2	1,8	3,0
I	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1.6

On remarque que dans cette expérience au bout de la troisième heure l'allongement maximum est dans la zone VIII et qu'à mesure que le temps avance ce maximum se déplace vers le sommet de la racine. Or il se trouve aussi que la région qui présente le maximum d'allongement est celle qui, par plasmolyse, montre le raccourcissement le plus grand. Il suffit pour s'en assurer de mettre l'organe qui s'allonge dans un bain plasmolysant pour le voir se raccourcir; cependant le raccourcissement est toujours inférieur, souvent très inférieur, à la valeur de l'allongement constaté. Par conséquent, même durant la période active, il y a croissance active de la membrane. Tout autour de la cellule turgescente la membrane est distendue; après plasmolyse elle se raccourcit en

vertu de son élasticité, mais seulement de la quantité qui n'est pas le résultat de l'allongement définitif de la membrane dû à une croissance positive.

Grâce à la force osmotique, les cellules qui s'allongent gardent leur turgescence et se remplissent complètement d'eau; la turgescence a donc pour effet de distendre les membranes et de donner aux organes jeunes, en voie de croissance, la rigidité nécessaire.

Pour démontrer l'importance et la réalité de la croissance de la membrane, on peut avoir recours aux tissus lacuneux : on voit ici clairement que les différentes zones des membranes croissent avec une inégale vitesse. Des cellules primitivement accolées se détachent l'une de l'autre par croissance active de certaines zones; les portions de membranes par lesquelles les cellules confinent les unes aux autres s'allongent peu. Finalement, il y a écartement de cellules et production d'un parenchyme étoilé soit parce que la portion de membrane en croissance se replie vers le centre, soit parce que sous l'influence d'une pression interne augmentée corrélativement il y a évagination *(fig. 71)*.

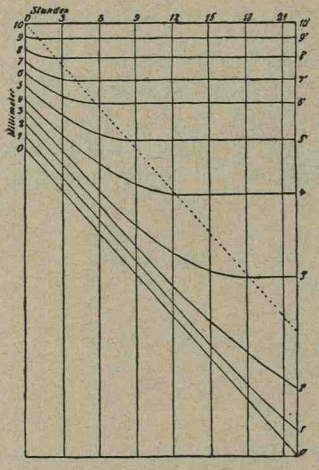


Fig. 416. — Graphique représentant l'accroissement des zones en fonction du temps. (D'après SACHS, ex-JOST, Physiologie.)

On cherchera de même à déterminer dans les tiges et les feuilles les zones d'allongement; on verra qu'il y a une foule de variantes. Chez beaucoup de végétaux, il existe au-dessous du bourgeon terminal une zone d'allongement qui se déplace vers le sommet de la même manière que celle de la racine; la même chose se répétant pour les rameaux, le développement est acropète; chez d'autres plantes, comme les Graminées, il existe en outre à la base de chaque entrenœud une zone d'allongement qui peut fonctionner à divers moments (v. *Géotropisme)*.

Dans le *Fritillaria imperialis* dont les feuilles sont verticillées, un seul des entrenœuds s'allonge pour porter l'inflorescence; les autres restent courts. Parfois (chez les plantes à feuilles opposées) un entrenœud reste court, mais chaque entrenœud suivant prend un accroissement intercalaire plus ou moins considérable.

On a montré combien sont variables les conditions d'allongement et de développement des différentes parties d'une feuille. Qu'on se rappelle l'accroissement intercalaire des pétioles, le développement pleuroplaste

de quelques limbes, la genèse strictement acropète des feuilles des Fougères.

La vitesse d'allongement peut être étudiée pour chaque entrenœud en particulier ou pour l'axe total. Si ce dernier constitue un tout dominé par une seule zone d'allongement, comme celle étudiée à propos des racines, la courbe sera continue.

Fritillaria imperialis entrenœud (hampe florale).

Jours	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	2	5,2	6,1	6,8	9,3	13	12,2	8,5	10,6	10,3
»	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
	6,3	4,7	5,8	4,4	3,8	2	1,2	0,7	0,0	

On peut également choisir une zone transversale, située au voisinage du sommet d'une plante, et mesurer la longueur de cette zone à des temps égaux jusqu'à ce que la zone considérée ne s'allonge plus. Les courbes figurent la marche de la croissance de la zone choisie en fonction du temps. Faible au début, la vitesse de croissance augmente avec le temps, passe par un maximum, puis décroît jusqu'à devenir nulle. Mais lorsque l'axe ne peut être considéré comme continu, chaque zone croissant en son temps avec plus ou moins d'intensité, on ne reconnaîtra plus cette irrégularité; il y aura des allongements brusques suivis d'arrêts ou de diminution de vitesse. Le phénomène étant sous la dépendance de facteurs nombreux, comme l'humidité, la chaleur, la lumière, on conçoit que la courbe d'allongement total présente plus d'une irrégularité.

Le phénomène de l'allongement ou de la croissance en général ne peut présenter la simplicité du phénomène de l'augmentation de poids étudié précédemment. En effet, il s'agit ici non pas d'une simple extension, mais d'une augmentation de volume jointe à une différenciation interne, souvent très compliquée. En outre, l'inégal allongement en lumière et dans l'obscurité complique l'analyse du phénomène. Cependant, si on suppose que les régions en croissance se maintiennent semblables à elles-mêmes, toutes choses étant égales d'ailleurs, la rapidité d'allongement devrait croître selon une courbe exponentielle (v. *fig. 51)*. C'est ce qui paraît réalisé au début de la croissance. Supposons que chaque zone de l'organe considéré s'allonge en un jour d'une quantité double, le second jour la croissance serait quatre fois plus forte, le troisième jour huit fois, et ainsi de suite (v. p. 141). On a calculé pour l'allongement de la zone de croissance du *Vicia Faba* (racine) en admettant les suppositions ci-dessus et en supposant que, en $^2/_3$ de jour, l'allongement est doublé, la courbe théorique de croissance.

Longueur en millimètres :

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	jours
observé	1	2,8	6,5	23,5	40,0	57,0	71,3	78,5	78,5	mm.
calculé	1	3	8	24	64	—	—	—	—	mm.

La concordance est satisfaisante pour le début, c'est-à-dire jusqu'au troisième jour, puis, pour des causes d'inhibition dont l'analyse est encore à faire, il y a diminution. Il s'en faut cependant de beaucoup que l'allongement présente cette régularité.

Parmi les causes qui interviennent pour accélérer ou ralentir la croissance, en supposant les facteurs externes constants, il y a surtout les phénomènes contraires de condensation et de dislocation ou d'hydrolyse. Nous avons déjà signalé plus haut l'action inhibitoire exercée sur un procès enzymatique par l'accumulation des produits de la réaction, dont la présence finit par arrêter complètement l'effet du ferment. De même les organes, après avoir passé par une période d'allongement, atteignent un optimum, à partir duquel il y a décroissance et, finalement, arrêt. Cet arrêt se traduit chez beaucoup de végétaux par la période de repos, repos hivernal ou de sécheresse chez les plantes des régions plus chaudes.

Cette autorégulation s'explique donc par la comparaison avec des réactions chimiques de catalyse arrivant d'elles-mêmes à un état de ralentissement ou d'équilibre. Un exemple souvent étudié et toujours encore incomplètement compris est celui de la germination des tubercules de la pomme de terre *(Solanum tuberosum)*. Ces tubercules, après avoir passé par un temps de repos, se mettent à pousser des stolons, qui, si cette germination se fait à l'obscurité et dans des conditions sensiblement égales, finissent, après s'être beaucoup allongés, par produire à leur tour de petits tubercules à leur extrémité. Ces tubercules alors passent par un temps de repos et germent à leur tour au printemps. Dans ce cas, il est facile de s'assurer que deux phénomènes contraires tendent, selon les circonstances, à changer l'équilibre. Le phénomène de synthèse tend à diminuer avec l'accroissement des tubercules pour s'arrêter presque complètement; alors le phénomène d'hydrolyse subordonné jusqu'alors augmente insensiblement, les produits de l'hydrolyse s'accumulent, ainsi que la diastase correspondante jusqu'au moment où la quantité de sucre est telle que le tubercule est mûr; alors commence la germination facilitée par l'hydrolyse qui, par l'accumulation de produits solubles, favorise le pouvoir osmotique, par conséquent la croissance. On a constaté que l'abaissement de température, qui empêche les condensations c'est-à-dire les synthèses et qui favorise l'hydrolyse (ce qui produit les pommes de terre douce), prépare à la faculté de germination qui s'effectue ensuite à

une température plus élevée. On s'est servi de cette indication pour forcer certaines plantes horticoles à pousser plus vite. On a aussi substitué à l'influence du froid qui arrête ou diminue excessivement les synthèses et en particulier la formation d'amidon, celle des anesthésiques, comme l'éther ou le chloroforme. Sous l'influence de ces narcotiques qui arrêtent l'amylogénèse, mais n'altèrent pas l'amylolyse, les plantes accumulent des sucres pendant la période de repos et sont, à condition qu'on leur fournisse plus tard la température convenable et l'eau, capables de pousser plus vite leurs bourgeons foliaires et floraux. (Forçage des Lilas et d'autres plantes).

CHAPITRE VII

FONCTIONS DE RELATION

Dans les chapitres précédents nous nous sommes efforcé de décrire le végétal et le fonctionnement de ses appareils comme s'il n'était qu'un appareil de physique, une machine ordinaire.

Mais ce n'est pas là toute la plante; les forces extérieures, telles que chaleur, lumière, force cinétique, dans lesquelles elle puise l'énergie et qu'elle transforme en travail ou accumule dans son potentiel, agissent en outre sur chacune de ses fonctions, accélérant leurs vitesses jusqu'à un équilibre, ou les ralentissant lorsque l'optimum est dépassé.

Cette action des causes extérieures pour accélérer positivement ou négativement les réactions (lumière, température, humidité, pression, etc.) est encore facilitée par l'émission dans les cellules et dans des conditions données de catalysateurs internes, sels, acides, ferments qui, spécifiques pour plusieurs réactions, interviennent à leur tour pour modifier le sens ou la valeur de ces réactions.

Ainsi la température a une action marquée sur le phénomène d'oxydation; mais il est très probable, pour ne pas dire certain, qu'à côté de ce facteur il y a celui des ferments oxydants qui rendent possibles ou accélèrent ces oxydations à la température ordinaire. Ces ferments eux-mêmes sont plus ou moins sensibilisés, c'est-à-dire rendus plus agissants par la présence ou l'absence de certains métaux, comme le fer, le manganèse, etc.

La concentration des matières solubles oxydables, la présence ou l'absence des acides, la rapidité avec laquelle peuvent se former des corps intermédiaires actifs (peroxydes), l'accumulation des produits de l'oxydation incomplète, comme les acides organiques, ou des déchets, comme l'alcool, l'anhydride carbonique, tous ces facteurs entrent en ligne de compte durant le phénomène de l'oxydation intracellulaire, et selon leur intensité de formation accélèrent la combustion jusqu'au moment où leur accumulation devient un empêchement à cette accélération, qui décroît en conséquence. L'optimum pour chaque réaction est en fonction d'un facteur, les autres restant identiques à eux-mêmes durant toute la réaction, c'est le moment à partir duquel, sous l'influence de ce facteur,

une modification produite par lui devient telle qu'elle s'oppose à son action. Cela est dû souvent à l'accumulation progressive d'un corps chimique, comme par exemple dans l'hydrolyse du sucrose par la sucrase, où, lorsque la quantité de lévulose dépasse une certaine proportion, celle-ci retarde la vitesse.

D'autres fois l'augmentation de la valeur d'un facteur provoque à un certain moment la mise en train d'une nouvelle réaction ou la suppression d'un facteur jusqu'alors actif.

Ainsi, pour choisir un exemple simple, dans la diastase qui réunit la fonction amylotique et dextrinolytique on voit, avec l'élévation de la température, la seconde diminuer et même disparaître, tandis que la première se maintient. L'action du ferment aux températures plus élevées se trouve donc entravée; il y a un optimum. Comme on ne peut établir à chaque moment la part de chacun de ces facteurs, on étudie le phénomène tel qu'il se présente à nous en fonction de l'un des facteurs, le temps ou la température. Tous les physiologistes savent cependant que cela est une manière de simplifier l'expression du phénomène, mais qu'on ne le décrit nullement tel qu'il se passe réellement. Chaque énoncé n'est vrai que pour l'objet considéré et dans les limites choisies.

Or, s'il en est ainsi lorsqu'il s'agit de fonctions relativement simples, la complication grandit encore quand nous cherchons à établir la loi des fonctions dites de relation.

Les chapitres précédents ont traité des états dynamiques des végétaux, de la captation et de la transformation de l'énergie dans la machine végétale, de la répartition des matières qui, prises dans le milieu, servent à édifier la machinerie. Enfin, nous avons décrit la structure de la plante, les phases successives par lesquelles elle passe pour arriver à constituer l'appareil végétatif.

Il s'agit maintenant de dire comment cet organisme va pouvoir se maintenir dans ce milieu excessivement changeant. La machine vivante est éminemment instable : trop peu de lumière, trop de lumière, une température plus élevée que celle à laquelle elle est accordée, trop ou trop peu d'humidité mettent son existence en danger continuel. Dans ce va-et-vient incessant, au milieu des concurrents qui poussent en grand nombre, l'organisme, par un jeu de régulation automatique, trouve un nouvel équilibre ou disparaît.

On apprend en physique que les divers résonateurs ne vibrent à l'unisson que vis-à-vis d'un son donné; ils sont insensibles aux autres sons. La plante répond de même aux impressions les plus variées par une réaction positive ou négative ou ne répond pas à ces causes excitantes.

La propriété de réagir est générale à tout état dynamique et matériel. On connaît la loi qui dit que : si l'équilibre d'un système est troublé par

une cause extérieure, il se produit des réactions qui tendent à travailler en sens contraire de cette action.

Le mécanisme par lequel s'établit, vis-à-vis d'un facteur externe, un nouvel état d'équilibre dans le végétal est le plus souvent obscur. Parfois nous saisissons quelles sont les dispositions changées par lesquelles la réaction devient manifeste, mais nous ignorons presque toujours les causes profondes qui ont déclenché la machinerie. Il n'est pas une des questions traitées précédemment qui ne devrait être reprise à ce point de vue. Nous nous bornerons à étudier celles dans lesquelles l'automatisme du végétal est particulièrement évident.

Morphogénèse

On appelle morphoses les états d'équilibre morphologique ou anatomique réalisés sous l'influence de facteurs connus.

On parlera alors de photomorphose (lumière), scotomorphose (obscurité), thermomorphose (chaleur), hydromorphose (humidité), xéromorphose (sécheresse), géomorphose (gravitation), rhéomorphose (courant), biomorphose (action d'un être vivant), automorphose (régénération), etc. En employant ces termes et en décrivant les états d'équilibre morphologiques, nous évitons provisoirement le terme d'adaptation, qui semble inclure une idée de finalité. Nous limitons le problème à une question de causalité. Il ne faudra pas oublier que dans ce domaine plus que dans d'autres, il sera difficile de trouver des expressions générales. Chaque plante, chaque organe de plante étant une machine spéciale, ne peut répondre aux actions extérieures que d'une manière qui dépend de la nature et de l'arrangement de ses parties ou de celles de son plasma. On ne devra pas non plus oublier que l'énergie dépensée pour effectuer le travail de réaction peut être prise à une tout autre source qu'à celle dont le potentiel détermine l'évolution. Pour qu'une morphose s'effectue, il faut tout d'abord, dans la plante, l'énergie accumulée nécessaire au travail à effectuer, secondement le clavier qui permet à l'organe d'être ébranlé d'une certaine manière, enfin le facteur extérieur qui agit comme amorce.

C'est en quelque sorte une catalyse; le facteur extérieur ne prend pas part à la réaction, ou tout au moins ne le retrouve-t-on pas modifié à la fin de la réaction. Cependant, comme nous l'avons vu pour les catalyseurs, sa masse ou son intensité intervient jusqu'au moment où un excès n'a plus d'action.

Certains auteurs modernes ont cru trouver du nouveau en insistant

sur la dépendance excessive de la plante vis-à-vis du milieu. Chaque état est conditionné et c'est, certes, un travail important et nécessaire que de déterminer quels sont les facteurs du développement. On sait depuis longtemps qu'il n'y a pas dans le développement d'une plante un plan et une succession fixe, mais que chaque état, chaque stade est conditionné par l'état précédent et par des facteurs extérieurs nombreux. En étudiant les morphoses, nous ne voulons pas prétendre que ce sont des cas particuliers. Ce sont des cas dans lesquels la dépendance morphologique vis-à-vis d'*un* ou de *plusieurs facteurs est connue.*

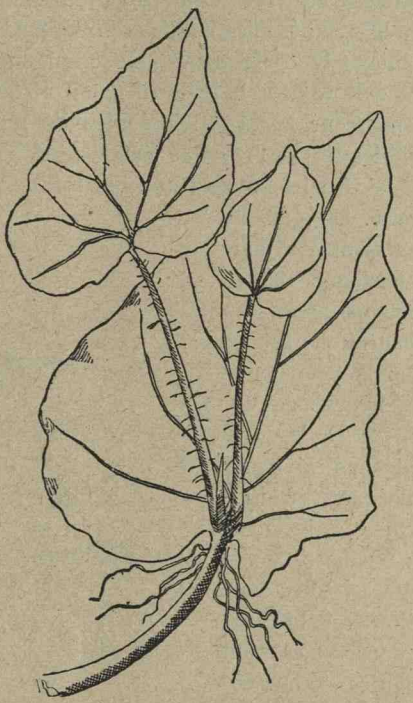


Fig. 417. — Feuille détachée du *Begonia Rex* émettant pousses foliaires et racines.

Il faut cependant éviter l'écueil de penser que, parce qu'on a établi entre l'apparition d'un procès morphologique et un facteur physique une relation constante (dans les conditions choisies de l'expérience), ce facteur a nécessairement une action directe. Ainsi la lumière induit

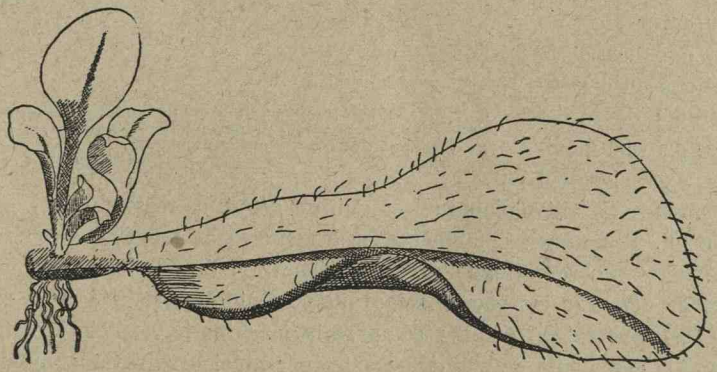


Fig. 418. — Feuille détachée d'une Gesnéracée émettant sur le sable humide pousses et racines.

plus d'une morphose. Mais nous savons que la lumière favorise la photosynthèse, accélère certaines oxydations, favorise la transpiration, accélère la synthèse des matières protéiques par les organes verts, inhibe ou avantage la croissance. Son action sur la matière végétale peut donc être très variée; il faudrait dans chaque cas connaître la modification amenée par la variation d'intensité lumineuse. Savoir ensuite si cette modification a provoqué directement ou indirectement la morphose. Il semble le plus souvent que l'action des excitants morphogènes soit indirecte. En effet, ils n'agissent ordinairement que sur le développement des primordiums cachés dans la profondeur du bourgeon (v. *fig. 115)* lesquels sont soustraits, par conséquent, à l'influence directe de ces causes extérieures. Sous leur action dans le végétal, les sucs sont modifiés; cela produit, dans le point végétatif, une déviation dans le développement habituel. Nous avons essayé de montrer *(fig. 136-140)* que des accélérations ou des inhibitions de croissance peuvent modifier excessivement l'apparence définitive d'appendices qui, au début, se ressemblaient excessivement. Il faudrait combiner avec les études de morphogénèse expérimentale des observations d'organogénie en fonction de facteurs connus. Tout ce domaine est encore remarquablement obscur.

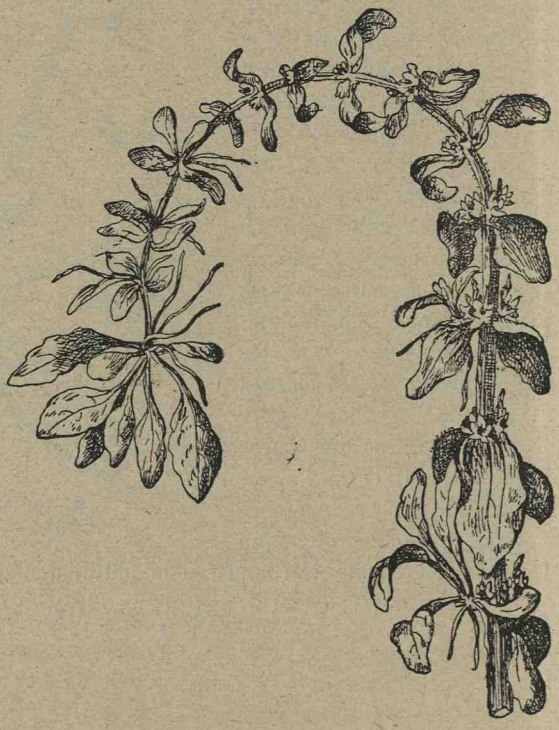


Fig. 419. — *Ajuga reptans.* Bouture de l'inflorescence placée dans l'eau le 17 mai 1902 (dans un Thermostat 27°); en juin il s'est produit une rosette qui retombe par son poids.
(D'après L. KLEBS.)

C'est avec raison qu'on a comparé la machinerie végétale à certains appareils construits de manière à effectuer plusieurs travaux, ainsi un orchestrion automatique; pour le mettre en mouvement, il suffit parfois

de toucher un bouton électrique, c'est l'excitant; le contact étant établi (irritation, excitation), l'énergie, contenue jusqu'ici, se déroule régulièrement, met en action une machinerie compliquée et finit par produire une musique qui n'a aucune analogie avec l'action excitante première de l'établissement du contact électrique. En outre, la musique jouée par cette machine n'est pas déterminée par la qualité d'énergie qui intervient, car cette dernière pourrait être utilisée à un tout autre travail. La *qualité*



Fig. 420. — *Id.*, Bouture d'inflorescence faite le 9 juin et placée dans une solution nutritive. Le 19 sept., le sommet était transformé en rosette foliaire (KLEBS.)

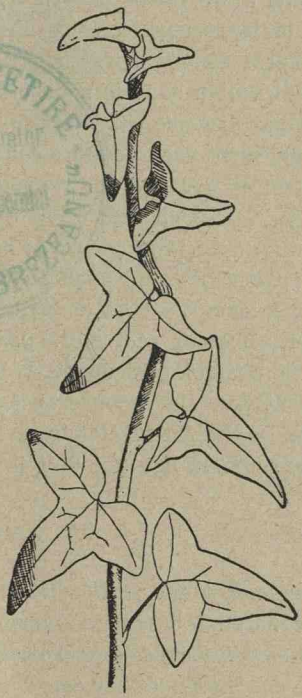


Fig. 421. — Rameau dorsiventral de l'*Hedera Helix*.

de la musique *dépend de certains détails de construction.* L'introduction d'un autre rouleau fait résonner une autre musique. Mais de même qu'on ne peut varier indéfiniment la musique jouée, on ne peut provoquer dans la plante que les réactions dont la plante porte en son fond intime la potentialité.

Cependant, la plante ne doit pas être considérée comme une boîte à

musique, qui n'aurait qu'un rouleau; non plus comme un instrument rigide, mais comme un système où les rouleaux sont interchangeables. Cette image est, d'ailleurs, grossière et pourrait avantageusement être remplacée par celle donnée par des équilibres chimiques variés. Lorsqu'on aura déterminé le facteur qui intervient pour modifier indirectement la structure, par exemple qu'on aura établi expérimentalement la dépendance d'une morphose, vis-à-vis de la lumière, il faudra bien se garder de penser que cette action est nécessairement spécifique. La lumière a produit dans l'organisme une modification très probablement d'ordre chimique, qui, à son tour, a modifié la succession du procès d'évolution. Or toute autre cause, capable d'amener la même modification chimique, aura indirectement le même effet. Si nous classifions actuellement les morphoses d'après leurs facteurs connus, c'est parce que nous ignorons la modification dans le métabolisme chimique ou physique, qui est provoqué par exemple par le facteur lumière, mais qui pourrait être déclenché également par une autre cause dans des conditions à déterminer.

Nous ne pouvons pas provoquer dans une plante une réaction quelconque, mais seulement celles auxquelles elle est accordée. Prétendre le contraire, c'est faire comme le bateleur dont toute la divination consiste dans l'existence d'un compère avec lequel il s'est entendu.

Ici le compère c'est la plante, quand on en connaît la potentialité; l'expérimentateur peut alors provoquer à coup sûr une réaction, mais pas une réaction quelconque. L'étude des morphoses consiste donc exclusivement dans la découverte des possibilités cachées dans le sein du plasma végétal, c'est établir la loi morphologique d'un être, autrement dit, marquer le lien qui unit la forme aux actions incidentes.

Morphoses.

Automorphoses et Régénération. — Nous décrivons sous le terme de régénération la réaction morphologique qui succède à un traumatisme et qui consiste à régénérer l'organe blessé ou supprimé. C'est, en quelque sorte, une morphose par corrélation.

Une cellule blessée d'algue régénère souvent la portion enlevée; on a constaté également le même fait dans les poils urticants des orties, dont la pointe brisée peut être régénérée par le plasma, à condition que le noyau soit présent et intact. Des racines régénèrent, lorsqu'elles ont été fendues en long, leur cylindre central.

En général, lorsqu'on maintient la blessure dans une atmosphère suffisamment humide, il se produit un néoplasme, c'est-à-dire de nouveaux tissus aux dépens des cellules vivantes bordant la surface libre. En d'autres termes, il apparaît un méristème, des assises génératrices.

La feuille a été parfois considérée comme un appendice de valeur caulinaire, dont l'un des flancs, le supérieur, est appauvri ou rudimentaire. Nous verrons que sa formation est sous la dépendance de plus d'un facteur, en particulier de la lumière. Tant que la feuille est liée à la tige, elle ne poursuit pas son développement, mais si, la détachant, on s'en sert comme d'une tige pour la production de bourgeons adventifs, qui naissent du limbe, on voit chez presque toutes l'activité du cambium se réveiller et le faisceau s'épaissir. Chez les *Torenia asiatica* on arrive ainsi à pro-

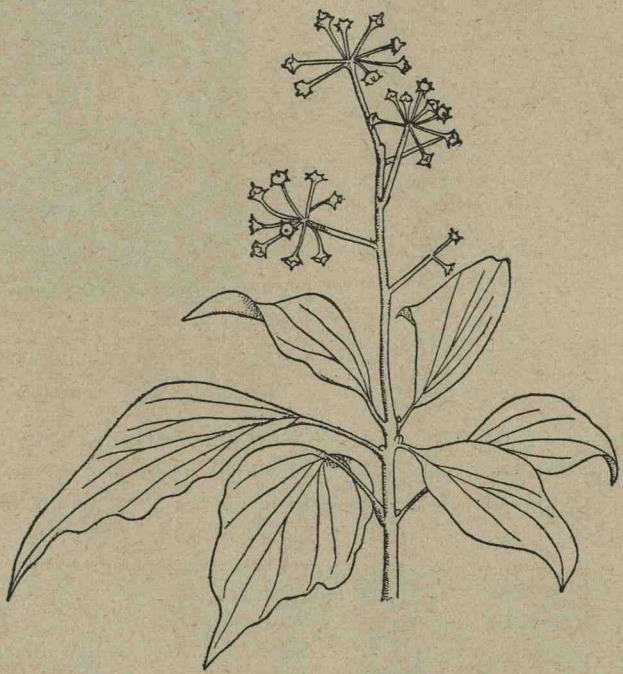


Fig. 422. — Rameau fructifère radiaire de l'*Hedera Helix*.

voquer dans le faisceau médian un réveil de croissance, par lequel les parenchymes fasciculaires, soit sur les côtés du bois, soit au-dessus des protoxylèmes entrent en division; ce développement est celui qui se fait normalement dans beaucoup de pétioles de plantes à gros limbe. Finalement, un anneau complet de cambium s'établit et l'épaississement de l'anneau libéro-ligneux se poursuit comme dans une jeune tige. On a donc réussi à changer le type de la structure foliaire bilatérale en une structure radiaire caulinaire.

L'action des blessures consiste très probablement en une modification

des tensions réciproques cellulaires. La tension étant modifiée par l'existence d'une surface libre, et l'accès de l'oxygène étant différent de ce qu'il était précédemment (v. p. 144), la direction des cloisonnements en est déterminée par la direction d'allongement vers la surface libre. On conçoit que les assises génératrices

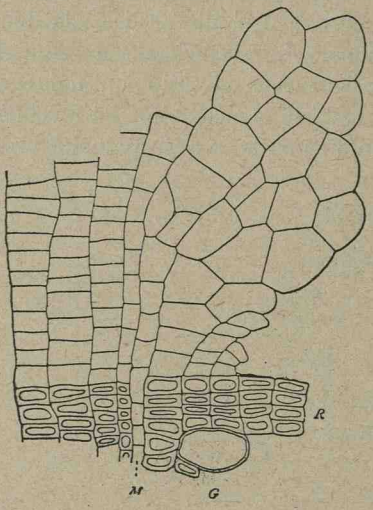


Fig. 423. — Formation d'un cal par multiplication de cellules à partir d'une assise génératrice au-dessus du bois (R). (D'après KÜSTER,)

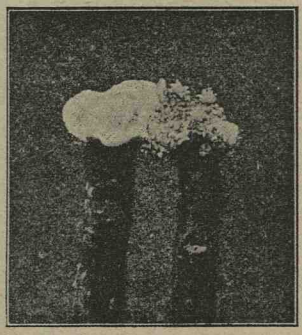


Fig. 424. — Deux cals (basal et apical) de *Populus* rapprochés et greffés. (D'après SIMON.)

déjà existantes soient les premières à fonctionner et que le cal procède le plus souvent par prolifération des cellules cambiales. Ainsi naissent les cals qui finissent par recouvrir les blessures. Pendant un temps, ces



Fig. 425. — Deux cals apicaux de *Populus* proliférant en bourgeons feuillés.

nouveaux tissus restent indifférenciés, mais tout aussi souvent ils se raccordent aux anciens par une différenciation correspondante.

C'est sur cette propriété qu'est basée la méthode de la greffe, par laquelle on implante un rameau sur un autre; en général, les cals des pôles de même signe se soudent difficilement, tandis que s'ils sont de signes contraires, l'union se fait facilement.

Chez le *Populus nigra* et le *P. canadensis (fig. 424, 425)*, ce n'est pas que le cambium, mais tous les tissus vivants qui prennent part à la formation du cal.

Parmi les phénomènes de morphoses corrélatives ou *automorphoses*, il faut placer les régénérations à partir d'organes détachés, comme feuilles de *Begonia (fig. 417, 418)*, de *Bryophyllum*, etc., hors des tissus desquels sort une plante complète. Ici, lorsque l'organe est en place, il est inhibé dans sa croissance par sa liaison avec le tout, avec l'ensemble. Si on vient à le détacher, ces causes inhibitrices n'agissant plus, il peut, si l'humidité est suffisante, être le point de départ d'un nouvel être, bien qu'au point de vue de la nutrition il soit moins favorisé que lorsqu'il était attaché à la plante entière. Il en est de même dans le marcottage tel qu'il se présente chez beaucoup d'arbres dont les branches pendantes, dorsiventrales, lorsqu'elles viennent à toucher le sol, s'enracinent (hydromorphose), puis s'étant en quelque sorte libérées pour ce qui est de la nutrition, se relèvent et prennent la morphologie d'un arbre. Ainsi se comportent le *Picea excelsa* et le *Fagus sylvatica*.

De même, si on vient à couper une tige florifère de l'*Ajuga reptans* et qu'on s'en serve comme bouture, le sommet qui, en temps ordinaire, se comportait comme point végétatif d'inflorescence, se métamorphose en point végétatif de pousse feuillée qui peut même se terminer par une rosette (v. *fig. 419)*.

En somme, dans chaque végétal, à côté des excitants externes, il y a les dépendances mutuelles des organes, sorte de milieu interne dont la résultante de toutes les actions est la morphologie des organes en place. Il y a aussi l'intervention des fonctions de respiration, d'assimilation, de circulation et de transpiration. A un certain point de vue, on peut dire qu'il y a inhibition si tel organe, détaché ou libéré autrement, prend une évolution spéciale, tandis que, en dépendance, vis-à-vis de l'ensemble, il se comporte autrement. Ainsi, dans le *Berberis vulgaris*, où les feuilles des rameaux courts sont larges, tandis que celles des rameaux longs sont trifurquées et spinescentes. Si on supprime le sommet du rameau long, les rameaux courts s'allongent, leurs feuilles prennent peu à peu la forme de celles d'un rameau long normal *(fig. 176)*

Dans le Lierre *(Hedera Helix)*, la structure de la tige, lorsqu'elle est jeune est rampante, et la disposition des feuilles la caractérise, comme

pousse dorsiventrale, puis, avec l'âge, les pousses qui portent des fleurs

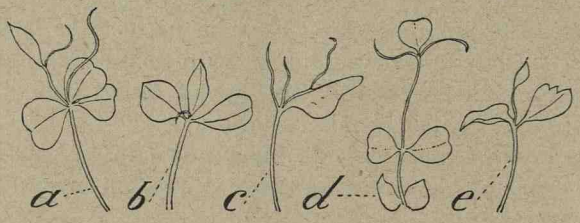


Fig. 426. — Phyllodies des vrilles du *Pisum sativum*. (D'après MANN.)

deviennent radiaires *(fig. 420, 422)*; leurs feuilles sont peu ou ne sont pas découpées.

On peut maintenir cette forme en la bouturant, ce qui montre que la raison d'être est dans le tonus du point végétatif, mais si des pousses adventives naissent accidentellement elles reprennent la structure dorsi-ventrale et les feuilles trifurquées du début.

On peut provoquer la phyllodie des primordes de vrilles du *Pisum sativum* en enlevant toutes les feuilles. Alors ce qui devait devenir vrille se développe plus ou moins en folioles. (v. *fig. 426)*.

On voit par ces exemples combien forte est la dépendance mutuelle des organes. Toutes les potentialités n'arrivent pas à se manifester. La corrélation est inhibitoire pour plusieurs, excitante pour d'autres.

En enlevant les feuilles jeunes ou même en sectionnant simplement la nervure, on arrête dans les tiges le développement des traces foliaires correspondantes.

Dans les morphoses en fonction des excitants externes, il s'agit également d'équilibres nouveaux résultant d'une modification des constellations internes sous l'influence des excitants externes. Toute cause externe ou interne agissant ordinairement sur le développement est donc susceptible, lorsqu'elle est modifiée, de



Fig. 427. — *Alyssum calycinum*; *a*, plante nanifiée par la sécheresse; *b*, plante qui, enfoncée dans des sables en pente, a poussé des rameaux de manière à disposer ses rosettes au niveau du sol.

provoquer dans le végétal, directement ou indirectement, une réaction le plus souvent imprévue.

Il sera avantageux de réserver ce terme de morphose aux états morphologiques qui ne résultent pas simplement d'une courbure, mais qui sont l'effet de modifications de croissance plus compliquées. On parlera de *nasties* (géo-, photo-, hydro-nasties), quand la modification consistera seulement en une courbure due à un excitant diffus et, par conséquent, non orienté.

Photomorphoses. — On sait depuis longtemps que les plantes supérieures s'étiolent dans l'obscurité; les tiges s'allongent, les feuilles restent rudimentaires, la chlorophylle disparaît *(étiolement)*. L'obscurité a donc un effet différent sur le développement des divers organes *(fig. 555)*.

On a remarqué qu'en ce qui concerne les tiges ou les rameaux, la lumière a, ordinairement, une action retardatrice dans l'allongement.

Cependant, l'étiolement ne dépend certainement pas de l'intensité ou de la faiblesse de la nutrition, car les feuilles éclairées privées de CO_2 prennent cependant leur forme normale, quand même la photosynthèse est supprimée, et l'allongement dans l'obscurité se fait aussi lorsqu'il y a des réserves abondantes. Il ne peut guère s'agir d'un simple phénomène de nutrition.

Il se pourrait que l'action retardatrice sur l'allongement qu'exerce la lumière soit due au fait que ce facteur favorise les synthèses organiques et que, par conséquent, les membranes et les cellules en général passent plus rapidement à la phase de différenciation. On sait d'ailleurs que la sclérose des cellules est beaucoup plus forte à la lumière qu'à l'obscurité ou en lumière diffuse.

Dès lors on conçoit que, dans les plantes ou organes des plantes qui réagissent ainsi vis-à-vis de la lumière, les synthèses se faisant plus abondamment dans cette condition, la valeur osmotique du suc cellulaire sera diminuée au profit de l'incorporation des matières synthétisées dans la membrane ou dans le plasma. En plus, l'épaississement des membranes ou même seulement une faible augmentation de l'élasticité de la membrane s'opposera à l'allongement. Il s'en faut de beaucoup, cependant, que cette explication suffise, ainsi qu'on le verra plus loin.

Comme l'on connaît beaucoup d'organismes qui effectuent leur cycle vital complet dans l'obscurité, on peut en tirer la conclusion que la lumière n'est pas une condition *sine qua non* de la croissance. Cependant, certains germes (comme les semences de *Viscum*, les semences de *Nicotiana)*, beaucoup de spores de Fougères et de Mousses ne peuvent germer dans l'obscurité, même si on leur fournit une nourriture hydrocarbonée assimilable. Beaucoup de végétaux sont organisés de manière à ne pouvoir supporter une lumière très vive. Certaines plantes d'ombre

périssent alors, même si on leur fournit l'eau nécessaire (Fougères).

On a étudié, au moyen d'un microscope placé sur un cathétomètre, l'influence de l'alternance de la lumière et de l'obscurité sur l'allongement de l'hypocotyle d' *Helianthus*.

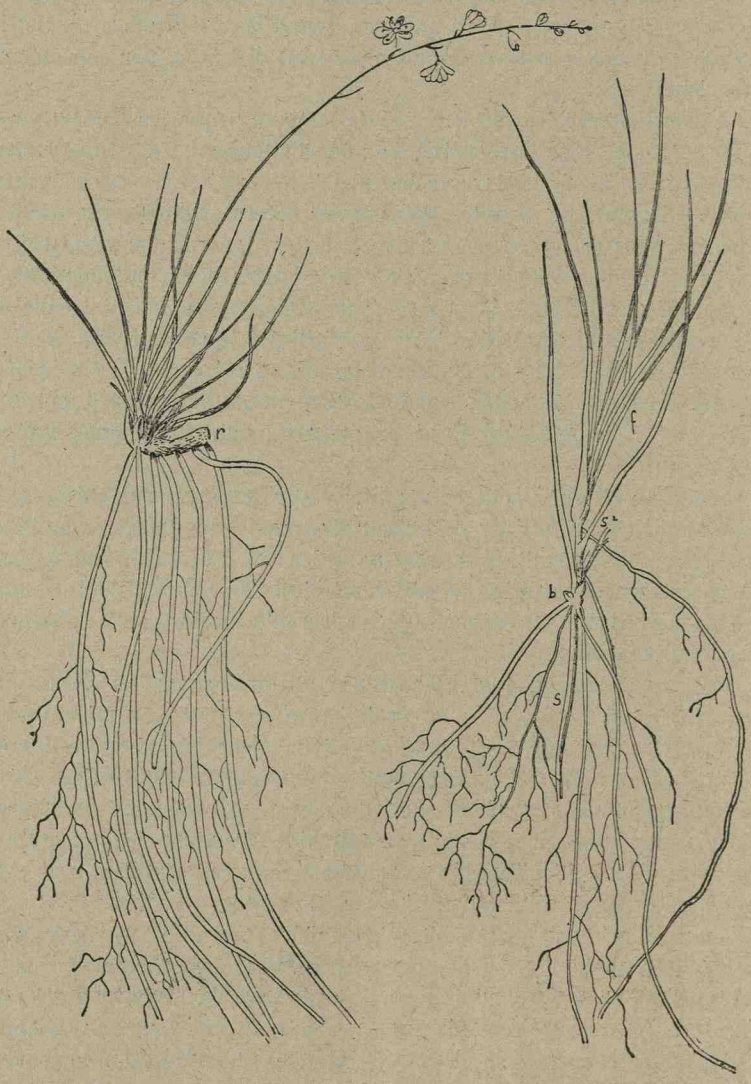


Fig. 428. — ***Anthericum ramosum*** ; à gauche, plante dont la souche (rhizome) est située peu au-dessous de la superficie de la terre (sable) ; les feuilles sont courtes et vertes jusqu'à la base. — A droite une plante qui a été ensablée et dont les entrenœuds étiolés se sont allongés (s-s_2) ; on voit les feuilles s'allonger par leur base pour sortir du sable leurs extrémités qui verdissent tandis que la partie inférieure ensablée est incolore

Pauses de 15 minutes; accroissement en μ.

Obscurité	Lum.	O.	L.	O.	I.
125	60	120	54	116	71

Un exemple frappant de cet inégal allongement dans la lumière et dans l'obscurité nous est fourni par les gaines foliaires du *Zea Mays;* pendant l'été on remarque que ces dernières sont constituées par des bandes inégalement colorées, ce qui produit une zébrure transversale très apparente; les zones moins colorées et plus hautes sont celles qui dans la nuit sont sorties des anciennes gaines; le zones rougeâtres sont celles qui sont venues s'ajouter pendant le jour. On voit combien dans ces cas l'obscurité favorise l'allongement. Cet allongement a lieu même si les plantes ont à leur disposition les réserves nécessaires, comme dans le cas de la germination des semences *(Phaseolus)*, l'allongement des rhizomes de la pomme de terre. Un cas très intéressant, et qui diffère des précédents, est celui fourni par le *Cyclamen europæum.* Les tiges, rhizomes, ordinairement souterrains, même dans l'obscurité restent courtes sur le tubercule; mais sous l'influence de l'obscurité les pétioles s'allongent excessivement, le limbe reste petit. Grâce aux réserves, inépuisables durant l'expérience, le facteur nourriture n'intervient pas. Dans ces conditions, ces pétioles peuvent atteindre 50-70 cm. de longueur, alors que si le tubercule est situé un peu au-dessous du sol, les pétioles n'atteignent que 5-10 cm.

Ceci explique la manière d'être des plantes enfoncées dans le sable ou dans les éboulis; leurs entrenœuds s'allongent excessivement et amènent les feuilles à la lumière *(fig. 427, 428,* etc.); parfois, comme dans le cas du *Cyclamen*, ce sont les pétioles qui s'allongent excessivement par étiolement, ce qui amène les limbes à la lumière. Comme l'on voit, l'étiolement, c'est-à-dire l'accélération de croissance dans l'obscurité, frappe tantôt un appareil tantôt l'autre.

Cependant, les branches du *Fagus sylvatica* (Hêtre), les tiges de plusieurs plantes grimpantes ne voient pas leur allongement accéléré par l'obscurité. Chez d'autres lianes, au contraire, au soleil, les rameaux restent courts et buissonnants *(Moutabea).*

Certaines tiges, c'est-à-dire les rhizomes, ne présentent pas ce phénomène de l'étiolement d'une manière aussi marquée : ainsi beaucoup d'axes de Monocotylédonées qui, sous terre, conservent des entrenœuds courts, les tiges des *Oxalis* bulbeuses, celles de beaucoup de plantes sylvatiques, dont néanmoins les pétioles s'allongent excessivement dans l'obscurité et la lumière diffuse. Alors que, dans les cas ordinaires, les limbes grossissent plus dans la lumière, ceux de ces plantes ne se développent largement que dans un milieu peu éclairé. Dans les montagnes, sous la

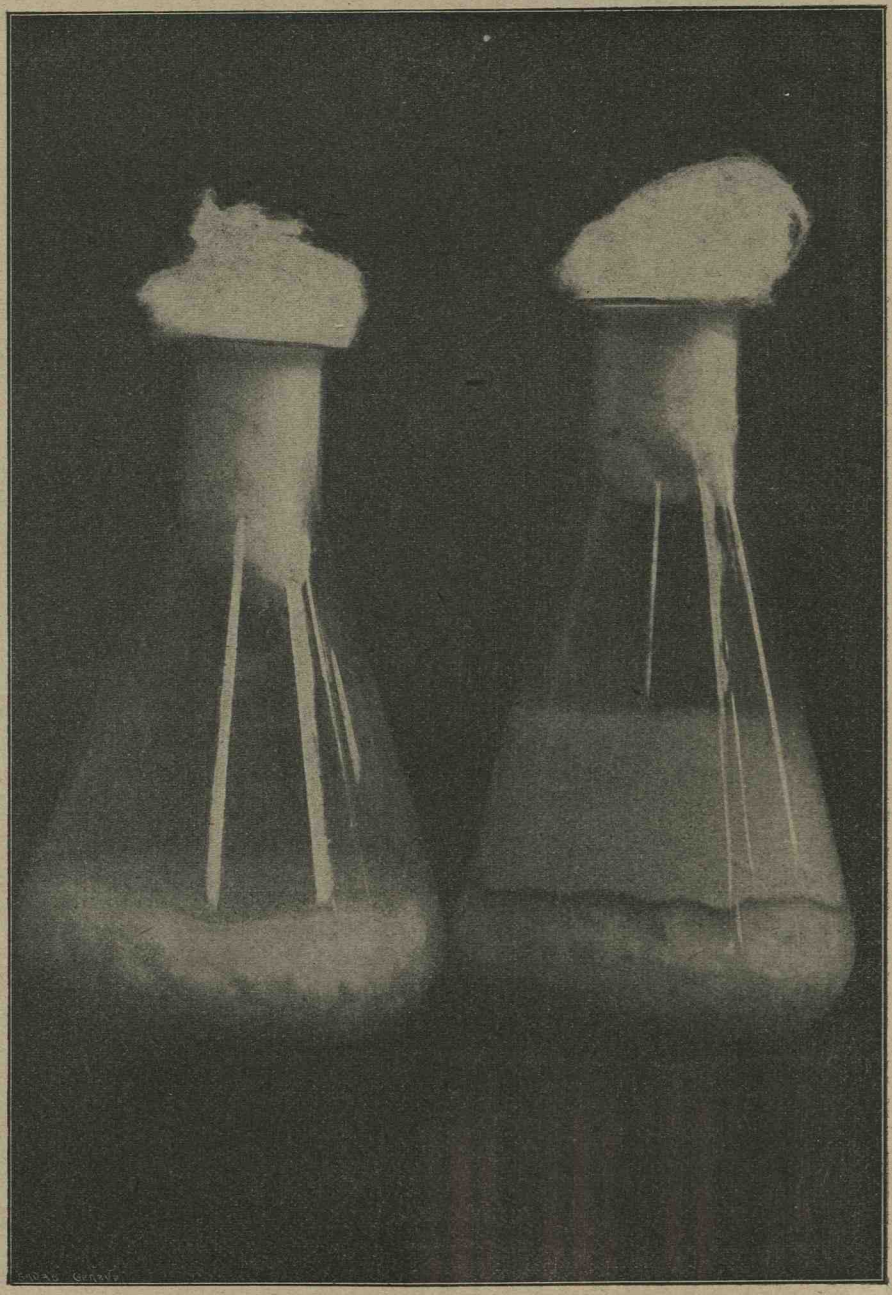


Fig. 429. — *Mucor Prainii.*
Dans la lumière (culture à droite), la croissance est accélérée.

neige, au printemps, beaucoup de végétaux s'allongent excessivement et finissent par ce procédé par arriver à la lumière.

S'il est vrai que les limbes des plantes étiolées ne prennent qu'un faible accroissement (*Phaseolus vulgaris*, etc.), on sait d'autre part que si on permet à une partie de la plante de se développer à la lumière, la portion de la plante qui vit dans l'obscurité prend un développement normal (*Cucurbita*).

Tandis que beaucoup de moisissures voient l'allongement de leurs sporangiophores aériens retardé dans la lumière (*Mucor racemosus, Mucor Mucedo*), d'autres s'allongent plus dans ce milieu que dans l'ombre (*M. Prainii, fig. 429*). Il en est de même de beaucoup de tiges de plantes héliophiles, comme les Cactées, dont la croissance est accélérée par la lumière. De même certains rhizomes stolonants, comme ceux de l'*Adoxa Moschatellina*, s'allongent beaucoup dans la lumière.

Ainsi l'action de ce facteur est diverse selon les plantes ou les appareils. Cela montre bien : ou que cette cause produit dans le plasma de ces végétaux des réactions chimiques différentes, dépendant de la nature de ces plasmas, ou que, l'excitation étant la même, la réaction possible de la plante est différente selon son organisation.

Chez le *Campanula rotundifolia* les feuilles basilaires ont le limbe cordiforme, subordiculaire, tandis que celles des tiges sont linéaires. Dans l'obscurité, les nouveaux bourgeons qui se développent sur ces tiges portent des feuilles arrondies. On peut, d'ailleurs, obtenir le même résultat en exposant des boutures à la lumière ; ceci semble montrer que toute cause qui abaisse le coefficient de nutrition amène cette modification.

A propos de ce dernier cas on a essayé de donner une explication rationnelle des changements provoqués par la variation d'intensité lumineuse. Ce serait que les feuilles étroites ne pourraient se former que si préalablement des feuilles rondes avaient élaboré des substances nécessaires au développement de ces appendices linéaires. Lorsque ces feuilles arrondies auraient accumulé suffisamment de matières nutritives pour la formation des feuilles étroites, ces dernières apparaîtront aussi dans la lumière tamisée. Dans certains cas, la chaleur peut se substituer à la diminution de luminosité. Des plantules de la même espèce, cultivées dans une lumière qui aurait été suffisante pour l'apparition des feuilles linéaires, mais dans un sol chauffé à 22°, n'ont produit que des rosettes de feuilles arrondies ou des tiges dressées portant également les mêmes feuilles. Ceci montre bien que la morphose est tantôt une photo-, tantôt une thermomorphose et que, par conséquent, il serait tout aussi important de savoir quelles sont les modifications chimiques qui amènent aux écarts de l'équilibre du végétal. On a montré plus haut que la production

des tubercules ou des tiges de la pomme de terre *(Solanum tuberosum)* est sous la dépendance mutuelle des deux phénomènes concomitants de la condensation des sucres ou de l'hydrolyse de leurs produits de condensation. L'alternance des deux formes peut déjà s'expliquer par le jeu naturel d'une catalyse arrêtée par l'accumulation des produits de la réaction ou l'équilibre des deux actions, déplacé à droite ou à gauche par les agents, comme température, acidité, lumière, concentration, etc., il est très probable que dans le cas du *Campanula rotundifolia* le partage entre les hydrolyses et les synthèses se faisant inégalement selon les conditions (excitants) extérieures, cela détermine un équilibre morphologique correspondant.

Mais l'influence morphogénétique de la lumière est surtout remarquable chez les plantes qui présentent un dimorphisme foliaire. Les feuilles écailleuses de beaucoup de rhizomes *(Circaea, Dentaria,* etc.) sont remplacées sur les mêmes tiges quand elles sont exposées à la lumière par des feuilles normales.

Certaines Cactées bilatérales qui ont leurs axes aplatis dans la lumière deviennent cylindriques (radiaires) dans l'obscurité. On passe ainsi de la symétrie bilatérale à la symétrie radiaire. De même les plantes à tiges ailées et bilatérales, comme le *Genista sagittalis* s'étiolent dans l'obscurité et les nouveaux rameaux sont dépourvus d'ailes. Ces plantes, comme aussi les *Baccharis (B. genistelloides)* sont toutes des plantes strictement héliophiles de garides ou de campos. On peut donc bien affirmer que les ailes de ces plantes sont des photomorphoses.

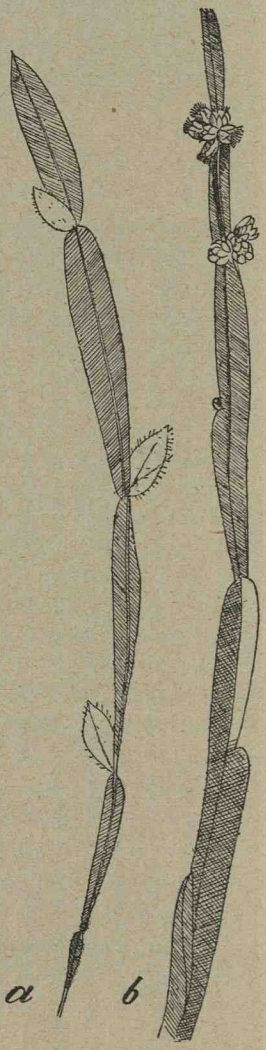


Fig. 430. — *a, Genista sagittalis,* pousse à tiges ailées et à feuilles rudimentaires; dans l'obscurité (Gœbel) cette structure fait place à une disposition cylindrique et radiaire; *b, Baccharis genistelloides.*

L'effet de la lumière sur la morphologie s'exprime aussi dans des modifications anatomiques. En général, les épidermes deviennent plus épaissis dans la lumière, les fibres plus nom-

breuses et plus épaisses, les poils plus nombreux. L'épaisseur des feuilles de beaucoup de plantes est plus forte dans la lumière, les cellules palissadiques sont plus allongées, tandis que dans l'ombre le parenchyme lacuneux l'emporte *(Fagus sylvatica)*.

On peut également modifier profondément la structure de certaines plantes bilatérales; par exemple l'anatomie compliquée des Marchan-

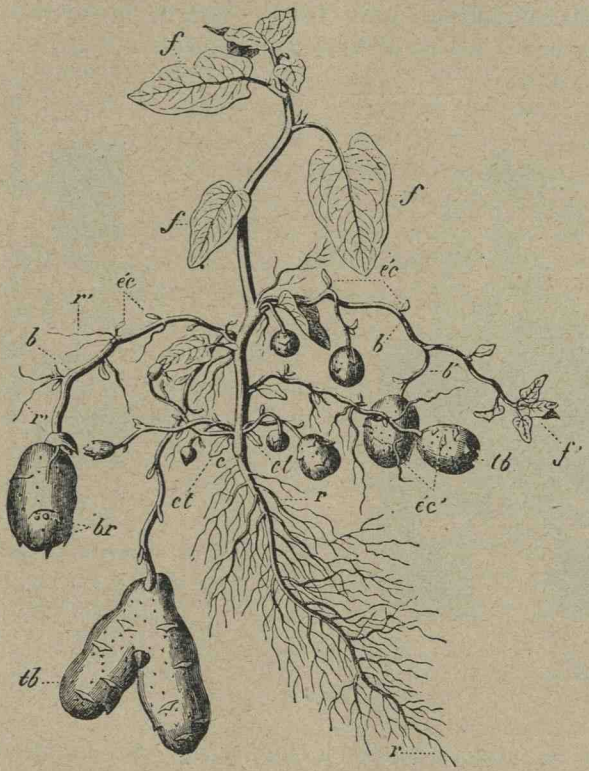


Fig. 431. — *Solanum tuberosum.* Plante entière avec tige feuillée (*f*) dressée, à droite une tige couchée demi-souterraine a produit des feuilles à son extrémité; *tb*, tubercules; *ec*, écailles ou feuilles rudimentaires sur les tiges et les tiges tubercules: *ct*, cotylédons; *r*, racines.

tiacées avec leur faux épiderme, leurs poils assimilateurs confervoïdes, leurs hydrocytes réticulés, fait place dans l'obscurité à un parenchyme presque uniforme. Dans de curieuses Siphonées, plantes acellulaires, les *Caulerpa*, on voit se former les feuilles du côté éclairé des rhizomes et les rhizoïdes du côté opposé *(fig. 379)*; les archégones et les anthéridies des prothalles des Fougères naissent du côté obscurci *(fig. 640)*, etc., etc.

Les racines adventives de l'*Hedera Helix* ne naissent que du côté opposé à la lumière (Lierre).

Les thalles dorsiventraux des *Marchantia* doivent leur dorsiventralité à l'action de la lumière. Dans l'obscurité la bilatéralité n'apparaît point; on peut en éclairant les germes lenticulaires (propagules) déterminer le côté qui portera les poils absorbants et celui qui deviendra le tissu assimilateur. Ces thalles qui sont appliqués contre le sol sont, dans la lumière diagéotropiques, mais dans l'obscurité négativement géotropiques comme les stolons de beaucoup de plantes.

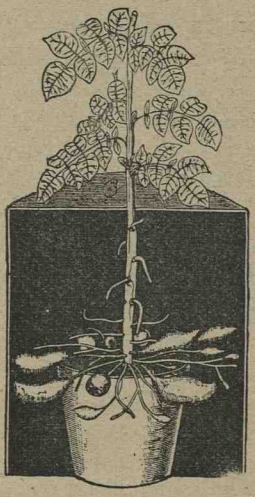


Fig. 432. — Production de tubercules sous l'influence de l'obscurité.

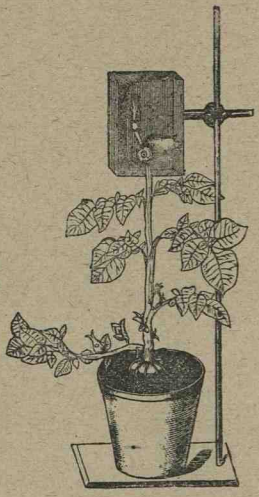


Fig. 433. — Production de tubercules sur les axes aériens par suppression des bourgeons souterrains et formation d'un gros tubercule sous l'influence de l'obscurité. (D'après VŒCHTING.)

Parmi les photomorphoses il faut encore citer la tubération des *Solanum tuberosum* (Pomme de terre). Comme l'on sait (v. *fig. 431)* les rhizomes se terminent normalement sous terre par des axes renflés, les tubercules. Si l'on vient à placer en terre une tige foliifère de cette plante et qu'on assombrisse la base de cette tige par une caisse qui ne laisse pas arriver la lumière, on voit partir de cette base assombrie des rhizomes nombreux qui se terminent par des tubercules *(fig. 432)*. Dans l'expérience représentée par la *fig. 433*, on a pu forcer la plante à développer des bourgeons aériens en tubercules, en se servant, pour bouturer la pomme de terre, d'une tige dont on avait enlevé les bourgeons de la partie souterraine. Si, en outre, on obscurcit le sommet, l'amidon ira se déposer dans un tubercule subapical.

Chez les Mousses dont le développement débute par un état filamenteux appelé *protonema*, on peut prolonger cet état parfois indéfiniment en les maintenant dans une faible lumière. L'action de la lumière plus vive qui aboutit à la production de bourgeons feuillés est certainement tout d'abord d'arrêter l'allongement excessif des cellules du protonema, de faciliter le cloisonnement perpendiculaire qui détermine l'apparition des bourgeons. Ce n'est pas seulement affaire de diminution d'assimilation car dans la lumière très faible, même en nutrition sucrée abondante, il ne se produit pas de bourgeons feuilles.

Ceci est particulièrement intéressant dans le cas du protonema à cellules lenticulaires du *Schistostega osmundacea* des cavernes qui se développe à une luminosité de 0,0008 (unités de Bunsen) et qu'on voit briller comme autant de perles émeraudes, par concentration de la lumière.

Thermomorphoses. — L'influence de la température sur la morphologie est tout aussi importante. Pour provoquer la formation des spores des levures, il faut soumettre ces plantes à des températures déterminées: au-dessous de 9° le *Saccharomyces cerevisiæ* ne produit pas de spores, à 37° ½ il ne s'en forme pas non plus. Au-dessus de cette température le bourgeonnement continue de se faire, mais alors non seulement les spores ne se forment plus, la plante perd la faculté de les produire.

Chez les pommes de terre une température basse favorise la production d'autres tubercules (6-7°), tandis qu'à 20° les tiges s'allongent en rhizomes stolonoïdes.

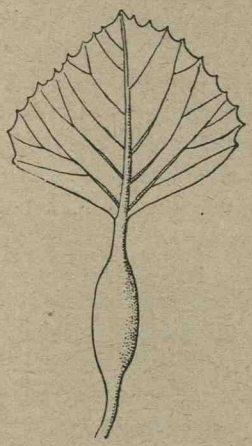


Fig. 434. — Feuille nageante du *Trapa verbanensis* avec un pétiole renflé en flotteur.

Mais c'est surtout dans les mouvements qu'opèrent certains organes que l'influence de la température sur la croissance est particulièrement intéressante. Beaucoup de fleurs s'ouvrent et se ferment selon la température; cela provient d'une inégalité de croissance sur la base des deux faces. Ainsi dans la Tulipe l'élévation de la température de 10° à 18° provoque une croissance active de la face supérieure des pétales qui s'étalent vers l'extérieur; par l'abaissement de la température on provoque chez la fleur ouverte du *Crocus* l'effet contraire. La croissance de la face dorsale est exagérée et le périgone se ferme. A une température convenable il suffit de quelques minutes pour s'apercevoir de cette thermonastie.

Beaucoup de mouvements de pédoncules par lesquels les fleurs ou les inflorescences sont, la nuit, tournées vers le sol (*Daucus, Chrysanthe-*

mum alpinum, Viola calcarata), sont dus à ces variations de croissance sous l'influence de la variation de la température ou de la lumière. De même beaucoup de mouvements dits nyctitropiques sont dus à des nasties (photonasties). Certaines feuilles relèvent leur limbe, *Chenopodium*, *Brassica*, *Stellaria*, *Linum*, d'autres l'abaissent quand vient la nuit : *Impatiens noli tangere*, *Polygonum* sp.



Fig. 435. — *Trapa natans ; f*, feuilles nageantes au niveau de l'eau; *f'*, racines adventives portant quatre séries de longues radicelles qui simulent des feuilles du type *Batrachium*.

Chaque facteur extérieur peut, selon les dispositions internes, pendant la période de croissance, produire des inégalités de croissance qui s'expriment par des déplacements et qui sont déterminées par des conditions définies du plasma vivant.

Ces nasties sont dites autonasties si leur raison d'être est interne, photo-, thermo-, géo-, hydro-nasties, si ces courbures dépendent d'une variation dans l'intensité de certains excitants externes ou de l'influence réciproque de ces excitants (voir géotropisme).

Hydromorphoses. — L'action de l'eau sur la morphologie des plantes paraît au premier abord évidente quand on considère la structure et l'apparence des plantes aquatiques. On sait que beaucoup de plantes amphibies ont des feuilles de deux sortes : des feuilles submergées souvent très ramifiées, des feuilles aériennes entières ou moins découpées.

Chez les *Ranunculus* de la section Batrachium *(fig. 436)*, les feuilles nageantes sont réniformes, les feuilles submergées à divisions capillaires. L'influence de l'habitat sur ces morphoses est évident, puisqu'il suffit de cultiver ces plantes comme plantes terrestres pour ne voir se former que des feuilles aériennes. On sait également avec quelle rapidité les pétioles des feuilles des *Nymphæa* s'allongent sous l'influence de l'élévation du niveau d'eau et amènent ainsi les feuilles nageantes à la surface.

La structure des feuilles et des tiges des plantes amphibies illustre bien cette faculté de réagir. Le *Ranunculus aquatilis* aquatique a des feuilles autrement construites que la forme terrestre.

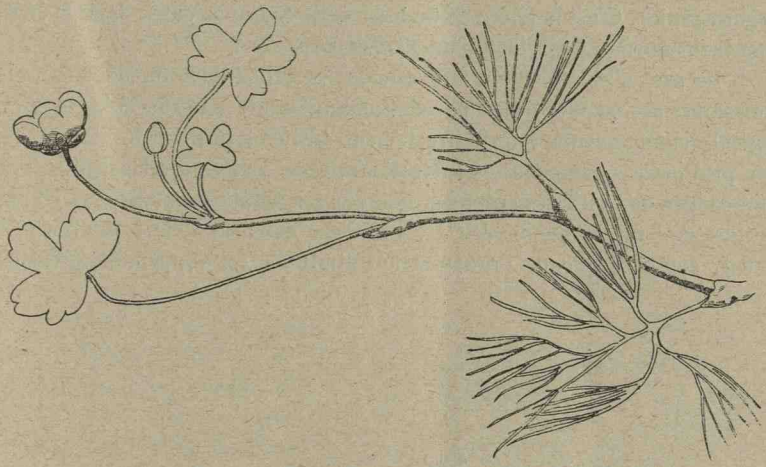


Fig. 436. – *Ranunculus aquatilis.* Dimorphisme foliaire; feuilles nageantes 3-5 lobées, feuilles submerses finement ramifiées.

Dans l'exemple choisi des Renoncules, il est facile de montrer qu'il ne s'agit pas en réalité d'un changement de type mais simplement d'une

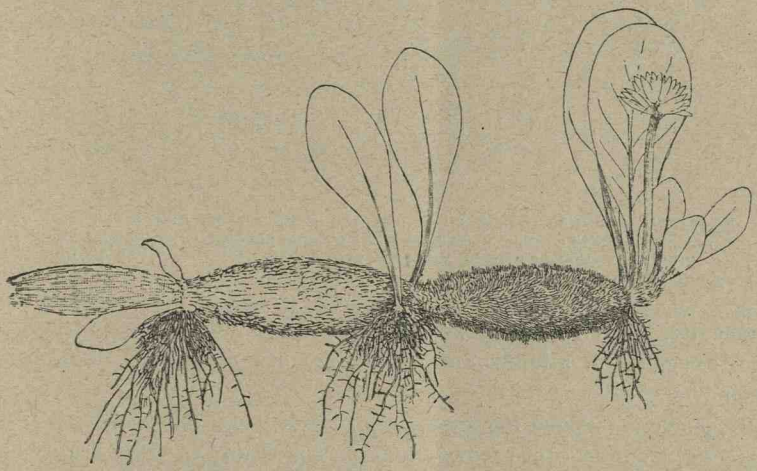


Fig. — 437. — *Alternanthera Hassleriana.* Amaranthacée nageante, dont la tige, sous l'influence de l'eau, est devenue fistuleuse, et dont chaque entrenœud s'est renflé en un flotteur; les feuilles se redressent et s'élèvent dans l'atmosphère.

modification de croissance à partir des primordiums. En effet, les feuilles en pinceau ne sont que l'expression du développement des ramifications de l'écaille primitive qui existent de bonne heure dans le bourgeon (voir

Organogénie). C'est le phénomène inverse de ce qui se passe dans le développement normal de la feuille de *Tropaeolum*.

Il ne peut s'agir bien entendu que des modifications amenées dans la croissance des primordiums par des changements dans le chimisme du végétal, changements qui indirectement influent sur le développement des primordes, eux-mêmes soustraits à cette action directe, puisqu'ils sont cachés dans les bourgeons et que sur les points végétatifs les jeunes feuilles sont toutes semblables. Le problème consiste donc à analyser ce facteur complexe, l'eau. Transpiration diminuée ou supprimée, pression

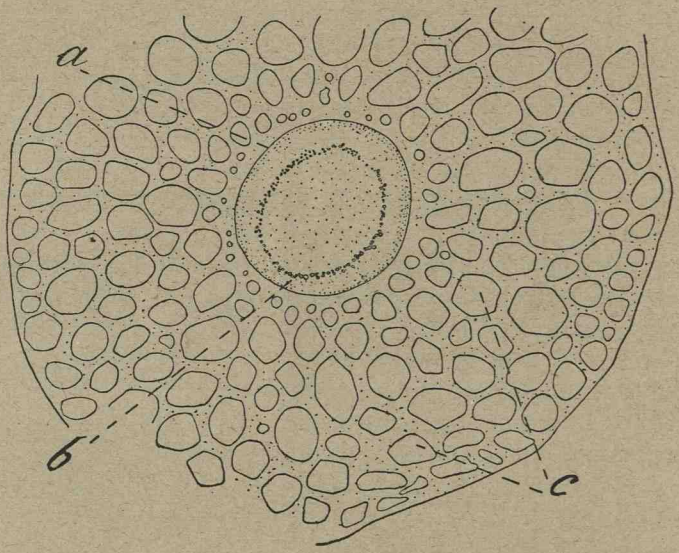


Fig. 437 *bis.* — Section transversale dans la tige d'*Hippuris vulgaris*; *b*, couronne ligneuse, réduite comme dans toutes les plantes aquatiques; *a*, endoderme; *c*, grandes lacunes corticales aérifères comme dans les tissus des plantes submergées.

augmentée, pouvoir osmotique modifié, équilibre plus grand de température, oxygénation affaiblie, nutrition carbonée augmentée, luminosité amoindrie, etc.?

Cependant, quelque intéressantes que soient ces morphoses, il n'est pas certain que la cause morphologique soit l'eau; en effet, l'eau étant un milieu plus dense, moins éclairé et moins riche en oxygène mais plus chargé d'acide carbonique que l'air, la part exacte de chacun de ces facteurs n'est pas faite. La manière suivant laquelle l'eau agit n'est donc pas élucidée.

L'humidité de l'air a aussi un effet marqué sur la morphologie de beaucoup de plantes. Certaines plantes épineuses (*Ulex*, *Robinia*, *Pru-*

nus) perdent leurs épines par l'humidité, c'est-à-dire les nouvelles pousses montrent la tendance au développement parenchymateux à l'exclusion de la formation du sclérenchyme.

Il se peut que la cause morphogène soit ici, comme dans d'autres cas la variation de transpiration. Il paraît probable que la réduction bien connue du système hydraulique des plantes submergées provient de la diminution pour ne pas dire la suppression de la transpiration. Si on cultive des branches de Saule *(Salix)* sous l'eau, les nouvelles pousses subissent une réduction dans leur système hydraulique qui ne développe plus de vaisseaux ; les vrilles qui ont une transpiration très faible ne développent que peu d'éléments hydrauliques. Le bois des végétaux ligneux, toutes choses étant égales d'ailleurs, contient d'autant plus de vaisseaux que la transpiration est plus forte.

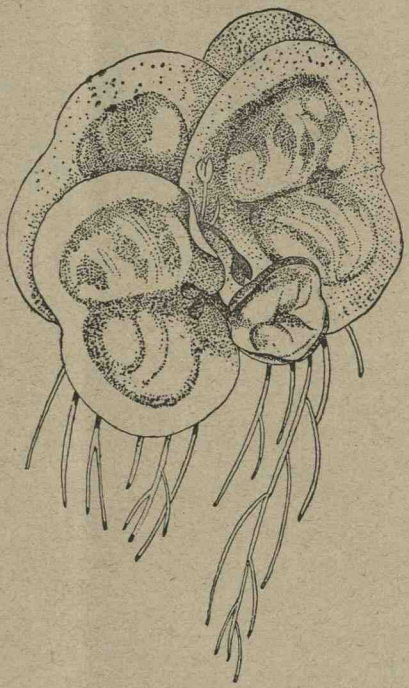


Fig. 438. — *Phyllanthus fluitans*, l'axe reste court et porte quelques feuilles nageantes orbiculaires et munies de deux vésicules; elles reposent par leur marge horizontale sur l'eau.

Chimiomorphoses.—Nous comprenons sous ce nom toutes les actions morphogéniques dues à l'action de substances chimiques définies, gaz, liquides, solutions aux différentes concentrations.

On pourrait peut-être placer ici les cas de formes juvéniles, c'est-à-dire ces formes de feuilles qui correspondent aux premiers états de développement et qu'on voit se manifester peu après la germination et qui sont sans doute dues à une nutrition moins bonne que celle qui se fera plus tard. Si on se sert, par exemple, des yeux de pommes de terre, c'est-à-dire des bourgeons qui sont logés à l'aisselle des feuilles rudimentaires en essayant de leur faire prendre racine, on verra que ces morceaux de la pomme de terre qui ont à fournir tout d'abord des racines, produisent des tiges sur lesquelles les feuilles restent à un degré de développement

inférieur; il n'y a que le lobe terminal et à peine l'indication de lobes latéraux; dans cette expérience le nombre des feuilles rudimentaires est considérable, alors que les pousses normales plus vigoureuses n'en ont que peu et portent presque dès le début des feuilles plus compliquées. Mais s'il est vrai que la morphologie des feuilles nées sur des pousses affaiblies soit généralement plus simple que celle des feuilles des pousses plus tardives ou mieux nourries, il faut se rappeler que parfois dans le

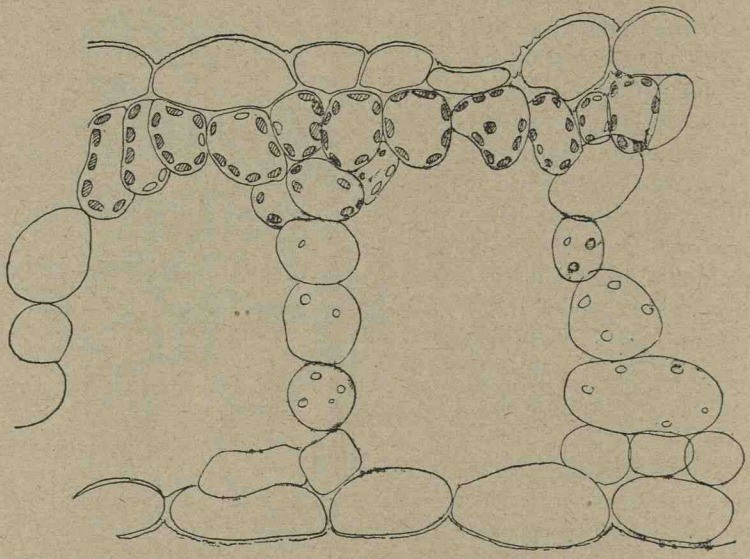


Fig. 439. — Section transversale à travers le limbe de cette feuille; au-dessous des palissades courtes s'étend une grande lacune jusqu'à l'épiderme inférieur.

bourgeon la feuille est lobée alors qu'adulte elle paraît entière *(Tropæolum*, v. *fig. 143)*.

On a montré que chez Bryophyllum la capacité et la vitesse de régénération est proportionnelle à la valeur du matériel de départ.

C'est surtout chez les plantes inférieures que ces actions sont évidentes. Le *Scenedesmus acutus* comprend deux formes principales, le type où les cellules sont associées en série linéaire et celui où les cellules sont disjointes ou disposées en chaîne. On peut provoquer le changement d'état par le transport de cette plante à partir d'un milieu nutritif dans de l'eau ordinaire stérilisée.

Dans les *Pediastrum (fig. 440)* cultivés dans l'eau ordinaire chaque cellule arrivée à maturité a divisé son noyau en 16 ou 32 parties; le protoplasma s'étant divisé en fragments correspondants, on voit par gélification de l'ectoplasma la cellule se rompre et les corpuscules mobiles

s'organiser dans la vésicule en une nouvelle colonie bilatérale; il suffit de modifier la concentration pour voir ce mode remplacé par l'organisation directe dans la cellule mère d'une nouvelle colonie qui est maintenant sphérique *(fig. 441)*.

Chez les Champignons saprophytes, nombreuses sont les morphoses déterminées par l'action du milieu chimique. Ainsi, dans les solutions sucrées, peu aérées, se forment les états cloisonnés et toruleux des Champignons siphonés, les Mucorinées (v. *fig. 442)*.

Biomorphoses. — Elles sont nombreuses et particulièrement intéres-

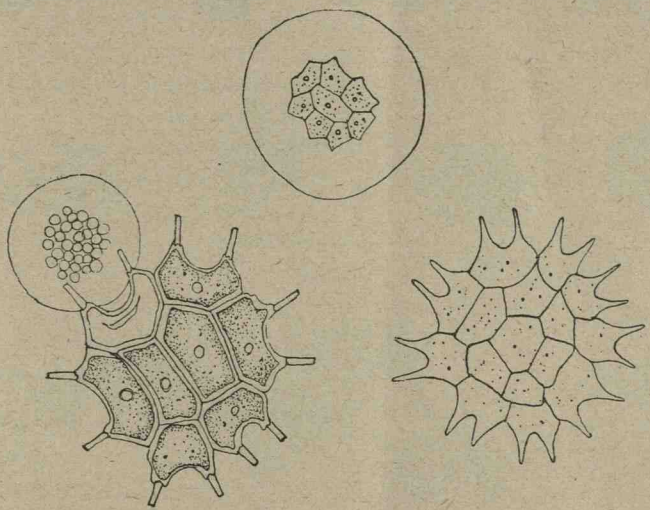


Fig. 440. — Pediastrum Boryanum. A, colonie à 8 cellules dont l'une émet une vésicule à zoospores; *C*, jeune colonie dans la vésicule; *B*, stade plus avancé.

santes. Il s'agit ici surtout des effets morphogéniques que produit l'action d'un être vivant sur un autre.

Aucune de ces morphoses n'a été analysée méthodiquement ou tout au moins n'a pu être encore ramenée à des actions physico-chimiques déterminées. L'excitant morphogène ne peut être ici que la somme des excrétions de l'hôte implanté sur le végétal affecté. Ces excrétions peuvent être de qualité différente : Sucres (algues des lichens), acides (champignons), corps spécifiques : ferments, poisons, toxines. On verra à propos de la fécondation et de l'excitation au développement du fruit (qui rentre dans cette catégorie des biomorphoses) que le développement de l'ovaire et des parties voisines, qui ordinairement succède à la pollinisation, peut être produit ou au moins initié, mis en train, par des excitants variés. (V. *Effets de la fécondation.)* Tout le chapitre des morphoses est encore

provisoire, parce que les phénomènes fondamentaux de la croissance n'ont pas encore été abordés méthodiquement. Partant de l'idée que la croissance est une propriété inhérente à l'être vivant on a trop longtemps négligé d'analyser ce complexe de propriétés qui fait qu'un organe inerte, au repos, se meuve, les bourgeons dormants se mettent à pousser, qui fait que cette croissance est entraînée ou déviée vers un résultat déterminé.

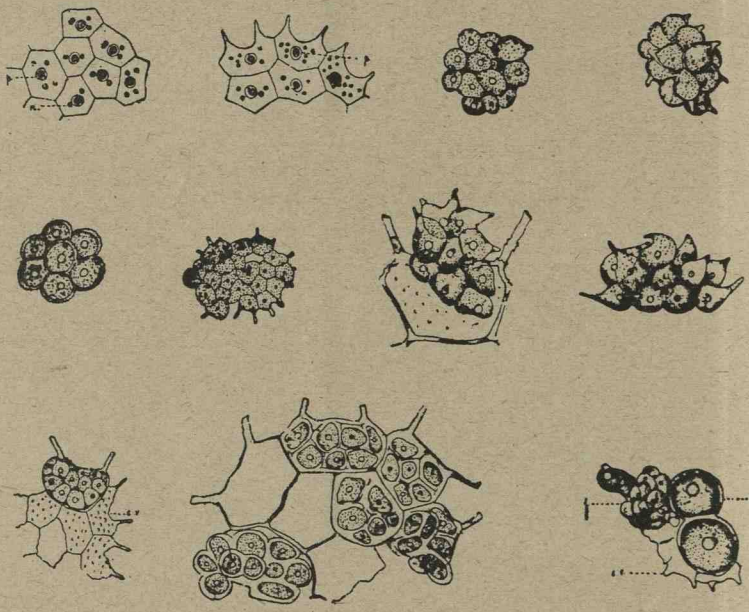


Fig. 441. — Action de la concentration sur le développement du *Pediastrum Boryanum*. 1, jeunes cellules à deux ou à un pyrénoïde, mais à quelques noyaux. 2, multiplication des noyaux (points noirs). 3-5, colonies célastroïdes obtenues par cultures dans des solutions plus concentrées. 6, intermédiaire. 7, colonie modifiée sortant directement de la cellule mère. 8, colonie en forme de *Cœlastrum*. 9-10, colonies en voie de formation (9) dans une marginale renflée. 10-11, autre développement. Comparer ce développement modifié avec le développement normal *fig.* 433.

Il va sans dire que cette action mutuelle n'a rien à faire avec le vitalisme, l'excitation produite pouvant être due à des irritations mécaniques, chimiques, à des ferments, poisons ou matières nutritives, excrétés par l'hôte ou le commensal. Mais ces facteurs sont actuellement presque complètement inconnus.

Les bactéries nitrogènes qui pénètrent par les poils des racines des Légumineuses font naître sur ces dernières de petits tubercules dont la morphologie et l'anatomie diffèrent essentiellement de celles des radicelles ordinaires. Les cellules y sont ordinairement dilatées; souvent le noyau ne subit point d'altération. La racine répond à l'attaque des bactéries

par un accroissement exagéré de son parenchyme et souvent par une hypertrophie très remarquable des cellules, qui deviennent géantes. De semblables productions se développent sur les racines des *Eleagnus*, de l'*Hippophae rhamnoides* et des *Alnus*. Chez les racines des Cycadacées, c'est également à des Bactériacées accompagnées de Cyanophycées que sont dues ces galles *(fig. 19, 20)*.

Dans les racines de beaucoup de plantes on trouve enroulés en peloton, à côté du noyau, un lacis des filaments d'un champignon; la modification qu'il apporte, c'est l'hypertrophie du noyau de la cellule nourricière qu'il ne peut attaquer et qui se lobe, se déforme et augmente sa surface *(fig. 533)*. Finalement le champignon est dissous par les ferments et le noyau se rétablit avec sa forme primitive.

Ces associations permanentes ou passagères ont reçu le nom de symbioses, bactériennes, mycéliennes (mycorhizes).

Les Lichens sont les plus intéressants de ces êtres doubles. Constitués par des associations de cellules vertes, appartenant à divers groupes d'Algues, (Schizophycées, Chlorophycées) et des filaments de Champignons, ils ont une morphologie qu'on ne saurait interpréter que comme le résultat de cette symbiose. En effet, les thalles foliacées comme on en rencontre chez les Lichens *Peltigera, Sticta)*, les lames ramifiées et bien d'autres structures n'apparaissent point chez les vrais champignons dont tout le thalle (appareil végétatif) est également constitué par un lacis, un réseau de filaments entrelacés. Ces filaments chez les Lichens arrivent par leur union à constituer un faux épiderme sous lequel s'étalent les algues en une couche assimilante analogue au tissu palissadique des feuilles; l'intérieur du thalle à filaments plus lâchement réunis correspond souvent au tissu lacuneux des feuilles des plantes supérieures; enfin lorsque le thalle foliacé de ces lichens est dorsiventral, la couche verte manque vers la face inférieure qui porte des filaments, les rhizoïdes, sortes de racines (poils) qui retiennent ou absorbent l'humidité.

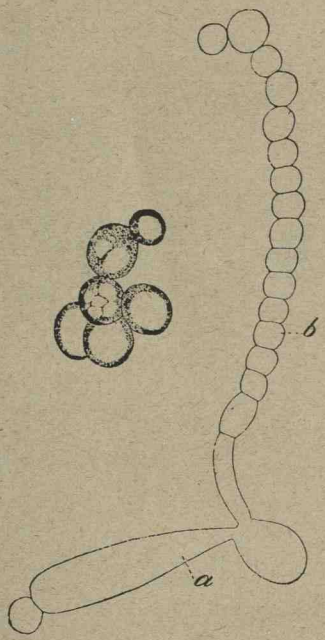


Fig 442. — *Mucor racemosus*. le filament du champignon non cloisonné (siphoné) se transforme dans les milieux sucrés peu aérés en cellules disposées en chapelet (oïdium).

Il y aura lieu en faisant des synthèses de Lichens *(en culture pure)* ce qui n'a jamais été réalisé quoi qu'on ait prétendu, de déterminer la corrélation entre les deux participants.

Sans les Algues en question le champignon accordé à cette symbiose ne peut se développer; l'Algue constitue la cause indirecte de sa croissance et de sa morphologie. Au contraire les corpuscules verts, les algues, peuvent être libérés et vivre de leur propre existence. Ceci arrive

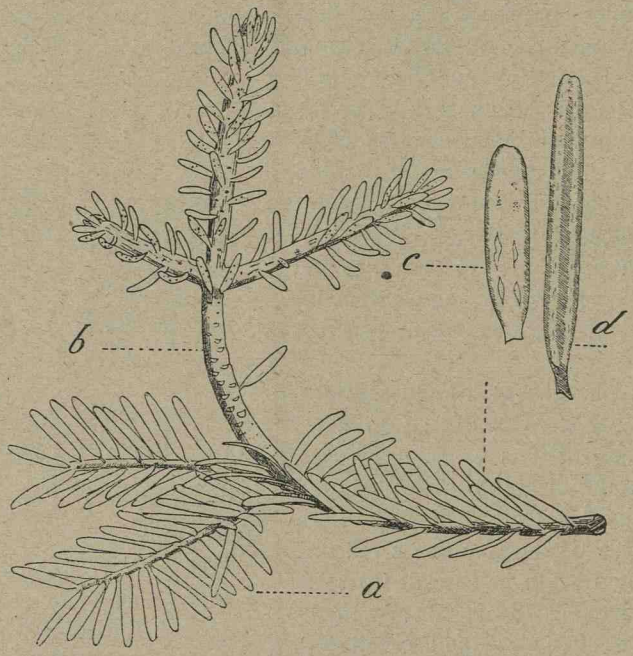


Fig. 443. — Début d'un balai de sorcière produit par le *Peridermium elatinum* sur l'*Abies pectinata*. La portion saine de la branche (*a*) est dorsiventrale, les rameaux minces et les feuilles étalées sur un plan; le champignon parasite qui pénètre jusqu'au cambium a produit une accélération de croissance et provoqué la structure radiale (*b*) et le nanisme des feuilles; *c*, feuilles de la pousse atteinte; *d*, feuille normale.

surtout lorsque, par l'humidité, l'associé, le champignon, se dissocie, se détruit et permet la mise en liberté de l'hôte, l'Algue verte ou bleue.

Les parasites végétaux font naître eux aussi des biomorphoses, des déformations variées. Parfois, comme dans le cas des Urédinées qui attaquent les *Anemone* et les *Euphorbia*, la plante hospitalière semble activée dans son développement ; les tiges s'allongent beaucoup et les feuilles s'épaississent. L'apparence du végétal est alors tout autre que dans les cas normaux. En outre la floraison est supprimée *(castration parasitaire)*.

D'autres champignons font naître les balais de sorcières, sorte de rameaux qui s'allongent peu, mais sont hérissés de ramifications, sur les *Betula* (Bouleau), les *Ulmus* (Ormes), les *Abies* (Sapins) *(fig. 443)*.

La présence de l'*Exobasidium Vaccinii* sur le *Vaccinium Vitis Idæa* produit les biomorphoses figurées et qui consistent essentiellement en une multiplication active des tissus *(fig. 445)*. On observe un phénomène semblable chez les *Rhododendron*; la feuille

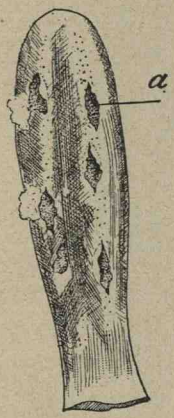


Fig. 444. — Abies pectinata, feuille attaquée par l'Urédinée *Peridermium elatinum*; *a*, fructification du champignon qui a fait crever l'épiderme de la feuille.

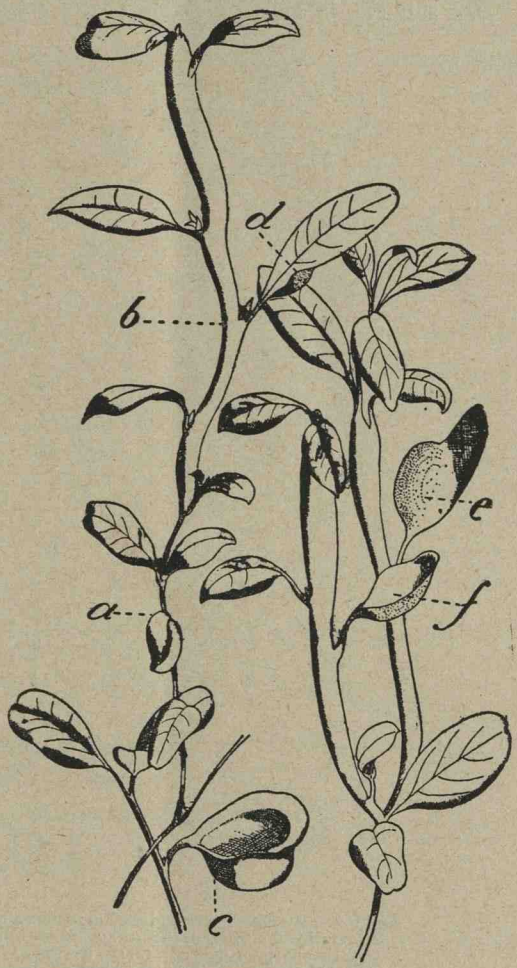


Fig. 445. — Exobasidium Vaccinii attaquant le *Vaccinium Vitis Idaea*; *a*, tige et feuille ordinaire; *b*, pousse attaquée, rouge et hypertrophiée; *d*, feuille qui porte une verrue produite par le champignon; *c*, feuille en forme de chapeau.

envahie produit des galles de la grosseur et de la couleur d'une petite pomme.

Plus variées sont les biomorphoses dues aux piqûres d'insectes ou d'autres animaux. Les plus connues de ces *galles*, comme on nomme ces morphoses, sont celles du chêne. On remarque ici que les différents animaux qui les provoquent font naître sur la feuille dans laquelle ou sur

laquelle ils ont déposé leurs œufs des galles spéciales. A chaque catégorie d'excitant une même plante répond différemment *(fig. 446)*.

On sait que la galle du Saule *(Salix amygdalina)* est déjà provo-

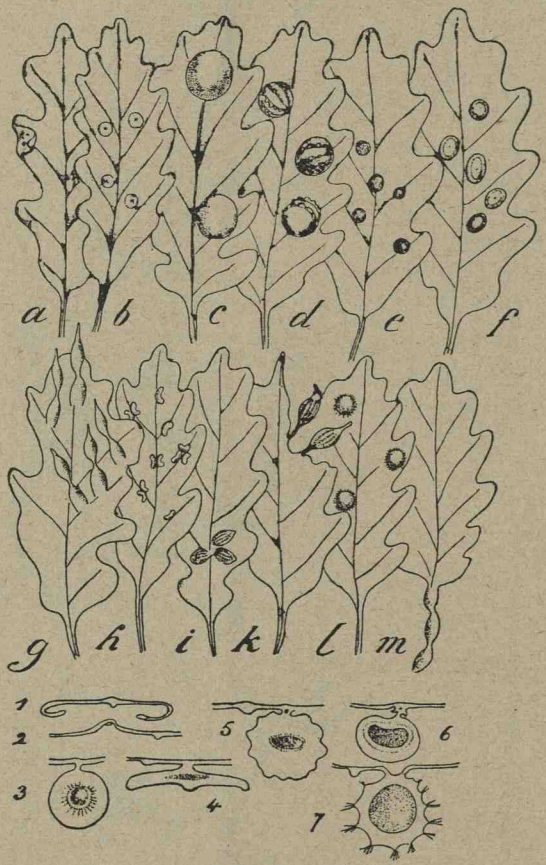


Fig. 446. — Biomorphoses (galles) dues à des piqûres d'insectes sur les feuilles du *Quercus Robur*; *a*, Macrodiplosis dryobia (1); *b*, Acanthochermes quercus (2); *c*, Dryophanta folii (3); *d*, Dryophanta longiventris (5); *e*, Dryophanta divisa (6); *f*, Neuroterus læviusculus (4); *g*, Dryophanta cornifex; *h*, Trigonaspis renum; *i*, Andricus urnæformis; *k*, Andricus seminationis; *l*, Neuroterus tricolor (7); *m*, Andricus testaceipes.
(D'après Darboux et Hérouard.)

quée par le liquide visqueux que l'insecte dépose avec l'œuf. Mais en l'absence de ce dernier la galle reste plus petite. Il y a probablement une sécrétion de l'œuf qui continue l'irritation par la même action qu'exerce le liquide.

On verra dans le chapitre de la reproduction l'influence qu'exerce l'ovule fécondé sur le développement du fruit, ou l'action du tube

pollinique ou des matières extraites du pollen sur l'ovaire. On verra aussi que des causes comme la présence d'une larve ou une blessure peuvent inciter le jeune fruit à se développer en dehors de toute fécondation.

Tout aussi intéressantes sont celles produites sur le *Picea excelsa* (Sapin rouge) par le *Chermes abietis* un Insecte; le bourgeon attaqué

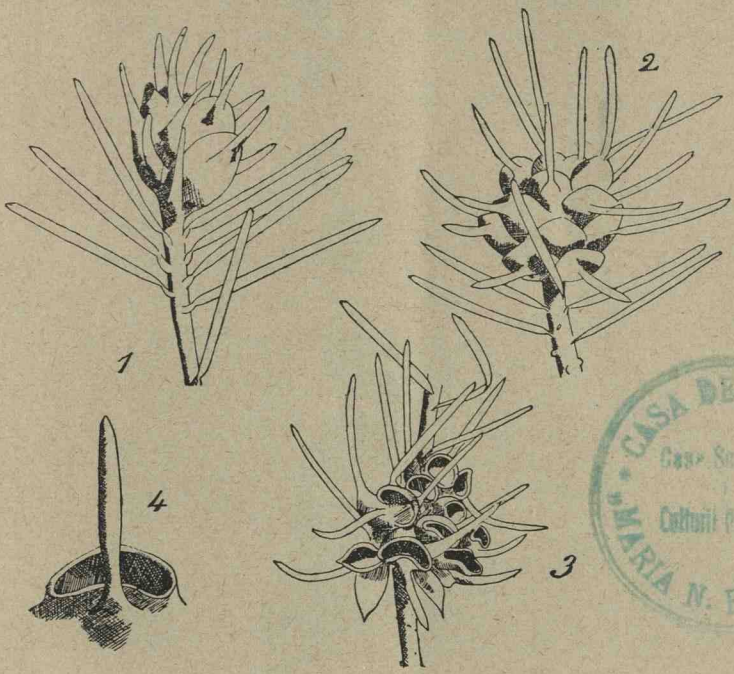


Fig. 447. — Rameaux d'un *Picea excelsa* modifiés par la piqûre d'un insecte, le *Chermes abietis*, *1*, la base des feuilles s'est développée en une galle, tandis que le sommet a conservé sa forme primitive; 2, ; id. *3*, galles ouvertes ; *4*, une feuille hypertrophiée dont la base s'est ouverte pour laisser sortir les insectes.

prend l'apparence d'un petit cône, la base des feuilles se renfle en un corps vésiculeux dans lequel se développe l'insecte *(fig. 447)*.

De quelle nature est l'excitant qui déclenche ces curieuses morphoses? L'explication la plus probable, c'est qu'il s'agit ici de substances chimiques de la nature des ferments ; en effet la spécificité de chaque galle ne permet pas d'attribuer ces réponses variées du chêne *(fig. 446)* à l'action d'une cause mécanique.

Dans les *érinoses* nous trouvons une abondante production de poils, sous l'influence de l'excitation produite par la présence d'un puceron nommé *Phytoptus* sur la feuille jeune, et qui paraît spécifique, c'est-à-dire n'attaquer qu'une seule catégorie de végétaux. En général, dans les érinoses, le limbe foliaire reste localement plus mince, parfois indifféren-

cié, tandis que des cellules épidermiques s'hypertrophient. D'autres fois les feuilles irritées constituent des poches plus ou moins déformées par hyperplasie (multiplication de cellules).

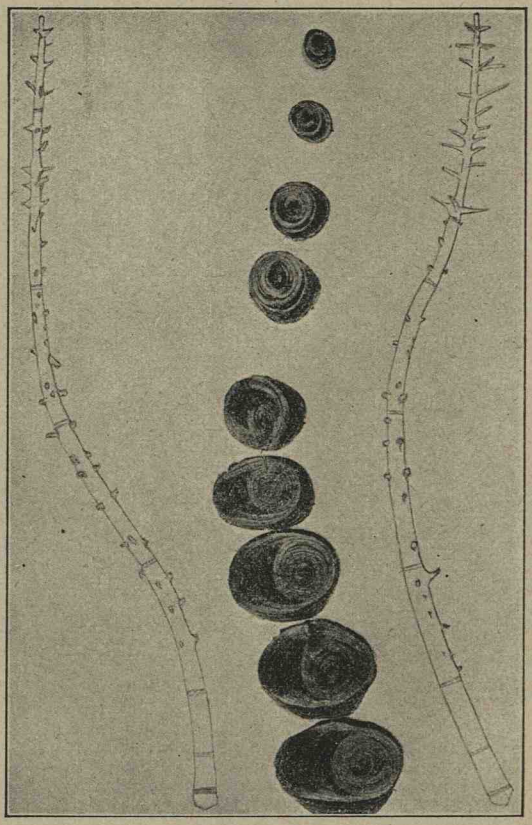


Fig. 448. — Branche du *Picea excelsa* qui a été penchée à plusieurs reprises. Les esquisses représentent la branche vue selon deux plans perpendiculaires l'un à l'autre. On voit la structure excentrique qui correspond aux excitations différentielles reçues pendant que la branche était penchée.
(D'après HARTIG.)

Ainsi la vigne est attaquée chez nous par deux espèces de *Phytoptus*, l'un le *P. vitis* produit l'*érinose* de la feuille caractérisée par l'apparition d'un tomentum abondant, tandis que le *P. bullulans* qui se loge dans les bourgeons fait naître par sa présence des boursouflures sans aucun poil *(acariose)*. L'action spécifique du puceron se traduit donc ici par deux morphoses végétales immédiatement reconnaissables.

Une cause morphogène souvent insoupçonnée est l'action de la gravi-

tation. Les appareils dorsiventraux et leur structure bilatérale sont ordinairement sous l'influence de la pesanteur.

Géomorphoses. — Pour démontrer la réalité de cette cause morphogénique, il faut, dans l'obscurité, renverser la disposition d'un organe dorsiventral. La face inférieure sera tournée vers le ciel, la face normalement supérieure vers la terre. On voit alors la nouvelle pousse qui continue la précédente s'organiser souvent en conformité de sa nouvelle situation.

Lorsqu'un tronc a été couché, il se manifeste, du côté inférieur, une suractivité du cambium avec production d'un bois spécial.

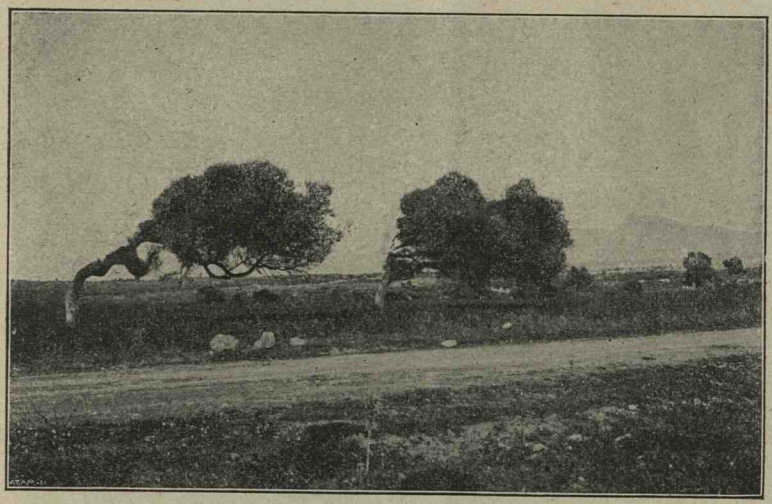


Fig. 449. — Morphoses dues à l'action du vent sur les oliviers *(Olea europaea)* (Baléares).

Chez l'*Opuntia brasiliensis*, dont les axes latéraux remplacent les feuilles, les ramifications de second ordre sont aplaties comme des feuilles; si on vient à supprimer l'axe terminal cylindrique, l'une des branches aplaties continue à croître, mais prend une forme cylindrique en se relevant verticalement.

On sait également que si dans une inflorescence racémeuse de fleurs zygomorphes le sommet se développe en fleur, cette dernière est régulière, tandis que les latérales restent bilatérales (pélorie).

Plus d'une fleur bilatérale devient symétrique si on la soustrait à l'action de la pesanteur. *(Epilobium angustifolium, Pirola rotundifolia, Epiphyllum truncatum, Hemerocallis,* etc.).

Mécanomorphoses. — Des actions mécaniques, compression, étirement, traction, etc., peuvent produire des modifications importantes dans la morphologie. Nous avons déjà examiné des cas semblables en ce qui

concerne la direction du cloisonnement (p. 149). Le vent qui agit sur les arbres pour les courber leur impose souvent une forme bizarre (v. *fig. 449, 450*). D'une manière générale, le côté opposé au vent s'accroît plus vite en épaisseur que celui qui est tourné de son côté. Si le vent vient de l'ouest le côté est du tronc s'accroît plus fortement (Conifères). On a montré que cela provient d'une pression, dans le sens de la longueur, sur le cambium. La pesanteur a, de même, une action marquée sur le



Fig. 450. — Morphose. Effet du vent sur le *Pinus Pinaster*, sur le littoral portugais.

développement excentrique des couches ligneuses. Chez les *Picea excelsa*, la pesanteur et la compression agissent pour produire les mêmes réactions.

Tactismes

Ce sont les mouvements réels effectués par les plantes inférieures ou par les organes libérés de plusieurs plantes supérieures. Dans les tactismes ces organismes se déplacent en entier sous l'influence de causes extérieures qui déterminent la direction du mouvement.

Dans les fonctions de relation, il s'agit toujours de travaux effectués aux dépens de l'énergie accumulée dans l'organe. Mais la mise en marche de ce mécanisme en tension dépend d'une dépense d'énergie ini-

tiale souvent fort petite. Il suffit de presser un peu sur la détente d'un fusil pour voir partir le coup. Il n'y a pas de rapport quantitatif entre l'effet produit (la balle qui perfore avec force) et l'énergie dépensée pour la détente. Cette dernière était suffisante pour allumer l'amorce; une fois amorcée la réaction se déroule avec son énergie particulière qui, contenue jusqu'ici, devient vive et, par conséquent, susceptible d'effectuer un travail donné. Chacun sait qu'une pression trop faible sur la détente d'une arme à feu, même si cette faible pression est répétée, n'aboutit pas à un résultat; il faut un faible effort, mais suffisant pour le déclenchement. Il faut que le *seuil d'intensité*, c'est-à-dire le minimum d'intensité soit atteint.

On appelle *seuil de durée* le temps minimum pendant lequel on doit soumettre à un excitant l'objet considéré pour que la réaction s'effectue. Nous avons déjà appris à connaître des exemples de seuil de durée à propos de la germination et de la phénologie. Il faut pour amorcer une réaction l'amener à une température donnée, *seuil d'intensité*, mais il faut en outre que la condition amorçante dure un minimum de temps (éclosion d'un œuf, germination d'une semence).

Toute condition interne ou externe qui dans un phénomène de réaction biologique joue le rôle d'amorce prend le nom d'*excitant*. Son action est l'*excitation*.

La réactivité ou sensibilité varie chez les différentes plantes et chez la même plante, suivant le degré de développement et les circonstances. Pour mesurer les degrés de réactivité on peut chercher à déterminer, soit la valeur de deux excitations qui produisent des réactions égales, soit l'intensité de deux réactions produites par excitations égales.

En outre de la sensibilité aux excitations on peut mesurer de la même façon la sensibilité aux différences d'excitation ou la sensibilité différentielle. Il suffit de remplacer, dans la mesure précédente, l'excitation par la différence d'excitation.

La mesure de la sensibilité aux excitations est donnée par la valeur inverse des excitations qui produisent des sensations égales, et la mesure de la sensibilité aux différences est donnée par la valeur inverse des différences (absolues ou relatives) d'excitation qui produisent des différences égales de sensation.

C'est une mesure comparative. Elle ne consiste pas à trouver combien de fois la sensibilité que l'on mesure contient une autre sensibilité qui serait prise pour unité; mais elle consiste seulement à établir le rapport qui existe entre deux sensibilités en déterminant le rapport qui existe entre deux excitations qui produisent deux sensations égales.

A des excitations qui croissent comme une addition d'accroissements positifs à partir de zéro, correspondront des sensations dont les valeurs croissantes sont fonction de celles de l'excitant.

Soit une série de sensations croissantes,

$$a, b, c, d, e,$$

supposons que $b - a = c - b = d - c = e - d$, c'est-à-dire que les différences entre deux sensations consécutives soient égales. On pourra dire que la différence de sensations $e - a$ est égale à quatre fois la différence qui existe entre deux sensations consécutives, que la différence $e - b$ est égale à trois fois cette différence élémentaire. On obtient donc ici une mesure des différences de sensation, puisqu'une différence de sensation apparaît comme un multiple d'une autre différence de sensation qui est constante et que l'on prend comme unité. On peut donc poser : $e - b = d\ (c - b)$.

Supposons maintenant que dans la série des sensations ci-dessus, l'intensité d'une sensation soit nulle, et soit $b = o$. En portant cette valeur dans l'équation principale, on obtient : $e = 3\,c$, ce qui est la mesure de la sensation.

Pour que cette formule puisse être appliquée il faut :

1° Que l'on puisse poser une sensation égale à zéro.

2° Que l'on puisse établir une série de sensations telles que les différences de deux sensations consécutives soient égales.

La première proposition est vérifiée par l'existence du seuil d'excitation et du seuil différentiel.

Fechner cherche dans le ciel deux nuages dont les éclairements sont différents, mais juste assez pour qu'il puisse percevoir cette différence, ou bien un nuage qu'il distingue à peine sur le fond du ciel. Il place ensuite devant ses yeux des verres sombres qui ne laissent passer que le tiers de la lumière. La différence absolue devient donc trois fois plus petite, tandis que la différence relative reste la même; la différence continue à être perçue, elle est même pour le moins aussi nette. Il place devant ses yeux des verres qui ne laissent passer que le septième de la lumière; la différence continue à être perçue (loi de Weber).

Chimiotactisme. — Nous choisirons pour démontrer ces propositions un exemple tiré du chimiotactisme des spermatozoïdes des Fougères. Ces derniers sont attirés par des solutions très faibles de malates. On peut disposer l'expérience de la manière suivante : Les spermatozoïdes isolés dans une goutte d'eau nagent avec vivacité dans ce milieu; si dans cette goutte on introduit un tube capillaire contenant une solution faible d'un sel de l'acide malique, on voit les spermatozoïdes se diriger vers le tube capillaire hors duquel se fait une diffusion du sel malique. On arrive ainsi à concentrer dans cette trappe des centaines de spermatozoïdes.

Les organes de natation des cellules sont les flagelles, cils, membranes ondulantes. Les cils manifestent un mouvement hélicoïdal qui refoule l'eau. L'organisme est amené ainsi à décrire une spirale soit en tournant sur son axe soit en se déplaçant le long d'un cylindre imaginaire.

Arrivés dans la zone de diffusion où s'établit une dénivellation de concentration, on voit les spermatozoïdes se diriger en ligne droite vers l'orifice du tube capillaire sans changer de vitesse.

On reconnaît ici la fonction polarisante de l'excitant, qui n'apporte pas un surcroît d'énergie, mais qui intervient pour régler un mouvement, pour l'orienter.

On a pu déterminer le seuil d'intensité de l'excitant. Dans quelques expériences la concentration minimum était voisine de 0,001 % d'acide malique combiné. Dans une des expériences la quantité d'acide malique contenue dans le tube capillaire n'était guère que 0,000,000,0284 milligrammes.

Si les spermatozoïdes sont dans l'eau, le seuil d'intensité de l'excitant est de 0,001 %

s'ils sont déjà dans une solution d'acide malique :

à 0,0005 %	le seuil est de	0,015 %
0,001 %	»	0,03 %
0,01 %	»	0,3 %
0,05 %	»	1,5 %

(D'après PFEFFER.)

autrement exprimé, l'anthérozoïde pour s'orienter ne sait distinguer que des différences de concentrations qui sont 30 fois plus grandes que celle de son propre milieu. Par conséquent, la différence reste proportionnellement la même comme dans le cas de perception dont il a été question plus haut. Si cette différence est diminuée l'excitant n'est plus suivi de réaction; il n'y a pas de *riposte*.

Le biologiste, en répétant de semblables expériences qui n'ont pas toujours le même succès, ne doit jamais oublier que la réactivité ne dépend pas que de l'excitant, mais du tonus de l'organisme, c'est-à-dire de son état au moment choisi.

Les spermatozoïdes de Fougères *(fig. 452)* différentes ont un temps de mobilité différent; les uns restent sensibles aux causes d'orientation pendant 20′ *(Ceratopteris thalictroides)*, d'autres 35-40′ *(Blechnum occidentale)*, d'autres pendant plus de 120 minutes *(Gymnogramme Martensii)*. L'âge, la température modifient les valeurs de la sensibilité comme d'autres facteurs tels que l'oxygène, l'acidité ou l'alcalinité d'un milieu.

Les spermatozoïdes dont on vient de décrire l'excitabilité sont attirés

vers l'orifice de l'appareil femelle, l'archégone, par une cause polarisante, sans doute très analogue sinon identique à celle qui vient d'être

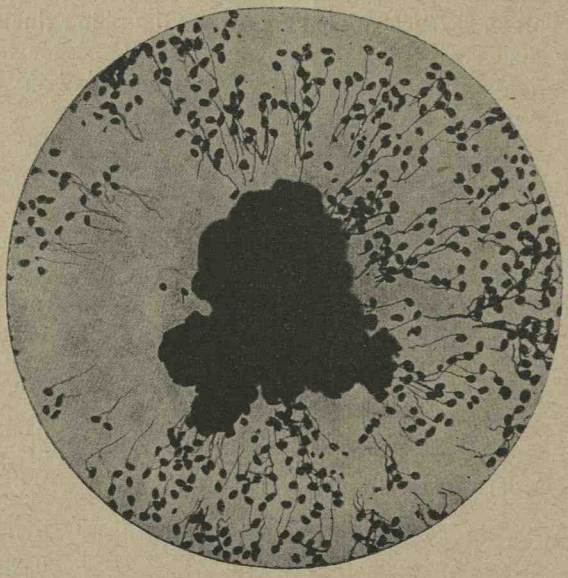


Fig. 451. — Grains de pollen dont les tubes en germant sont poussés vers le milieu chimique excitant. (D'après LIDFORS.)

citée. On suppose que l'excrétion de la substance excitante n'est pas due à l'oosphère mais aux cellules du canal en voie de liquéfaction.

Le suc cellulaire de beaucoup de plantes tant inférieures que supérieures agit de la même façon que les solutions de malates, ce qui avait fait croire que la riposte ordonnée des spermatozoïdes de Fougères a toujours pour cause l'acide malique contenu dans ces sucs. Depuis cette découverte fondamentale on a reconnu que beaucoup de substances pouvaient fonctionner comme excitants. Ce sont en particulier les sels de potassium et de rubidium; ceux de lithium, de sodium ou d'ammonium n'ont aucune action sur ce phénomène. Cependant, de toutes les substances examinées, les sels maliques ont le seuil d'intensité le plus inférieur.

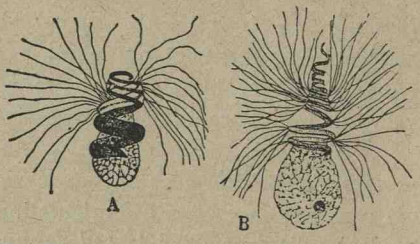


Fig. 452. — Spermatozoïdes d'*Onoclea* (A) et de *Marsilia* (B). (D'après MOTTIER.)

(KNO_3 0,01 GM*— 0,1 GM, tandis que pour $C_4H_6O_5$ 0,0001 — 0,01 GM)

En ce qui concerne les spermatozoïdes d'*Equisetum*, on a reconnu que l'acide malique agit de la même manière ($^1/_{10000}$ mol.) ; les sels de sodium sont aussi actifs ($^1/_{10}$-$^1/_{100}$ mol.). Ceux de *Salvinia* (Fougère aquatique) sont également sensibles à l'acide malique mais réagissent également, quoique moins nettement, vis-à-vis des ions Ca (Calcium) et Sr (Strontium).

On a en outre constaté que seules les substances qui présentent en solution aqueuse le phénomène de la dissociation agissent comme excitants; aucune substance non dissociable n'a d'action (saccharose, glycose, glycérine) sur ces spermatozoïdes.

De même les éthers de l'acide malique (l'éther diéthylique de cet acide) qui ne sont pas dissociables sont sans action, tandis que des solutions équimoléculaires de malates de soude, de potassium, d'ammonium ou de magnésium et de calcium sont équivalentes. On ramène ces observations à la théorie des ions; ici c'est l'ion acide malique qui serait actif. Dans le cas des sels de potassium ou de rubidium les acides inorganiques n'ont aucune action. Le rôle est joué par les ions + K et + Rb.

On a, en ce qui concerne les spermatozoïdes d'*Isoetes*, montré que les acides organiques voisins par leur constitution stéréochimique de l'acide malique (succinique, tartrique, fumarique) ont également un effet chimiotactique, mais leur seuil d'action est plus élevé (100-200 fois). L'isomère de l'acide fumarique, l'acide maléique, n'a aucune action sur les spermatozoïdes des *Isoetes*, tandis qu'il attire les spermatozoïdes des Fougères et des Salviniacées, alors que l'acide fumarique n'a pas d'action sur ces derniers.

Remarquons en passant que les deux isomères ont une valeur nutritive différente. Le *Penicillum glaucum* et l'*Aspergillus niger*, moisissures communes croissent très bien quand on leur donne l'un de ces acides comme source hydrocarbonée (acide fumarique) mais laissent l'autre inattaqué.

On peut, par des capillaires en verre, dont l'un contient l'acide maléique (maléinate de soude) l'autre l'acide fumarique (sel de sodium), trier un mélange de spermatozoïdes d'*Isoetes* et de *Salvinia*. On doit donc admettre une perception chimiotactique spécifique, c'est-à-dire que la configuration stéréochimique de l'excitant doit correspondre à celle de l'appareil percepteur du spermatozoïde. On a déjà insisté sur cette question de l'adaptation du ferment à la substance fermentescible, qui correspondent l'un à l'autre comme une clef à une serrure donnée.

On peut aussi déterminer le seuil d'excitation en absorbant les sper-

* GM = gramme molécule.

matozoïdes dans des tubes capillaires et en les attirant du dehors par l'augmentation progressive de la concentration extérieure.

D'autre part les corps chimiques qui, comme l'acide malique, ressemblent autant à l'acide maléique qu'à l'acide fumarique, seront tout aussi actifs vis-à-vis des spermatozoïdes *maléinophiles* que vis-à-vis des spermatozoïdes *fumarophiles*. Pour les mêmes raisons, l'acide succinique et l'acide tartrique, qui ont une configuration stéréochimique analogue à celle de l'acide fumarique, sont actifs vis-à-vis des spermatozoïdes d'*Isoetes* mais inactifs vis-à-vis de ceux de *Salvinia*.

acide maléique	acide fumarique	acide tartrique droit.	acide malique
COOH | H—C ‖ H—C | COOH	COOH | C—H ‖ H—C | COOH	COOH | H—C—OH | OH C—H | COOH	COOH | H—C—H | OH C—H | COOH

L'acide citrique agit aussi spécifiquement sur les spermatozoïdes des Lycopodiacées.

Enfin, les alcaloïdes, qui sont des déchets inévitables de l'activité des cellules (v. p. 99) sont, dans certains cas, également actifs. Pour les spermatozoïdes d'*Equisetum* le seuil d'intensité a été trouvé : chlorhydrate de quinine $^1/_{1000}$ mol., nitrate de strychnine $^1/_{500}$ mol., chlorhydrate de cocaïne $^1/_{200}$ mol., chlorhydrate de morphine $^1/_{200}$ mol. Ceci semble montrer que les corpuscules mobiles fécondants des Ptéridophytes sont sensibles à plus d'une action.

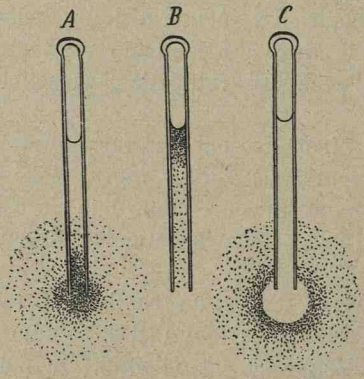


Fig. 453. — Dans le tube capillaire *A*, rempli d'une solution à 1 % d'extrait de viande, des bactéries se sont accumulées de la manière figurée. Dans *B* on voit une accumulation de bactéries vers la bulle d'air, ce qui a été produit par le défaut d'aération à l'extérieur au bout d'un certain temps (aérotactisme). Le tube capillaire *C* a été rempli d'extrait de viande acidulé, ce qui fait que les bactéries se sont accumulées à une certaine distance de l'orifice du tube capillaire, c'est-à-dire dans la zone optimum. (PFEFFER.)

Mais cette sensibilité des corpuscules mobiles des végétaux vis-à-vis de divers excitants chimiques provient-elle de ce que l'appareil sensible réagit vis-à-vis de tous ces excitants, ou bien n'est-ce pas plutôt qu'il y a dans le plasma sensible comme une juxtaposition d'éléments récepteurs dont la coexistence dé-

termine la réaction variée? On croyait autrefois qu'un même ferment pouvait posséder plusieurs propriétés (diastase); mais on a reconnu depuis lors que les ferments de cette catégorie sont des mélanges qu'on a pu séparer. De même, sans doute, chaque enzyme ayant une puissance d'hydrolyse ou de condensation spécifique, de même il se trouvera qu'à chaque catégorie de substances actives correspond une sensibilité spécifique. Dans chaque spermatozoïde serait donc logé tout un faisceau de sensibilités chimiotactiques.

Pour les acides fumariques, succinique et tartrique, la loi de Weber relative à la dénivellation de concentration se maintient, il faut pour aiguiller les spermatozoïdes dans les capillaires que la concentration dans ces derniers soit 200-400 fois plus forte que dans le liquide externe.

La loi de Weber qui dit que la sensibilité différentielle se maintient égale pour autant que la dénivellation reste proportionnelle

$$\left(\frac{a}{30\,a} \quad \frac{5\,a}{150\,a} \quad \frac{10\,a}{300\,a}\right)$$

doit subir une restriction en ce qui concerne les très faibles valeurs de l'excitant situées au-dessous du seuil *absolu* et les fortes valeurs de l'excitant qui intervient alors en produisant une réaction différente, parfois inhibitoire (exosmose) ou paralysante. Ainsi tandis que des solutions 1/10-1/100 mol. de sels potassiques permettent encore le mouvement et l'orientation, des solutions 1/5 mol. arrêtent les mouvements de progression des spermatozoïdes de Fougères *(Gymnogramme Martensii)*, sans encore arrêter le battement des cils. Il y a là sans doute un effet de plasmolyse.

Cependant, il ne semble pas qu'il n'y ait que les substances dissociables qui agissent dans le phénomène du chimiotropisme; les spermatozoïdes des Mousses réagissent vis-à-vis de solutions de saccharose de 0,001 %. Ceux de *Marchantia polymorpha* sont attirés par des solutions de corps protéiques (par conséquent par des substances peu ou non dissociables); 0,001 % d'albumine ou d'hémoglobine ou 0,0005 % d'amylase attirent encore nettement ces spermatozoïdes dans les tubes capillaires; il est probable que l'activité de ces faibles concentrations s'explique par la raison qu'étant peu diffuses, ces substances maintiennent une différence de concentration plus persistante que celle des substances solubles cristallisables.

Chez les Myxomycètes étudiées par Kusano l'excitation positive est exercée sur les zoospores par les acides et ceci proportionnellement à leur degré d'ionisation

(H_2SO_4 $^1/_{200\,000}$, HCl $^1/_{100\,000}$, acide tartrique $^1/_{10\,000}$, acide malique $^1/_{5000}$, sont les seuils d'excitation.)

Avec l'augmentation de concentration il y a répulsion tantôt par la concentration en H ions, tantôt à cause de la concentration en molécules non dissociées. Les ions OH (alcalins) ont une action répulsive à une plus faible concentration que les ions H.

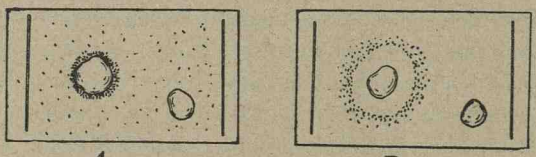


Fig. 454. — Chimiotactisme (aérotactisme) de *Paramecium aurelia*. *A*, il y a sous le couvre-objet une bulle d'acide carbonique (à gauche) et une bulle d'air (à droite); la première attire chimiotactiquement, l'autre est indifférente. *B*, la même préparation quelques minutes plus tard : l'acide carbonique a diffusé dans l'eau ambiante et a par sa concentration forte refoulé les Paramecium jusqu'à la zone où ils trouvent l'optimum d'acide carbonique. (D'après JENNINGS.)

Le cas bien étudié du *Polytoma Uvella*, Algue saprophyte, nous fera connaître l'amplitude de la valeur de l'excitant. Cet organisme est très sensible au carbonate de potassium : une solution qui en contient 0,00691 % ($^5/_{100\,000}$ mol.) les attire nettement; l'excitation devient de plus en plus forte à mesure que la concentration augmente; à 10 % l'organisme qui pénètre dans cette solution y meurt immédiatement. Ce phénomène d'excitation est donc continu, il ne présente pas d'optimum (Massart). On voit par cet exemple que l'organisme ne sait pas distinguer une dose mortelle de l'excitant d'une dose inoffensive. Ainsi les spermatozoïdes de Fougères pénètrent tout aussi bien dans un tube capillaire contenant de l'acide malique additionné de traces de bichlorure de mercure qui les tue.

Beaucoup d'autres organismes se

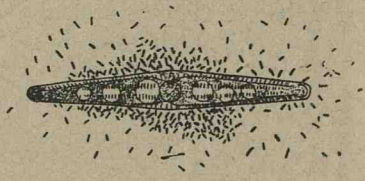


Fig 455. — Diatomée éclairée et dégageant de l'oxygène; tout autour des bactéries se sont accumulées.

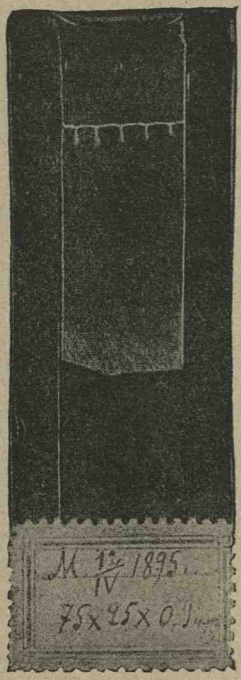


Fig. 456. — Culture des bactéries sulfureuses à partir des boues marines dans un vase étroit. On voit, au fond, la boue noire; au-dessus, le liquide dont on aperçoit vers le haut de la figure le ménisque concave; à une certaine profondeur, la plaque de bactéries sulfureuses avec cinq racines. (D'après JEGOUNOW.)

comportent d'une manière plus avantageuse pour leur existence. Ainsi les spermatozoïdes des Fougères, attirés par des solutions faibles et moyennes de malates, rebroussent chemin lorque la concentration s'élève sérieusement. Alors il est probable que la répulsion est plus l'effet d'un osmotactisme différentiel négatif que d'un chimiotactisme. La spécificité d'action positive des malates en ce qui concerne les spermatozoïdes des Fougères est bien la preuve qu'un chimiotactisme spécifique peut être accompagné d'une perception, d'un différentiel osmotique dans la zone de diffusion. Dans chaque zone de liquide plus approchée de l'orifice du tube capillaire, il y a en avant et en arrière de l'organisme qui progresse une même différence relative de concentration. Arrivé au contact d'une zone de concentration plus forte, l'organisme rebrousse chemin, semblant fuir une concentration qui lui serait nocive.

On a trouvé avantageux de donner des noms aux réactions d'orientation active vis-à-vis de différentes causes chimiques excitantes.

L'AÉROTACTISME : réalisé dans beaucoup de bactéries aérobies (v. *fig. 455)* que l'oxygène dirige jusqu'à une certaine tension (seuil d'action).

Cet aérotactisme peut s'observer facilement en se servant de Diatomées mobiles dans un milieu éclairé contenant des bactéries oxygénophiles. La diatomée dégageant de l'oxygène est entourée de bactéries. Si elle se déplace hors du groupe de bactéries, ces dernières, après un court moment, essaiment avec rapidité vers la nouvelle position prise par la plante qui dégage de l'oxygène. De même lorsqu'on introduit des infusoires *Paramecium* dans un verre contenant de l'eau *peu aérée* renversé sur une cuve de mercure on voit bientôt cesser leurs mouvements; si alors on dégage dans cette eau une bulle d'oxygène, on voit des infusoires se précipiter vers cette bulle.

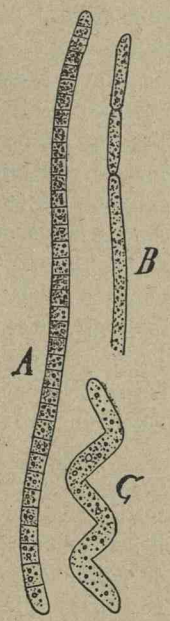


Fig. 457. — Schizophytes sulfureux. *A, Beggiatoa alba; B. Thiothrix nivea; C, Spirillum sanguineum.* (D'après MIGULA.)

Mais comme pour les autres chimiotactismes l'organisme tend vers une certaine concentration, celle-ci étant dépassée il y a répulsion; on voit alors l'être mobile reculer jusqu'à une zone optimale. Cela est bien visible dans les expériences illustrées par les *fig. 453, 454.* Dans l'une on voit sous le couvre-objet dans *l'eau suffisamment aérée* deux bulles de gaz, l'une à droite, d'oxygène, l'autre à gauche, de gaz carbonique. Ce dernier attire tout d'abord les *Paramecium,* puis à mesure qu'il

diffuse dans l'eau, il les repousse et les infusoires occupent alors une zone circulaire correspondant à la concentration optimum dans laquelle ils sont emprisonnés.

Les bactéries sulfureuses se prêtent admirablement à montrer cette propriété qu'ont beaucoup d'organismes inférieurs en vertu de leurs chimiotactismes positifs ou négatifs de se tenir dans une zone d'équilibre.

Ces bactéries sulfureuses, dans les eaux dont la vase émet de l'hydrogène sulfuré, se tiennent à un niveau qui est déterminé par la concentration de l'H_2S d'une part mais aussi par celle de l'oxygène ; si on expérimente avec le dispositif indiqué *(fig. 456)* on voit selon ces concentrations relatives le niveau de la plaque formée par l'accumulation de ces bactéries (qu'on ne distinguerait pas à l'œil nu si elles étaient isolées) se déplacer. Le tonus de ces végétaux change d'ailleurs avec leur nutrition sulfurée. On les voit descendre en une sorte de racine vers la zone où la concentration de l'H_2S et de l'O est convenable pour la respiration du gaz sulfureux, puis elles remontent à un niveau plus élevé où se fait une nouvelle oxydation de soufre en H_2SO_4, pour redescendre vers le niveau inférieur. De ce va-et-vient résulte la figure en festons du niveau bactérien. L'acide se combine à la chaux pour former du sulfate de calcium qui se dépose. Ces tactismes sont si franchement réglés que l'ensemble présente l'apparence curieuse figurée (v. *fig. 456).*

Certaines bactéries *(Spirillum, Beggiatoa) (fig. 457)* se dirigent vers des lieux où la pression de l'oxygène est très faible; une tension plus forte provoque le rebroussement. Lorsqu'il y a toujours rebroussement, il faut admettre que l'optimum d'attraction est à 0. On peut parler alors de chimiotactisme négatif. Il ne faut pas confondre ce chimiotactisme négatif avec le rebroussement dû à l'osmotactisme négatif dont il a été question plus haut et qui ne se manifeste qu'à des concentrations élevées.

A ce propos il est intéressant de constater que les spermatozoïdes des Fougères ne sont pas aérotactiques ou tout au moins que leur seuil supérieur de sensibilité vis-à-vis de l'oxygène se trouve à la concentration de l'air dans le liquide au milieu duquel ils nagent.

Osmotactisme. — Il peut être positif ou négatif. Constaté chez plusieurs organismes marins (bactéries), l'osmotactisme positif ne semble pas être la cause de l'attirance que des solutions concentrées exercent sur les unicellulaires mobiles; dans le cas déjà cité du *Polytoma Uvella*, il s'agit évidemment d'un chimiotropisme continu; l'être dépourvu d'osmotactisme négatif ne sait pas fuir une solution dont la concentration devient mortelle pour lui.

On peut mettre en évidence l'osmotactisme négatif au moyen du *Spirillum Undula* ou du *Bacillus megatherium*, qui est positivement chi-

miotactique vis-à-vis d'une solution de carbonate de potassium. Si on place dans un tube capillaire une solution très faible de ce corps (0,0005 G.M.) (l'action positive de ce dernier peut être inhibée par l'addition de corps variés. On voit alors que l'action de rebroussement est proportionnelle au nombre de ions.

Par exemple des corps à coefficient isotonique 3 comme NH_4Cl,NaCl, ont leur seuil d'action répulsive à 0,07 G.M., ceux à coefficient isotonique 4, à 0,05-0,06 G.M., des corps comme l'urée ou la glycérine, qui n'ont pas d'action répulsive, passent comme l'on sait facilement au travers des membranes plasmiques (v. p. 21) et ne peuvent ainsi provoquer une action plasmolysante rapide.

La répulsion osmotactique du *Spirillum Undula* suit la loi du différentiel; c'est-à-dire que si on place successivement cette bactérie dans des solutions plus concentrées la répulsion n'est effectuée que par une solution proportionnellement plus élevée.

Dans la solution normale par	0,07 GM NaCl
+ 0,03 GM NaCl par	0,2 — 0,25 »
+ 0,06 »	0,25 — 0,30 »
+ 0,09 »	0,40 — 0,45 »

Cette indifférence de la glycérine et de l'alcool et leur incapacité d'arrêter les mouvements des spermatozoïdes des Fougères à des concentrations théoriquement plasmolysantes est bien démontrée par la table suivante :

Exprimée en ..... Mole	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{100}$
gr. %	10,1	5,05	2	1	0,5	0,1
KNO_3 101	O*	O	?	M*	M	M
NaCl 58	O	O	?	M	M	M
Sucrose 342 ...	O	O	?	M	M	M
Glycérine 92 ...	M	M	M	M	M	M
Alcool 46	M	M	M	M	M	M

(D'après Buller).

On voit qu'à des concentrations équimoléculaires qui arrêtent le mouvement des spermatozoïdes des *Gymnogramme* dans le salpêtre, le chlorure de sodium et le sucrose, ce mouvement se maintient dans l'alcool et la glycérine. C'est un procédé indirect pour démontrer la perméabilité du plasma vis-à-vis de l'alcool et de la glycérine. Ce qui nous explique leur inactivité osmotactique.

C'est aussi dans cette catégorie qu'il convient de placer les réactions

* M = mouvement; O = absence de mouvement.

auxquelles on a donné le nom de *phobisme* osmotique. Tandis que dans le chimiotactisme des zoospores et des gamètes l'optimum étant dépassé l'organisme se retourne et fuit la concentration plus élevée pour une concentration plus faible, dans les phobismes chimiques ou osmotiques, il ne s'agit que d'un brusque recul exécuté par beaucoup d'organismes en présence d'excitants désagréables. L'organisme ne se retourne pas, il se borne à nager en sens contraire.

Cette sensibilité a été constatée chez quelques Infusoires, et chez plusieurs Bactéries.

Le mouvement propre, c'est-à-dire sans tenir compte de l'orientation que subissent les spermatozoïdes, est aussi induit par les facteurs comme l'oxygène; mais aussi pour certains par la concentration de l'eau de mer. Les spermatozoïdes de *Fucus serratus* et *F. vesiculosus* (deux Algues brunes) essaiment quand l'eau de mer a une teneur en chlorure de sodium située de 12 ‰ - 35 ‰.

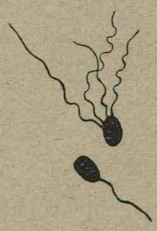


Fig. 458 — Bacillus megatherium.

Phobotactisme. — Des bactéries en nageant arrivent accidentellement dans la zone de diffusion du corps agissant, par exemple de l'extrait de viande qui se répand hors d'un tube capillaire. Une fois arrivées dans cette sphère de diffusion, elles continuent souvent leur chemin sans tendre vers le maximum de concentration; arrivées à une zone minimum elles sont refoulées; elles nagent alors, leur bout postérieur en avant, jusqu'à ce qu'elles atteignent de nouveau une zone de faible concentration où elles sont de nouveau refoulées, et ainsi de suite.

L'organisme est comme emprisonné dans le liquide nourricier. On a constaté que ce mouvement de recul se fait lorsqu'on transporte le *Paramecium Aurelia* d'une solution plus concentrée dans une solution moins concentrée.

Héliotactisme. — Cette forme de sensibilité s'observe souvent chez les Algues inférieures Flagellées, Volvocinées, zoospores de Chlorophycées.

La sensibilité de ces divers organismes vis-à-vis de la lumière est variable; on peut, par exemple, trier un mélange de *Gonium* et de *Pandorina*, en exposant dans un vase assez large l'eau qui les contient à la lumière; une forte lumière attire les uns et repousse les autres.

Si le triage n'est pas absolu, c'est que l'âge change le *tonus*. Par ce terme on entend l'état amené par des circonstances préparatoires qui disposent, prédisposent ou indisposent l'organe ou l'organisme à percevoir l'excitant et à réagir conséquemment. Si c'est la température qui prédispose ou indispose on a un thermotonus, si c'est la lumière un phototonus.

De fait, quand on expérimente dans les conditions habituelles, on fait varier l'une seule des conditions, les autres restant les mêmes. Le tonus est la résultante de ces diverses actions; on ne les précise pas.

Toute réaction vis-à-vis d'un excitant en fonction d'une seconde cause qui agit est modifiée par le tonus qui en résulte. Ainsi l'action d'un catalysateur sur une substance catalysable dépend non seulement de la concentration du catalysateur, mais aussi de la température à laquelle se fait cette catalyse. Souvent la réaction ne commence à se passer qu'à partir du seuil de température. Etablir le niveau thermique auquel commence la réaction, c'est mettre le système au *thermotonus* requis. En élevant la température la réaction prend une autre allure ou une autre vitesse ou, si on la pousse plus loin, cesse même de se faire.

De même dans toute riposte à un excitant, le tonus est l'état particulier créé par un second facteur qui peut accélérer, retarder, renverser ou inhiber la réaction.

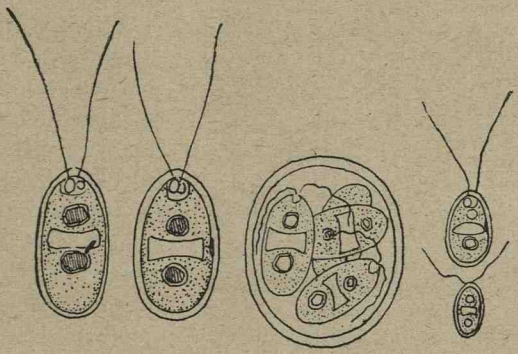


Fig. 459. — Zoospores du *Chlamydonas pertusa*. *1*, *2*, zoospores isolées à deux cils et deux vacuoles pulsatiles alternantes, le stigma est en noir; *3*, zoosporange; *4* et *5*, microzoospores.

Nous avons appris à connaître un *thermotonus* semblable dans le phénomène de l'assimilation du carbone par la chlorophylle dans la lumière. Pour effectuer le maximum d'action en lumière vive, il faut élever la température (v. *fig. 13*). Il en est de même de l'héliotactisme de beaucoup de zoospores qui deviennent plus photophiles à une température plus basse. Autrement dit, telle intensité lumineuse qui serait répulsive à basse température devient attractive à plus haute température *(Botrydium, Ulothrix)*. Il faut bien se souvenir que le mouvement des cils et du corps de ces zoospores est un phénomène à étudier pour lui-même et dans ses rapports avec le milieu et que dans les tactismes positifs ou négatifs il s'agit surtout d'orientation de ce mouvement, d'aiguiller les organismes dans une direction qui est généralement celle de l'incidence positive ou négative de l'excitant.

Ces organismes inférieurs possèdent en outre tout un faisceau de sensibilités qu'il est avantageux d'énumérer ici. Tout d'abord en vertu d'un autotactisme, c'est-à-dire des causes internes se déroulant périodi-

quement mais que nous ne pouvons analyser, ils exécutent des mouvements de leurs cils; ils possèdent des vacuoles pulsatiles qui se remplissent et se vident alternativement. Leurs cils sont sensibles au contact de corps durs, ce qui produit un recul de l'organisme.

Ceci fait que les mouvements provoqués par la lumière ou d'autres causes sont parfois déviés en raison de modifications amenées dans les sensibilités par des agents extérieurs secondaires ou par l'effet même des modifications internes dont dépendent les autotactismes.

Chez les Euglènes *(Euglena viridis)*, le corps présente en avant un bec incolore dans lequel on observe un *stigma* rouge. Il semble que ce stigma puisse être considéré comme un appareil de perception, car l'orientation positive ou négative n'a lieu que si cette région est éclairée ou obscurcie. Il n'est pas certain que chez toutes les Algues ou zoospores d'Algues ce stigma fonctionne comme appareil visuel, car il peut occuper une situation latérale qui ne paraît guère compatible avec l'idée qu'on se fait d'une inégalité sensitive de la moitié antérieure et postérieure pour expliquer que la zoospore oriente son axe dans celui de l'excitation incidente.

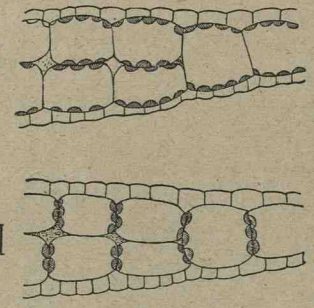


Fig. 460. — Section dans le phyllome du *Lemna trisulca*. I, position des chloroplastides à une lumière moyenne; II, disposition des chloroplastides à une lumière intense. (D'après Stahl.)

Parmi les mouvements induits par la lumière, il faut placer ceux qu'exécutent les chloroplastides dans des éclairages différents.

On a depuis longtemps reconnu que dans une lumière intense les feuilles prennent une teinte plus pâle que dans l'obscurité. On peut parfois produire sur les feuilles exposées à la lumière directe des dessins se découpant sur un fond clair en appliquant sur ces feuilles des morceaux de papier découpés. Partout où la lumière intense arrive elle fait fuir les chloroplastides du dessus des cellules; de là la teinte plus pâle.

Chez une Algue Conjuguée *(Mesocarpus)* le déplacement du chloroplastide dans les différentes intensités est particulièrement intéressant. Le chloroplastide est une bande un peu échancrée, un ruban assez large, tendu d'une extrémité à l'autre de la cellule; en lumière diffuse, il présente aux rayons incidents sa face, si la lumière est vive le ruban subit une rotation de 90° et se met de profil.

Si l'on a éclairé vivement ces cellules et qu'on les porte ensuite dans l'obscurité, la torsion est la même que celle que les chloroplastides exécuteraient dans la lumière.

Dans les parenchymes de *Lemna*, d'*Oxalis*, des prothalles de Fougères, dans les feuilles de *Funaria* ou d'*Elodea*, les chromatophores lenticulaires se placent en lumière diffuse de manière à tourner leur face vers la lumière, en lumière directe ils se placent de profil le long des anticlines, dans l'obscurité, tantôt de profil et sur les anticlines intérieures, laissant les extérieures nues ou seulement de profil.

La sensibilité des plantes à ce point de vue varie beaucoup; les pantes d'ombre déplacent leurs chloroplastides sur les parois latérales en posi-

La sensibilité des plantes à ce point de vue varie beaucoup; les plantes lumière. Si la lumière devient très intense, on voit chez les prothalles de Fougères les chloroplastides se réunir en paquet au fond, moins éclairé, de la cellule.

On ne connaît pas jusqu'à présent le mécanisme par lequel s'effectuent ces déplacements; on ignore en particulier si les chloroplastides sont actifs ou si c'est le plasma qui les entraîne.

Thermotactisme. — L'influence directrice de la température a été étudiée à propos des mouvements des plasmodes des Myxomycètes. Ces masses nues de protoplasma polynucléées s'étant étalées sur un substratum, si on vient à refroidir l'un des côtés du substratum le protoplasma émigre de la région refroidie vers le côté réchauffé. Pour *Fuligo* l'optimum semble être à 36°.

Hydrotactisme — L'orientation due à l'action de l'humidité peut s'observer en particulier sur le plasmode des Myxomycètes. Lorsqu'ils ne sont pas encore mûrs, ces plasmodes qui possèdent des vacuoles pulsasiles (*Æthalium septicum*), étalés sur des bandes de papier à filtrer humectées, quittent les parties qui se dessèchent. Si pendant que cette dessiccation s'opère on approche au-dessus du papier un porte-objet couvert de gélatine à 2 mm. de distance, la vapeur d'eau émise par la gélatine provoque l'érection de filets de protoplasma, qui se détachent du réseau et atteignent la gélatine. Au bout de peu d'heures tout le plasmode a passé du papier sur la gélatine.

Plus tard, lorsque les plasmodes se préparent à former leurs fructifications (plasmodiocarpes), l'hydrotactisme devient négatif.

Rhéotactisme. — Les plasmodes de Myxomycètes sont aussi orientés par le courant d'eau qui coule sur le substratum auquel ils sont adhérents; en général ils se dirigent en sens inverse du courant.

Tropismes.

On comprend sous ce nom l'orientation que prennent les organes des végétaux, tant acellulaires que cellulaires, sous l'influence de causes

diverses, tant externes qu'internes. Ce sont plus particulièrement les courbures qu'effectuent ces organes lorsqu'ils ont été écartés de leur position d'équilibre sensible.

Chaque organe est en équilibre vis-à-vis de ces causes lorsqu'il continue à croître dans la même direction ou qu'il se maintient insensible dans la même position. Tout écart de cette position neutre amène à une réaction qui se traduit par une courbure résultant d'une inégalité de croissance.

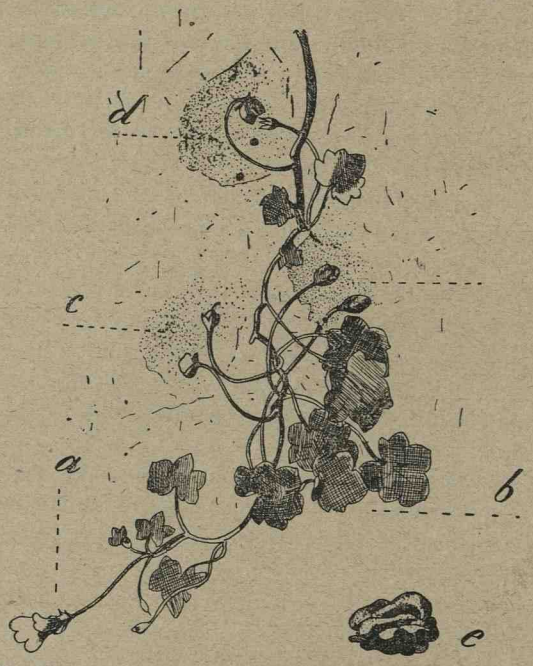


Fig. 461. — *Linaria cymbalaria* suspendu à un mur; *a*, fleur héliotropique portée par une tige retombante dont le sommet se relève géotropiquement; *c*, creux du mur vers lequel se dirigent les pédicelles fructifères; *b* feuilles diahéliotropiques; *d*, creux dans lequel les capsules viennent déverser les semences; *e*, semence fortement grossie dont le tégument est ridé et susceptible de s'accrocher aux aspérités.

Si nous maintenons dans la verticale et tournée vers le bas, la racine terminale d'une plantule, elle continue à croître dans la même direction, c'est-à-dire en ligne droite.

Si au contraire on la dispose horizontalement, on remarque bientôt qu'elle subit une courbure dans la zone d'allongement, qui finit par amener la portion en croissance dans la verticale, tandis que la région qui a atteint sa croissance définitive se maintient dans la situation imposée.

Grâce à cette propriété de pouvoir se courber, les plantes effectuent, pendant leur cycle d'existence, des mouvements souvent complexes et qui *semblent* calculés de façon à assurer au végétal une vie conforme à son milieu.

Voici, par exemple, le *Linaria cymbalaria*, fixé par ses racines dans la fente d'un mur *(fig. 461)*; ses tiges grêles et décombantes se relèvent vers leur extrémité; les feuilles assez longuement pétiolées vont étaler leurs limbes de telle façon qu'ils reçoivent la lumière perpendiculairement

à ces surfaces; les pédoncules floraux se tournent vers la lumière; dans les fleurs fécondées, on voit les pédoncules fructifères se tordre et se diriger à l'opposé de la direction du jour; de cette façon la capsule qui finit par s'ouvrir déverse ses semences dans une fente du mur ou du rocher, (v. *fig. 461)*. Il y a, comme on le voit chez toutes ces plantes, des mouvements variés et qui changent avec l'environnement et avec l'âge (Tonus).

Ces mouvements sont-ils autonomes ou sont-ils provoqués? L'analyse que nous en allons faire nous montrera que ces flexions dépendent d'une part du tonus temporaire de l'organe et de ses corrélations, et d'autre part de causes directrices.

On dénomme les réactions d'orientation par courbure d'après les causes externes supposées actives: *géotropisme*, lorsque la flexion est sous la dépendance de la gravitation; les termes de *thermo-* et d'*héliotropisme* se comprennent sans autre. Dans l'*hydrotropisme* et l'*électrotropisme* nous avons l'orientation des plantes vis-à-vis de l'humidité ou de l'électricité. Les flexions dues au contact de la plante avec un corps solide sont appelées *haptotropiques*.

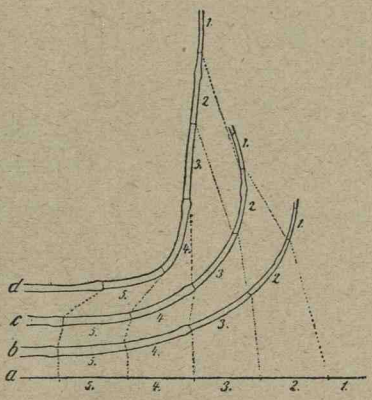


Fig. 462. — *Cephalaria alpina*, la tige ayant été couchée se relève par géotropisme; *a*, position du début: *b*, *c*, *d*, positions successives. (D'après Sachs.)

On sait depuis longtemps que ces différentes courbures ne se font guère que dans les *organes en voie de croissance* par conséquent dans l'air oxygéné, et qu'elles résultent d'une inégalité de croissance. Si une tige exposée à une lumière unilatérale se courbe dans la direction de cette source lumineuse, c'est que le flanc non éclairé s'est plus allongé que celui qui était directement illuminé.

On démontre ceci par l'inégal écartement de traces équidistantes qu'on a portées sur l'objet en expérience *(v. fig. 462)*. On démontre ainsi que ces courbures se font le mieux dans les zones d'allongement par le même procédé. D'une manière générale toute cause qui favorise l'allongement établit un *tonus* favorable à la flexion provoquée par une rupture de l'équilibre sensoriel. Par conséquent, il faut, pour maintenir la turgescence, l'eau nécessaire, la température optimum, une aération suffisante pour permettre la mise en œuvre de réserves. Ces questions ayant été étudiées à propos de la croissance, nous n'y reviendrons qu'incidemment.

Comme pour les tactismes il conviendrait de déterminer le seuil d'action de la cause irritante. A partir de ce seuil il faudrait établir la courbe d'action exprimée, soit en vitesse pour l'unité de courbure et en fonction de l'intensité de la cause irritante, soit en intensité de courbure pour l'unité de temps en fonction de la même cause.

On verrait alors que cette courbe irait s'élevant jusqu'à un optimum à mesure que croîtraient les valeurs de l'excitant, puis diminuerait au delà de cet optimum, l'intensité de l'excitant continuant à croître.

Nous avons déjà appris à connaître cette notion de l'optimum; par analogie avec l'action des ferments nous pouvons supposer que toute cause efficiente fait apparaître tout d'abord selon la loi des masses et de la catalyse et à mesure qu'elle se prolonge ou qu'elle augmente d'intensité, à côté de l'action principale, ici la courbure, d'autres réactions qui lorsqu'elles atteignent le seuil d'action viennent agir en sens contraire de la cause excitante et en faire diminuer l'effet. Cela étant, on peut concevoir une intensité de l'excitant à laquelle les actions positives et négatives se neutralisent et où un seuil maximum est atteint. Plus encore, on connaît des cas où ce seuil supérieur étant atteint, l'excitant continuant à croître, il provoque une réaction contraire à la précédente dont le seuil inférieur coïncide avec le seuil supérieur de la réaction précédente, puis passe par un nouvel optimum et un nouveau maximum. A propos des tactismes nous avons déjà appris à connaître cette succession qui aboutit à un renversement d'action; la réaction de positive (attraction) devient négative (répulsion).



Fig. 463. — Flexions héliotropiques effectuées par des plantules de *Vicia sativa;* la flèche indique la direction de la lumière latérale. (D'après Belzung.)

La courbe empirique à deux optimum n'a de réelle signification que si, durant l'expérience, l'objet reste identique à lui-même ou si les objets sont choisis de manière à éliminer les facteurs individuels. Or ces conditions sont malaisées à remplir, ce qui rend une étude précise difficile.

En outre il y a lieu de tenir compte du tonus, c'est-à-dire de l'état

antérieur de la plante sur laquelle on expérimente, les plantes déjà éclairées ou fortement éclairées réagissant moins que celles qui ont vécu ou qu'on a élevé dans l'obscurité.

Le seuil d'intensité a été déterminé pour l'héliotropisme de plusieurs plantes. On a reconnu que, à partir de 0,002 bougies (à un mètre de distance), la courbure des plantules étiolées de *Vicia sativa* n'a plus lieu, tandis qu'à la lumière de ½ bougie la courbure est maximum. D'autres plantes réagissent à une lumière plus faible, ainsi le *Lepidium sativum* (0,0003 bg.), tandis que pour certaines le seuil n'est atteint qu'à une plus grande intensité, *Raphanus sativus* (0,016) (Wiesner).



Fig. 464. — Expérience d'héliotropisme faite à partir de *Vicia Faba*, devant une fenêtre éclairée; on voit bien la courbure des tiges à leur base.

On a montré aussi que la faible lumière qu'émettent des bactéries phosphorescentes suffit souvent pour orienter des plantules et d'autres végétaux *(fig. 465)*.

En augmentant la lumière on voit finalement certaines plantes se courber en sens contraire (100.000 lampes Hefner pour le *Phycomyces nitens)*. On a montré qu'à une intensité intermédiaire située à mi-chemin dans l'intervalle de celles qui produisent l'optimum de courbure positive ou négative, il y a une zone neutre où la plante reste indifférente. Les actions positives et négatives s'annulent réciproquement.

Quoiqu'on n'ait pas, à ce sujet, d'expériences rationnelles, il semblerait que la plupart des plantes héliophiles vivant à la lumière sont insensibles à cette intensité moyenne. Pour mettre en évidence leur héliotropisme, il faut provoquer un abaissement de luminosité et établir un différentiel

d'illumination selon un plan antérieur et postérieur à la plante considérée. Ainsi, tandis que dans les clairières les plantes de nos bois dirigent leurs organes symétriquement, dans les sylves sombres sur les pentes exposées au nord et dans lesquelles une lumière affaiblie n'arrive que par la lisière basse, sous l'influence de cette différence de luminosité et déterminées dans leur tonus par l'abaissement du niveau lumineux, quelques-unes arrivent à tourner toutes leurs feuilles vers la direction de la lisière



Fig. 465. — Héliotropisme positif de plantules de *Vicia Faba* provoqué par la lumière qu'émettent des bactéries phosphorescentes cultivées dans une éprouvette et dans un flacon Erlenmeyer (à gauche). (Inst. bot. Genève.)

du bois. Ainsi le *Prenanthes purpurea* de nos bois sombres. Il est intéressant de remarquer que les tiges de cette plante ne montrent pas la même sensibilité. Chez ce *Prenanthes* lorsque la lumière diffuse est égale les feuilles sont régulièrement disposées autour de la tige et leur limbe est horizontal. Mais si la lumière est unilatérale on voit le limbe des feuilles attachées sur le flanc illuminé s'abaisser par un allongement de la face supérieure de leur base, tandis que les feuilles latérales subissent une torsion à leur base qui amène le limbe dans un plan vertical, la pointe tournée vers l'extérieur; enfin quelques feuilles se redressent en subissant à leur base une torsion correspondante. Les diverses situations

prises assurent aux feuilles le maximum de lumière dans ces conditions *(fig. 466)*.

Le produit de l'intensité lumineuse et du temps de présentation est une constante, c'est-à-dire qu'avec une forte intensité il faut une durée d'éclai-

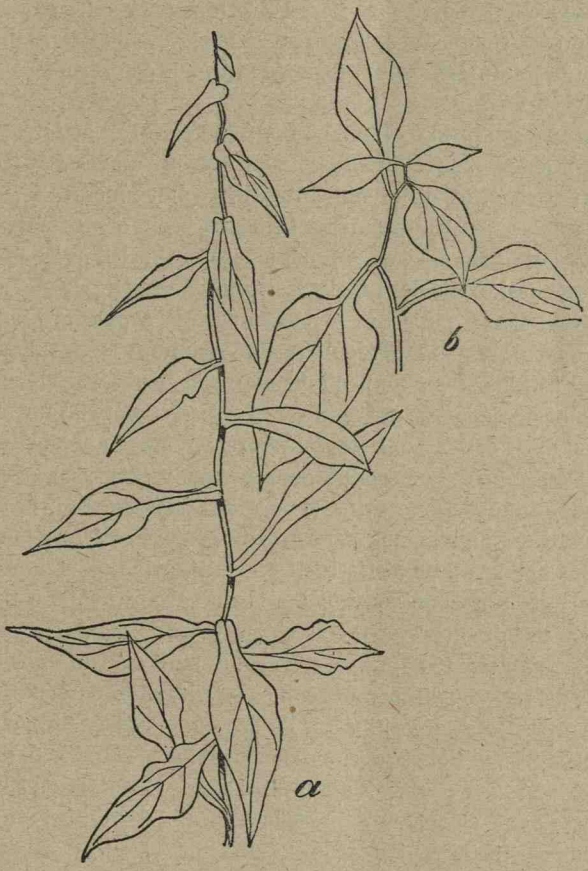


Fig. 466. — *Prenanthes purpurea* soumis à l'action d'un différentiel lumineux, l'intensité plus forte s'exerce perpendiculairement au plan de la figure (dans l'intérieur d'une forêt éclairée unilatéralement).

rage proportionnellement plus courte. Ceci revient à dire que la courbure est proportionnelle à la quantité de lumière agissante (v. p. 451).

Un autre exemple bien frappant de la situation des feuilles en fonction de la direction de la lumière diffuse s'observe chez le *Smilacina bifolia;* dans la forêt éclairée par en haut les deux feuilles sont disposées

horizontalement; si la lumière devient unilatérale le limbe s'incline, présente sa face à la lumière incidente et dirige sa pointe en bas.

Il est excessivement probable que ces réactions dans la nature sont dues à un différentiel lumineux. On n'a encore, à ce sujet, que peu d'expériences. En général on dispose les expériences de telle façon que la plante enfermée dans une boîte sombre ne reçoive la lumière que par une fente ménagée d'un seul côté. Ici le différentiel tend vers l'infini. On peut se demander si la loi du différentiel exposée à propos des tactismes se maintient ici.

Le *Phycomyces nitens* (Champignon, Moisissure) éclairé différemment de deux côtés, n'effectue une courbure positive que si la différence est de 18 % et ceci aux différentes intensités (moyennes).

Mais il semble que les organes sensibles des plantes supérieures distinguent des différences beaucoup plus faibles $^1/_{15}$-$^1/_{60}$. Elles seraient donc presque aussi excitables que l'œil humain ($^1/_{30}$-$^1/_{100}$).

Nous avons déjà à plusieurs reprises appris à connaître l'importance du facteur temps (v. p. 47). Si on expose la plante pendant longtemps à une lumière inférieure au seuil d'intensité, rien ne se passe; mais lorsqu'on a atteint ou dépassé ce seuil il est nécessaire, pour qu'une courbure se manifeste, que l'action de la lumière dure pendant un temps minimum. Le seuil de durée a été déterminé dans plusieurs expériences. On a en effet remarqué que si après avoir exposé à une lumière unilatérale des plantules de différents végétaux pendant un temps insuffisant pour que la flexion héliotropique ait pu s'effectuer, on transporte l'objet dans l'obscurité, la courbure s'effectue souvent après un certain temps comme si la cause efficiente était encore présente. Il y a là une *action rémanente*.

Ce n'est qu'au bout d'un temps, variable suivant les objets, que la courbure se défait et que la plante reprend sa situation du début. Si avant qu'elle soit revenue de sa position on l'éclaire de nouveau unilatéralement et dans le même sens qu'avant, elle recommence à se courber dans le sens de la source lumineuse; on peut ainsi faire décrire à la plante des mouvements pendulaires à volonté. Mais si les intervalles diminuent et que l'illumination soit suffisamment intense, la réaction négative est compensée par la réaction positive et la courbure paraît continue. Notre œil prend pour une lumière continue un éclairage intermittent de 20 périodes à la seconde.

L'effet de l'excitation intermittente est égal au produit de l'intensité de l'excitation et de la fraction de la période pendant laquelle elle agit. Si nous avons un excitant de la valeur i, qui alterne avec une période d'intermittence de même longueur, le résultat sera le même que si l'effet était constant, de l'intensité $^i/_2$. Si l'intervalle est trois fois plus long, l'effet résultant sera $^i/_4$, etc. (Loi de Talbot). Cette loi est satisfaite chez les

plantes si le nombre des périodes est considérable, $^1/_{500}$ de seconde — $^1/_{20}$ de seconde. L'intervalle peut être plus de 15 fois plus long que l'excitation.

Le temps minimum pendant lequel il faut exposer un organe ou une plante à un excitant, ici la lumière, pour qu'une réaction ait lieu s'appelle *seuil de durée;* le temps qui s'écoule à partir de ce seuil jusqu'au moment où commence à s'effectuer la réaction prend le nom de *temps de latence;* la durée de la réaction du moment où elle devient visible jusqu'à celui où elle cesse comprend le *temps de riposte* (Massart).

Ainsi il suffit d'exposer la moisissure *Phycomyces* pendant 7 minutes à l'action d'une lumière unilatérale pour que plus tard s'effectue une riposte. Mais cette durée n'exprime que la somme des seuils, car en éclairant d'une manière intermittente pendant des périodes excessivement courtes on obtiendrait le même résultat. Pendant chaque éclairement la plante a donc dû être influencée, mais cette influence ne se traduit par une courbure visible que si la somme de ces seuils absolus est suffisante (v. *héliotropisme).*

Cette valeur-somme est de 4-9 minutes pour les coléoptiles de Graminées *(Phalaris, Avena).* Le temps de latence n'a pas été déterminé en ce qui concerne ces phénomènes. Nous verrons des exemples de ces notions lorsqu'il sera question du géotropisme. Mais nous voulons déjà ici signaler le rapport qui existe entre la durée nécessaire d'illumination (seuil de durée ou temps de présentation) et l'intensité lumineuse; ce temps de présentation est inversement proportionnel à l'intensité lumineuse.

Temps de présentation héliotropique dans des intensités lumineuses variables (Coléoptiles d'*Avena sativa).*

Intensité lumineuse [1]	Temps de présentation	Produit de l'intensité par la durée
0,000439	46 800 ″	20,6
0,000855	21 600 ″	18,6
0,002706	6 000 ″	16,2
0,0249	900 ″	22,4
0,6156	40 ″	24,8
1,0998	25 ″	27,5
18,94	1 ″	18,9
308,7	$^2/_{25}$ ″	24,7
1255,0	$^1/_{55}$ ″	22,8

(D'après Blaauw.)

[1] Intensité lumineuse: une bougie (unité de mesure) à 1 m de distance.

Cette succession de périodes permet de supposer, premièrement, qu'il faut pour que la plante soit amenée à réagir, que l'excitant ait duré assez de temps pour provoquer une succession de changements dans le plasma sensible. On ne peut guère supposer d'autres changements que des altérations chimiques ou physico-chimiques, altérations qui doivent s'accumuler pendant un temps suffisant pour atteindre le seuil d'intensité. L'accumulation de ces substances (modification chimique ou changements d'état moléculaire du plasma sensible) provoquerait une seconde série de réactions (temps de latence), réactions préparatoires pendant lesquelles les conditions de turgescence et l'état des membranes en croissance de la région flexible seraient modifiés. Cette inégalité de conditions étant réalisée dans la zone flexible, la courbure continuerait à s'accentuer jusqu'à ce que, en raison inverse de l'inégalité de courbure, l'équilibre interne soit rétabli.

En d'autres termes dans une tige inégalement éclairée s'effectueraient dans les flancs opposés d'inégales modifications protoplasmiques, vis-à-vis desquelles l'équilibre morphogénique antérieur deviendrait impossible. En exprimant ces changements dans le plasma par les signes + —, l'équilibre ne pourrait être atteint que si les flancs correspondants par leur inégal accroissement se mettaient en équilibre vis-à-vis de ces causes internes.

Les modifications qui se passent dans le plasma sensible et qui permettent aux agents extérieurs d'orienter les courbures, sont d'ailleurs autonomes. Nous avons déjà étudié les mouvements autonomes du plasma et des zoospores, mouvements qui supposent des modifications préparatoires dans la trame même de la substance vivante, modification résultant du chimisme de la nutrition, des variations de tension par l'absorption de l'eau ou la transpiration, l'accélération des réactions par les changements continuels de température, courants électriques dus aux réactions chimiques qui se passent, etc., etc. On remarque de même dans le phénomène de l'allongement des tiges des flexions autonomes qui dans certaines plantes atteignent des valeurs considérables. Ainsi chaque organe effectuerait des flexions autonomes résultant d'inégalités d'accroissements dans les flancs divers. Nous avons décrit de ces flexions autonomes dans le chapitre consacré au développement des feuilles. On se souvient de l'inégale croissance des deux faces des feuilles par laquelle, tantôt le limbe s'enroule, la face inférieure externe, tantôt se déroule par accélération de croissance de la face supérieure. Les filets des étamines enroulés sur eux-mêmes par l'allongement excessif de leur flanc dorsal se redressent par accélération de la croissance sur la face interne, puis se rejettent en arrière par exagération de cet accroissement.

Ce sont là des mouvements autonomes qu'on peut comparer aux nutations des tiges.

L'action de la lumière dans l'héliotropisme serait d'intervenir pour accélérer ou polariser, aiguiller ou retarder ces nutations autonomes .

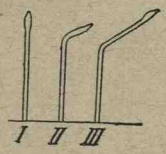


Fig. 467. — *Setaria viridis*, plantules. *I*, étiolée d'âge moyen; *II*, la même courbée héliotropiquement; *III*, la même après un éclairage unilatéral prolongé. (D'après Rothert) ex Jost, Physiologie.)

Comme le mouvement propre des zoospores ou des spermatozoïdes est un mouvement indépendant qui est simplement orienté par l'excitant, lumière, chaleur, substances chimiques, de même la lumière ne fait qu'accélérer ou orienter des nutations autonomes. Elle agit sans doute à la façon d'un catalyseur pour modifier ou accélérer une réaction spontanée, mais lente et diffuse. Par conséquent il ne peut s'agir dans les phénomènes d'héliotropisme que de modifications du phénomène autonome de croissance, lui-même ralenti par la lumière quand il s'agit d'organes du type des tiges.

Chacun sait que dans les réflexes nerveux des animaux il faut distinguer l'organe de perception, par exemple la rétine de l'œil, puis l'organe de transmission, le nerf optique, le centre de perception localisé dans une région cérébrale déterminée; l'impression reçue est transmise par un courant de retour vers l'organe de réaction. Nous avons vu, plus haut, qu'entre le seuil d'impression et le seuil de réaction ou de riposte il s'écoule un temps de latence. On peut donc se demander s'il n'existerait pas chez les plantes des centres ou zones fonctionnant comme le cerveau, appareils de perception distincts des appareils moteurs. C'est ce qu'on a constaté pour plusieurs végétaux.

Dans certaines Graminées (*Setaria viridis* ou une autre Panicée) la première pièce engainante, la coléoptile, reste courte ; elle atteint rapidement une longueur totale de 3-6 mm. L'entrenœud situé au-dessous de ce premier organe s'allonge plus tardivement et peut atteindre 5-6 mm. Si on éclaire la plantule de *Setaria viridis* d'un seul côté, on voit rapidement se faire une courbure au sommet de l'hypocotyle. Cette courbure se déplace au fur et à mesure de la croissance vers une région plus éloignée du sommet. Or on remarque qu'il suffit que la coléoptile soit éclairée d'un côté pour que la courbure s'effectue dans l'hypocotyle; si ce dernier seul est éclairé il n'y a point de courbure. On a donc ici un organe de perception distinct d'un appareil moteur ; le premier est la coléoptile, le second l'hypocotyle (*fig. 467*).

Seulement la question est moins simple qu'il ne paraît au premier abord. Premièrement la coléoptile pendant qu'elle est en voie d'allongement est à la fois sensible et active puisqu'elle peut se courber; à ce moment les deux phénomènes sont confondus dans un seul et même organe. Plus

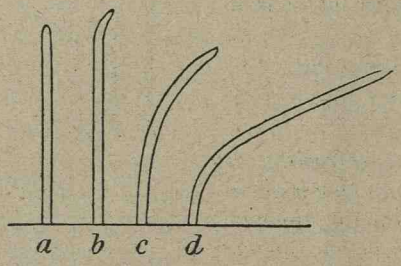


Fig. 468. — *Avena*, courbure héliotropique; *a*, au début de l'expérience; *b*, après 1 1/2 heure; *c*, après 3 1/2 heures; *d*, après 9 1/2 heures. (D'après ROTHERT, ex-DETMER.)

tard lorsque la coléoptile a cessé de croître, elle devient incapable d'effectuer une flexion. Celle-ci apparaît maintenant dans la zone d'allongement dans l'hypocotyle. La perception enregistrée dans la coléoptile a donc dû être transmise jusqu'à la zone motrice. La lumière unilatérale a par conséquent produit, dans le plasma sensible de la coléoptile, une modification qui a provoqué une série de réactions secondaires qui ont été finalement perçues par la zone d'allongement. Ce qu'il y a de remarquable, c'est que l'action d'une lumière unilatérale sur la coléoptile ait été suivie d'une croissance inégale, d'une zone située plus bas et qui n'avait pas été éclairée. L'influence a donc été indirecte; nous ignorons complètement l'enchaînement de cette succession de phénomènes. Mais nous ne sommes pas plus ignorants de ces mécanismes et de ces successions qu'un laïque devant un machinisme compliqué; il voit bien le mécanisme par lequel on remonte un mouvement d'horlogerie, mais il ignore totalement l'existence du ressort qui se détend, la succession des engrenages qui s'ajustent, la nécessité d'un balancier régulateur; de tout cela il ne perçoit que le mouvement des aiguilles. De même si nous ne sommes encore guère avancés dans l'étude des réactions qui s'enchaînent à partir du moment où l'organe de perception a reçu le choc de l'excitant (ici la radiation lumineuse) et celui où la flexion s'effectue, cependant c'est déjà un grand pas de fait que de concevoir la nécessité d'une série de réactions intermédiaires se déroulant selon une loi.

Dans d'autres graminées, la coléoptile est beaucoup plus allongée *(Poa, Avena, etc.)*, l'hypocotyle est rudimentaire. Tout le cotylédon est sensible, mais plus particulièrement le sommet. Le cotylédon d'*Avena* s'allonge par une zone de croissance située tout d'abord à une distance de 5-10 mm. du sommet. La vitesse d'allongement diminue rapidement vers le haut, tandis que le retard est plus insensible vers le bas *(fig. 468)*.

Or il est intéressant de constater que la première courbure se fait tout d'abord immédiatement au-dessous du sommet *(b)*; au bout de 3 h. 1/2 la courbure affecte tout le cotylédon *(c)*, tandis que la flexion du sommet a disparu par autotropisme, c'est-à-dire par une flexion autonome.

La localisation plus ou moins parfaite de la perception au sommet du

cotylédon des Graminées n'est pas un phénomène isolé. On a constaté dans plusieurs cas que le limbe des feuilles *(Malva, Phaseolus, Tropælum, Begonia)* fonctionne comme un appareil de perception. Il suffit en effet d'illuminer le limbe des feuilles primaires de *Phaseolus* pour constater que l'irritation reçue par le limbe provoque une torsion du pétiole. Si au lieu d'éclairer ce limbe par une lumière tombant verticalement on les illumine latéralement, de telle façon que le rayon incident soit maintenant dans le plan des limbes, ces derniers se mettent de nouveau dans un plan perpendiculaire au rayon incident (voir aussi *fig. 468)*. Ce serait dépasser le cadre de ce livre que de donner tous les exemples d'orientation par la lumière. On ne saurait cependant passer sous silence que tandis que beaucoup de tiges sont positivement héliotropiques, beaucoup de racines sont négativement héliotropiques. On voit clairement l'avantage qui en résulte.

Mais il est des tiges, tout au moins les sommets de plusieurs lianes, qui tendent à s'éloigner de la source lumineuse, *Hedera Helix* (Lierre), *Humulus Lupulus* (Houblon), etc. Cette disposition permet à ces plantes de trouver plus facilement un support.

Il y a un intérêt secondaire à connaître l'influence des différentes radiations sur le phénomène d'orientation. La plupart des phénomènes décrits se passent tout aussi bien derrière un écran formé par une solution bleue d'oxyde de cuivre ammoniacal que dans la lumière blanche. Les études comparatives avec utilisation du spectre ont montré que, en général, ce sont les rayons les plus réfrangibles qui ont la part principale dans l'héliotropisme provoqué ; ce serait dans la région comprise entre le bleu et l'indigo, c'est-à-dire avant le violet que l'effet serait maximum.

CASA DE CETIRE
Casa Scoutelor
Cultura Poporului
MARIA N. BREZEANU

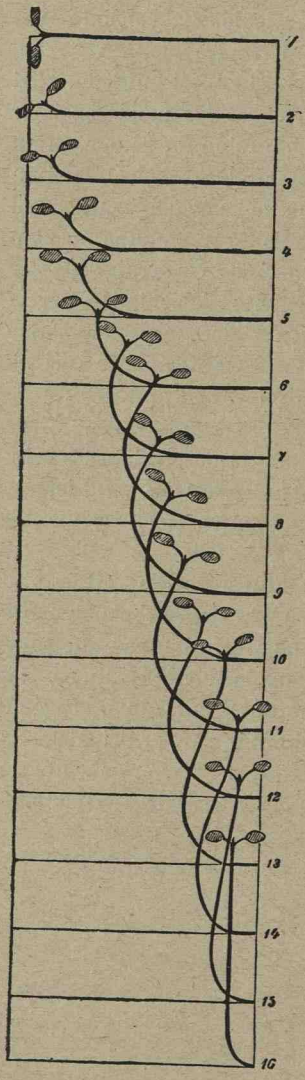


Fig. 469. — Schéma de la succession des états de la flexion géotropique. *1*, plantule disposée horizontalement. 2, *3*, *4*, etc., stades successifs. La région d'allongement maximum étant située au-dessous des cotylédons, c'est là qu'apparaît la première courbure, puis peu à peu elle progresse vers la base, vers les régions déjà plus différenciées.
(Noll ex-Strasburger Lehrb.)

Géotropisme.

C'est un fait d'expérience journalière que les racines des plantes se dirigent généralement dans la direction du centre de la terre, tandis que les tiges principales s'élèvent vers le zénith. L'axe principal des plantes est donc dans une verticale.

On peut facilement démontrer que la plante s'oriente par rapport à cette ligne verticale, direction de la pesanteur ; il suffit de disposer, à l'abri de la lumière, de jeunes plantules en situation horizontale. On peut choisir à cet effet une plantule de *Vicia Faba* (Fève), sur la racine terminale de laquelle on a marqué une graduation par des lignes équidistantes (2 mm.).

Les traits indiquent non seulement l'allongement inégal des zones, mais permettent de saisir le mode de courbure de la racine jusqu'au moment où sa partie en croissance est de nouveau dans une ligne verticale.

Comment s'est faite cette flexion? Il est évident que la zone de flexion est aussi celle du maximum d'allongement. Il y a donc eu une influence due à la situation anormale de la racine par rapport à la verticale sur le mode d'allongement. Il s'est fait une inégalité de croissance sur les deux flancs de l'organe en flexion.

La question est de savoir en quoi consiste cette inégalité. On distingue dans un organe qui subit une flexion géotropique un flanc concave *(v)* et un flanc convexe *(x)*. Pour qu'une flexion puisse s'effectuer il faut que par une dépendance mutuelle les plans intermédiaires entre les faces X et V croissent en corrélation. Il

doit nécessairement se constituer à une certaine distance de l'une et de l'autre une zone neutre.

Quand on compare l'allongement d'une racine maintenue verticale à celui d'une racine disposée horizontalement on ne remarque point d'accélération en ce qui concerne le plan médian de la racine horizontale. Elles paraissent à ce point de vue se comporter sensiblement de la même manière. Il en résulte nécessairement que puisque l'une a subi une flexion c'est que le flanc X s'est plus allongé et que le flanc V au contraire doit avoir subi un retard. Il y a de grandes difficultés à surmonter dans l'évaluation exacte de cette différence d'allongement.

	Racine	X.	V.	M.	Racine verticale
Allongement dans 4 zones	N° 1	10,8	6,1	8,4	10,1
	N° 2	8,7	5,3	7,0	8,5
Allongement dans 3 zones	N° 3	5,8	2,8	4,3	5,5
	N° 4	6,7	4,2	5,5	6,0
		32,0	18,4	25,2	30,1

(D'après SACHS.)

La flexion géocentrique que nous avons constatée chez la racine est ordinairement remplacée par une courbure en sens inverse chez les tiges. Parfois chez ces dernières il y a un faible retard causé par la disposition horizontale, tandis que l'allongement du flanc X est fortement accéléré dans l'allongement de la lame moyenne.

Il arrive souvent que le flanc concave non seulement ne s'accroît pas, mais se raccourcit pendant la flexion.

Pour expérimenter dans des conditions aussi normales que possible, on laisse d'abord l'objet coupé séjourner dans le milieu d'expérience en position normale, puis on le couche horizontalement.

Galium rubioides. — Mesures faites sur un nœud renflé qui avait cessé de s'allonger pris dans le troisième nœud au-dessous du sommet :

	Longueur initiale	Allongements successifs		
		4 h. 52 m.	17 h. 5 m *	7 h. 30 m.
Lame moyenne	45,75	0,75	0,5	2,5
» » % p. 10 h. . .	—	3,4	0,6	7,1
Flanc concave	44,5	0,5	0,5	—1
» convexe	47	1	0,5	6

Id. — Mesures faites sur une zone comprise dans le quatrième nœud:

	Longueur initiale	Accroissement successif	
		6 h. 11 m.*	16 h. 50 m.
Plan moyen	38,25	0,25	12,0
» » %	—	1,1	18,5
Flanc V	38	0,5	—2,5
Flanc X	38,5	1	26,5

L'astérisque indique qu'après cette période la tige a été couchée horizontalement. On voit que la différence d'accroissement, faible dans la position verticale, devient immédiatement très importante dès que la tige a été couchée. On voit également que cette position anormale provoque une accélération de croissance mesurée dans le plan médian. En effet, dans la situation verticale, la zone considérée s'allongeait peu ; il a suffi de dévier la tige de sa situation normale pour la voir accélérer son allongement. Dans le premier exemple, pendant la première période l'allongement proportionnel pour 10 heures était 3,4 %; dans la seconde période, alors que l'entrenœud était encore vertical, 0,6 %, la disposition horizontale a accéléré la croissance de 0,6 % à 7,1 %. On remarque aussi non seulement un arrêt d'allongement sur le flanc concave, mais une compression. (LUXBURG.)

Il en est de même du *Galeopsis Tetrahit*, dont les nœuds sont fortement renflés et qui couché voit ses tiges redressées par une inégalité d'allongement du renflement moteur (d'après Luxburg).

	Long. initiale, division de la graduation de l'oculaire	Allongements successifs			
		4 h. 75 m.	18h. 77 m.*	5 h. 10 m.	14 h. 40 m.
Lame moyenne.	166,25	1,75	3,25	6,75	1,50
» » (% p. 10 h.)	—	2,2	1,0	7.6	0,6
Flanc V	165	2,5	3	—2	0
Flanc X	167,5	1	3,5	15,5	3

Ici il peut également se manifester une accélération d'allongement de la zone moyenne accompagnée d'une faible compression du flanc V.

Comme on le voit la courbure tantôt s'effectue par la participation de zones étendues de l'entrenœud à l'inégalité de croissance, tantôt la flexion est localisée aux nœuds. Ce dernier cas est tout particulièrement illustré par les Graminées dont la gaine foliaire est renflée à la base.

Mais c'est surtout les zones en voie d'allongement qui manifestent ces flexions sous l'influence de l'écart de leur position normale *(fig. 469)*; on en a conclu, sans doute à tort, qu'il devait en être toujours ainsi.

Nous avons vu plus haut que le fait de coucher horizontalement des tiges provoque souvent une accélération d'allongement total; pour cer-

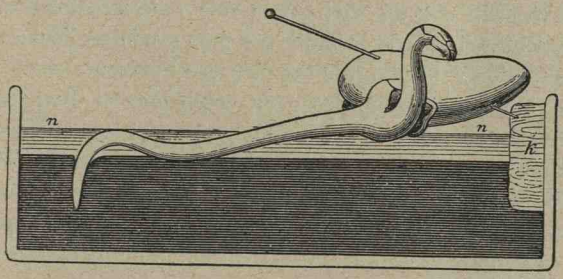


Fig. 470. — Germination de *Phaseolus vulgaris* dont on avait disposé horizontalement la racine; par géotropisme elle s'est courbée dans la région d'allongement et pénètre dans un bain de mercure disposé de manière à montrer qu'en se dirigeant la racine effectue un travail mesurable.



Fig. 471. — Portion d'un chaume de Graminée. *n*, nœud formé par la base de la gaine foliaire; *g*, gaine foliaire fendue, raide, terminée par un limbe qui est, dans cette figure, coupé en travers.

taines zones dont l'allongement s'était beaucoup ralenti (v. *Galium rubioides)*, l'inversion a provoqué un réveil de croissance.

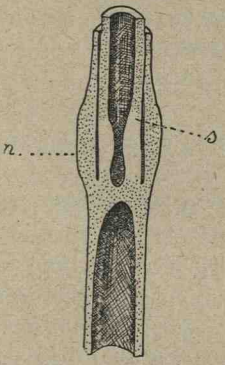


Fig. 472. — Section longitudinale dans un chaume de Graminée au niveau d'un nœud. *n*, nœud foliaire, c'est-à-dire base de la gaine renflée; *s*, région embryonnaire de la tige capable de s'allonger et restant, sous la protection de la gaine, à un état juvénile.

C'est ce qui s'observe aussi dans les renflements des Graminées, dont l'allongement tend vers zéro lorsque la feuille est adulte, mais qui couchés se remettent à croître sur le flanc inférieur (X). Cette face s'allonge souvent de 5 fois sa longueur primitive. L'accélération due à la position horizontale atteint parfois jusqu'à dix-neuf fois la valeur de l'allongement en situation normale. D'ailleurs on sait depuis longtemps que des Conifères renversés redressent non seulement leur sommet mais aussi des portions de branches déjà arrivées à leur allongement définitif. Dans les expériences précédentes on suppose la tige fixée par l'une des extrémités, ordinairement par le bout inférieur. Si on fixe la plante coupée par le sommet ou par le bout apical on voit l'axe se relever comme précédemment, mais c'est maintenant par la base.

La marche de la courbure géotropique dépend : 1° de l'intensité de la croissance, 2° de la sensibilité du membre considéré, 3° de la direction

initiale vis-à-vis de la pesanteur, cette direction étant optimum pour l'effet maximum quand le membre, positivement ou négativement géotropique, est disposé horizontalement, 4° il y a une action rémanente, c'est-à-dire le temps d'exposition a un effet sur la valeur de la courbure. Noll a donné un excellent schéma de la suite des mouvements effectués *(fig. 469)*. Dans la situation 1 la plantule est disposée horizontalement. La croissance est maximum au-dessus des deux cotylédons et diminue d'intensité progressivement vers le bas. C'est pourquoi aussi la courbure se propage de cette zone vers le bas. En partie à cause de ce transport de la courbure, en partie à cause d'actions rémanentes (temps de réaction, durée de courbure), il se fait une flexion en sens contraire. Ainsi la tige se déplace dans un sens, puis dans un autre, en oscillations complexes

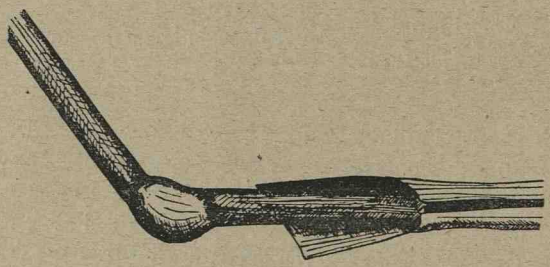


Fig. 473. — Courbure géotropique effectuée par un renflement moteur (nœud) d'une graminée.

jusqu'à ce qu'elle soit arrivée dans toute sa longueur à occuper la position d'équilibre, la verticale *(fig. 469)*.

Beaucoup de racines, de tiges, de feuilles et même les organes des fleurs subissent ainsi des flexions quand on les écarte de leur situation habituelle. Comme ces courbures ne peuvent être attribuées à la lumière puisqu'elles se font dans l'obscurité la plus complète, on a dû chercher une cause à ces mouvements provoqués. Cette cause d'orientation, c'est là *gravitation*. Comme un pendule s'oriente par rapport à cette force, la plante tend à se mettre dans une position par rapport à la résultante de cette force attractive, la verticale.

Les racines principales comme les tiges dont il a été question se courbent et se déplacent aussi longtemps que leur zone d'allongement ou même leur axe principal n'est pas dans une ligne verticale. Cette position atteinte, elles restent en équilibre et continuent à s'allonger dans la direction prise.

Tout membre de la plante qui a sa position d'équilibre vis-à-vis de la pesanteur dans la verticale est dit *orthogéotropique*. Tout membre du

végétal qui est dans la position horizontale en équilibre est dit *diagéotropique*. On a en outre distingué le *géotropisme positif* du *géotropisme négatif*. Dans le premier cas les membres du végétal se tournent vers le centre de la terre (racines), dans le second ils tendent vers le zénith.

Les ramifications des racines et des tiges présentent, à un degré moins marqué, cette tendance à se diriger dans la verticale. Elles occupent les situations intermédiaires. Leur géotropisme est dit atténué. D'ailleurs sur une même plante les directions prises sont extrêmement variables. Prenons comme exemple le *Polygonatum officinale;* sa tige souterraine *(fig. 190)* est diagéotropique ; sa tige aérienne négativement géotropique; les feuilles et les pédoncules floraux ont des situations intermédiaires.

La gravitation communique à tous les corps quels qu'ils soient une accélération exercée par l'attraction de la masse terrestre. C'est à cette forme d'action qu'on rapporte depuis longtemps la réaction qui s'effectue dans les organes des végétaux. Il ne s'agit pas ici d'une action directe de la pesanteur; mais sous son influence quelque chose dans le végétal est affecté et il s'oriente en conséquence. Le fait que la racine principale se courbe vers le sol, tandis que la tige s'élève vers le ciel (même dans l'obscurité) montre que ces deux flexions contraires dues à une même cause ne peuvent être considérées que comme des réflexes vis-à-vis d'un excitant. La plante perçoit dans la direction selon laquelle s'exerce l'accélération de masse et s'oriente relativement à cette direction. Pour le moment nous ne pouvons pas aborder le fond de la question de la sensibilité. Nous pouvons tout au plus déterminer les conditions dans lesquelles se manifestent ces réactions, prouver qu'elles sont incitées par la direction de l'accélération de masse, que le mécanisme de la flexion est simplement donné par l'inégalité de croissance de l'organe dévié. Enfin, nous pouvons faire quelques hypothèses relativement à la manière par laquelle le plasma sensible des végétaux est averti de l'écart de la position d'équilibre.

Pour démontrer que la gravitation oriente les végétaux en raison de l'accélération de masse exercée sur les organes sensibles, on se sert de la roue de Knight. Sur un disque horizontal on dispose horizontalement des plantules dirigées dans tous les sens. On communique à cette roue un mouvement rapide autour d'un axe vertical. Lorsque la force centrifuge égale la gravitation, les racines des plantules se dirigent vers l'extérieur, mais prennent une position inclinée (45°) vers le sol (résultante de l'action de la force centrifuge et de la gravitation). Mais si on imprime à ce disque une plus grande vitesse la force centrifuge augmente et les plantules croissent de plus en plus horizontalement, les racines dirigées vers l'extérieur, les tigelles vers le centre du disque. Ce

qu'il y a d'important dans cette expérience, c'est qu'elle nous permet de substituer à l'accélération de masse communiquée par la pesanteur une autre forme d'accélération, par la force centrifuge.

Mais si en effet l'action de la pesanteur est agissante dans le phénomène de l'orientation des végétaux, il suffirait de l'annuler pour voir que les organes ne sont plus ramenés dans la verticale lorsqu'on les en a écartés; cette cause n'agissant plus les organes croîtraient dans la position où on les a mis. En réalité nous ne pouvons pas annuler cette action précédente : on a opposé à cette force une autre force supérieure. Mais nous pouvons par un dispositif annuler ou presque annuler l'effet de la pesanteur. L'appareil qui permet de réaliser cela s'appelle un *clinostat.*

C'est encore un disque tournant sur un axe horizontal au moyen d'un mouvement d'horlogerie. Les plantules peuvent être fixées sur ce disque parallèlement à la surface du disque ou parallèlement à l'axe de rotation, c'est-à-dire perpendiculairement à la surface du disque. Dans le premier cas, lorsque la roue tourne, pendant la moitié du temps de rotation le flanc externe de la plante sera tourné vers le ciel, pendant la moitié du temps cette face regardera la terre. Si l'on évite de tourner trop rapidement (un tour par ¼ d'heure) la force centrifuge sera pratiquement nulle. Les actions positive et négative venant s'opposer exactement, l'effet directeur sera nul. Quelques auteurs ont pensé que la plante dans ces conditions ne perçoit pas l'action de la pesanteur; cela ne peut être puisque pendant la moitié du temps l'un de ses flancs est tourné de telle façon qu'il cesse d'être parallèle à la verticale. Il en sera de même si l'objet sur lequel on expérimente est disposé parallèlement à l'axe de rotation.

Si donc les axes végétaux sur lesquels on expérimente croissent dans la position dans laquelle on les a mis et se maintiennent droits, c'est qu'il y a en eux des dispositions qui déterminent leur croissance en ligne droite. Cette tendance à croître en ligne droite s'observe chez les plantes qu'on a courbées par géotropisme et qui se redressent sur le clinostat *(rectipétalité)*. Il y a aussi des mouvements variés, incurvations, enroulement des jeunes feuilles, écartement des ramifications et disposition des fleurs qui, tout en étant dans une certaine mesure sous l'influence de la pesanteur, se font par autotropisme, c'est-à-dire résultent de dépendances d'organe à organe (subordination fonctionnelle). Il n'y a que l'expérience directe qui peut résoudre la question des équilibres des organes et des membres.

Avant d'aborder quelques particularités intéressantes du géotropisme, il nous faut établir quelques principes et quelques définitions.

Chez les animaux supérieurs, lorsque la terminaison nerveuse d'un

nerf sensitif est excitée, la sensation est transmise aux centres nerveux, puis se réfléchit et provoque par l'intermédiaire des nerfs moteurs ou sécrétoires une réaction qui donne lieu soit au mouvement soit à la sécrétion. On distingue un appareil percepteur, appareil sensible, distinct d'un appareil moteur. Un système nerveux conducteur réunit les deux appareils. Le phénomène de la réaction effectuée par l'organe ou l'appareil moteur (le muscle) est un phénomène *sui generis* à étudier séparément de celui de la sensibilité, de la perception de l'irritation, de la transmission de cette irritation. Nous avons déjà vu que le phénomène par lequel la plante réagit est du domaine de la croissance. Le propre du phénomène du tropisme, c'est de modifier une manière d'être de la croissance en lui donnant une allure particulière. Mais le mécanisme de la courbure rentre dans le chapitre des phénomènes de croissance.

Il est des plantes chez lesquelles on a pu reconnaître une localisation de la sensation, un appareil percepteur localisé (v. *héliotropisme*). Cette sensation reçue est transmise par un appareil conducteur à la zone motrice. Nous avons cité déjà des exemples de cette localisation des appareils du *réflexe non nerveux*. Sensation, conduction de la sensation, réaction, appareil percepteur, appareil conducteur, appareil moteur. Chez beaucoup de plantes il n'est pas possible de localiser avec netteté ou avec certitude ces trois zones.

Sous le nom de *seuil de durée* de l'excitant on entend le temps minimum pendant lequel doit durer l'excitation pour qu'il y ait perception et par conséquent réaction. On ne peut déterminer ce seuil de durée que par une méthode indirecte, c'est-à-dire par un commencement de réaction.

Nous avons déjà vu à propos de l'héliotropisme qu'il n'est pas nécessaire d'éclairer continuellement l'appareil sensible; pour une illumination intermittente on peut obtenir le même effet que par une illumination continue. Si on peut donc substituer à un éclairage continu de courtes périodes d'illumination interrompues par des périodes d'obscurité, c'est qu'à chaque illumination la perception a lieu. Le vrai seuil de durée de l'excitant c'est donc le temps minimum d'une phase d'irritation dans l'excitation intermittente. On peut également dans l'étude du géotropisme des organes orthogéotropiques appliquer cette méthode de l'excitation intermittente en disposant alternativement l'objet horizontalement, puis le redressant verticalement. On peut aussi placer l'objet sur un clinostat intermittent. Par un dispositif particulier, l'objet est maintenu horizontal pendant une courte période et toujours en même situation, tandis que le reste du temps il est soustrait à l'action efficiente de la pesanteur par la rotation du clinostat.

On détermine alors le temps minimum pendant lequel un organe doit être soumis à l'action de la pesanteur dans une situation autre que sa

position d'équilibre pour que la somme de ces actions intermittentes finisse par provoquer une flexion.

Il faut remarquer que les intervalles durant lesquels la plante est remise en équilibre ou durant lesquels par rotation les actions contraires s'égalisent ne doivent pas être trop longs, sans quoi l'impression s'efface (Loi de Talbot).

On constate alors que l'irritation intermittente est suffisante, mais que son action est inférieure à celle provoquée par une irritation continue.

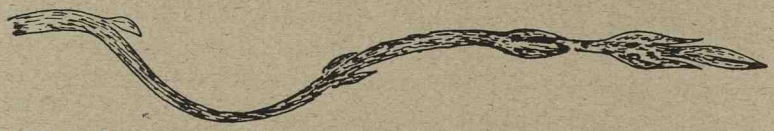


Fig. 474. — Sommet d'une pousse volubile de *Dicella nucifera* feuilles restant longtemps rudimentaires.

Et ce résultat est obtenu quelle que soit la durée des irritations intermittentes ou leur nombre. Si la plante (plantule épicotyle de *Vicia Faba)* est soumise, pendant des intervalles de 6′, 5 fois à l'action latérale de la pesanteur, ou autrement : si la plante est soumise pendant 54′ à l'action de la pesanteur d'une manière intermittente (après 6 minutes de situation horizontale soustraction à l'effet inégal de la pesanteur en la replaçant dans la situation normale pendant 6′), soit, au total, pendant 30′ dans la position horizontale, la courbure qui apparaît au bout de 1 h. 40 est moins forte que si la plante a été pendant 54′, d'une manière continue, dans une situation horizontale.

	Durée de l'excitation intermittente	Durée de chaque phase d'irritation	Durée de l'excitation continue	La courbure est observée après	Intensité de la courbure
A.	0,54 (0,30)	0,06	.....	1 h. 40	B plus courbé
B.	.....	.....	0,54	1 h. 40	que A.
B.	0,54 (0,30)	0,06	.....	2 h.	A plus courbé
A.	.....	.....	0,54	2 h.	que B.
A.	0,45 (0,22)	50″	.....	1 h. 05	B beaucoup plus
B.	.....	.....	0,45	1 h. 05	courbé que A.
A.	0,45 (0,24)	0,12	.....	1 h. 10	B beaucoup plus courbé que A, comme dans l'expérience précédente.
B.	.....	.....	0,45	1 h. 10	

(D'après Fitting.)

D'une manière analogue on détermine que la géoperception a lieu déjà par des irritations qui ne durent que 50″ et sans doute moins longtemps. Les expériences dernières montrent que la plus faible durée est perçue.

Nous venons de voir que la plante perçoit les écarts de sa position d'équilibre (ici la verticale) même si la durée de ces écarts est très faible : moins de 50″. Ce *seuil* d'excitation ou de *géoperception* n'amène cependant à une réaction motrice visible (flexion) que si ces phases d'excitations se répètent à des intervalles pas trop éloignés.

La durée de géoperception nécessaire pour amener l'organe à effectuer une courbure visible sans autre prend le nom de temps *d'impression* (temps de présentation des Allemands). Pour le déterminer approximativement, on éloigne l'organe de sa position d'équilibre pendant un temps donné. Par tâtonnements on détermine le temps minimum pendant lequel il faut maintenir une plantule dans la position horizontale pour qu'au bout d'un temps plus ou moins long la courbure s'effectue. On commencera, par exemple, par 5′, puis 7′, puis 10′, puis 15′, etc. Au bout de ce temps, on place la plante sur un clinostat qui soustrait cette plante à l'effet actuel de la pesanteur. Si le temps d'impression a été suffisamment long, l'organe placé alors qu'il était encore rectiligne sur le clinostat se courbe sur cet appareil au bout d'un certain temps. On appelle temps de réaction le temps qui est mesuré du commencement de l'expérience jusqu'au moment où l'on aperçoit la courbure. Le temps qui s'écoule à partir du temps minimum d'impression (seuil de durée d'impression) jusqu'au moment où l'on observe la courbure s'appelle *temps de latence*. C'est le temps pendant lequel rien n'apparaît encore; l'action se déroule invisible jusqu'au moment où la flexion commence. Le seuil d'impression varie selon les plantes, les organes de plantes, l'âge et sans doute aussi les individus. Le temps de réaction est donc la somme du temps d'impression et du temps de latence.

Seuil d'impression :

Racines de *Vicia Faba* 6-7′ (Fitting). — Hypocotyles de *Helianthus annuus* 5-6′. — Epicotyles de *Phaseolus multiflorus* 6-7′. — Plantules de *Sinapis* sp. 20-25′. Le temps de latence varie également selon les plantes; mais pour un même organe c'est une constante.

Lorsqu'on fait varier la durée de l'excitant (temps d'impression), on remarque que le temps de latence ne varie pas nécessairement mais alors l'intensité de la réaction est différente. La courbure est plus forte.

Vicia Faba.

Durée d'impression	Temps de réaction
12′ 40″	1 h. 30
6′ 20″	1 h. 30

Comme on peut s'y attendre, la température a un effet marqué sur la géoperception et le temps de latence.

Lupinus albus (temps d'impression 20-30′).

Température	Temps de réaction
0°	∞
5°	360′
10°	120′
15°	80′
20°	80′
25°	80′
30°	70′
39°	120′

(D'après CZAPEK.)

L'intensité de l'impression peut être non seulement évaluée par l'intensité de courbure, mais aussi par la durée de la réaction, c'est-à-dire la longueur du temps pendant lequel se continue la courbure.

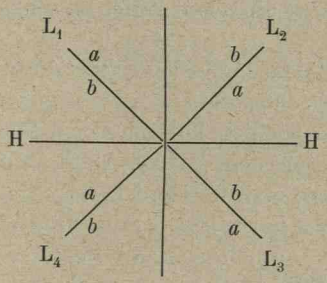
On peut également mesurer la sensibilité différentielle en déterminant dans quelle mesure un organe dévié de sa position d'équilibre, dans l'horizontale par exemple, tantôt d'un côté, tantôt d'un autre, perçoit les différences de temps durant lequel il séjourne dans l'une des situations, puis dans l'autre. Chez *Vicia Faba*, il y a réaction quand la différence dans les deux positions est de 4 % du temps d'exposition, c'est-à-dire du temps pendant lequel on maintient la plante horizontale à chaque phase. On a remarqué à ce sujet que ce degré de sensibilité différentielle se maintient quelles que soient les durées des phases d'exposition. C'est la loi de Weber (v. p. 430). Nous en tirons la conclusion que la géoperception rentre dans la même catégorie que les tactismes, donc le principe de la perception est le même.

Deux questions fondamentales doivent être encore étudiées. Il s'agit de savoir si, en plaçant les plantes sur un clinostat dont l'axe est horizontal, ces plantes disposées dans un plan parallèle à l'axe ou perpendiculaire à l'axe perçoivent l'action de la pesanteur.

Nous avons vu plus haut qu'il suffit d'un temps très court pour que la géoperception ait lieu. Il devient donc évident que des plantes placées sur un clinostat à faible rotation (10′-15′ pour un tour complet) ont dans chaque position le temps de percevoir; mais toutes ces actions contraires s'annulent mutuellement, et l'organe, en vertu de dispositions internes, continue à croître en ligne droite.

L'autre question est relative à la position dans laquelle il faut mettre un organe anagéotropique ou catagéotropique pour provoquer le maximum de courbure dans l'unité de temps.

On sait que ces objets sont en équilibre géotropique dans la position verticale: la tige a son sommet tourné vers le zénith, la racine dirigée vers le centre de la terre.



Soit H-H l'horizontale, on appellera la position H-H ± 0; L_1 + 45 ; L_4 — 45.

Certains auteurs ont prétendu que la situation de l'optimum d'irritabilité serait — 45 pour les organes — géotropiques et + 45 pour les organes + géotropiques. Au contraire, d'autres, avec plus de raison, ont affirmé que la position optimale est l'horizontale.

Pour résoudre cette question, il suffit de disposer l'expérience comme suit. A l'axe d'un clinostat on fixe des plantules anagéotropiques de manière qu'elles forment avec cet axe un angle de 45°; les plantules décriront un cône de révolution. Dans ces conditions, si la situation — 45 est plus favorisée que la situation + 45, il devra se faire une courbure géotropique, puisque les diverses positions ne s'équilibreront pas.

Cela n'a cependant pas lieu; les plantules conservent leur direction primitive, aucune courbure ne se manifeste.

Le clinostat permet ainsi d'aborder une foule de problèmes compliqués dont nous ne pouvons donner ici qu'une esquisse sommaire.

Si on fixe un organe rectiligne et symétrique parallèlement à l'axe horizontal, par la rotation, toutes les faces, tous les flancs arrivent suc-

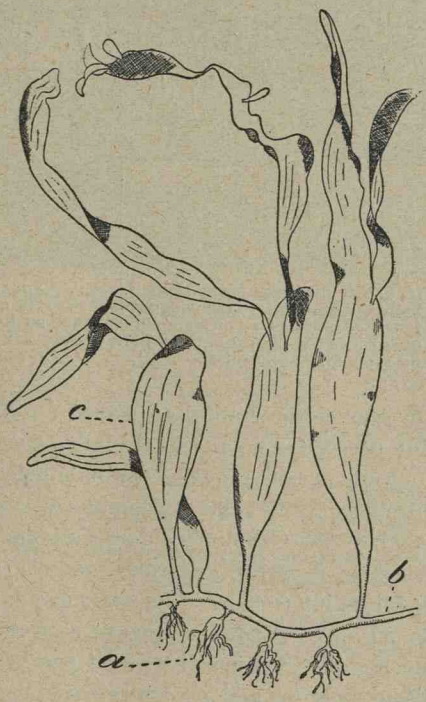


Fig. 475. — *Caulerpa prolifera.* Algue siphonée dont le thalle tout entier est formé par un seul tube ramifié et aplati par places en sorte de feuilles. Ces différentes parties montrent un géotropisme différent: le tube en rhizome est diagéotropique, tandis que les appendices foliaires sont anagéotropes, les crampons catagéotropes.

cessivement à passer par le plan horizontal; l'excitation sera donc égale sur tout le pourtour. Si, au contraire, on fixe l'organe en question dans un plan perpendiculaire à l'axe de rotation, deux flancs opposés seulement sont soumis à l'action de la pesanteur et cependant l'effet est sensiblement le même.

On peut enfin disposer l'expérience de telle façon que l'*axe du clinostat* fasse un angle avec le plan horizontal. En supposant que les organes anagéotropiques soient les plus excités en position horizontale, il faut les placer pour qu'il y ait interférence parallèlement à l'axe. Alors, sans doute, l'excitation sera moindre que si l'axe était horizontal, mais il y aura la même composition qu'avec le clinostat horizontal. Si, au contraire, l'organe fait avec l'axe oblique un angle quelconque, il devient évident que les irritations sont inégales. Dans ces conditions, il y a toujours courbure !

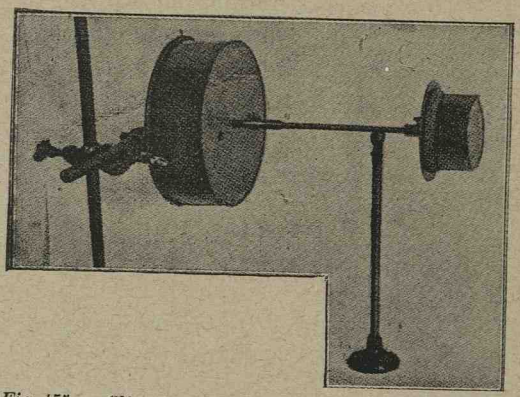


Fig. 475. — Clinostat (Cambridge U. S. A.). A gauche une boîte qui contient le mouvement d'horlogerie qui fait tourner (espèce de tourne-broche) un axe au bout duquel est fixé le plan recouvert d'une cloche sur lequel on a placé les plantules.

Grâce à ces méthodes, on arrive à montrer que l'horizontale est la situation optimale d'excitation et que les rapports d'excitations dans les écarts angulaires à partir de la normale sont comme les rapports des sinus de ces angles. On peut montrer aussi au moyen du clinostat incliné que la géoperception nécessite une durée très faible d'excitation (fraction de seconde).

Nous avons vu que ce sont habituellement les zones d'allongement qui effectuent les flexions géotropiques; certains organes, comme les nœuds foliaires des Graminées, dont l'allongement tendait vers une limite, se remettent à croître activement dans la situation horizontale. A ce propos il est intéressant de constater que sur le clinostat à axe horizontal les nœuds des Graminées, sans se courber, se mettent à s'allonger, ce qui montre que le clinostat n'abolit pas la géoperception, mais qu'il permet d'équilibrer les actions contraires et empêche la courbure de s'effectuer.

On peut se servir de cette méthode du clinostat à axe incliné (méthode de Dutrochet-Fitting) pour déterminer avec précision la valeur de l'excitation en faisant varier l'angle que fait l'organe orthogéotropique avec la position d'équilibre. Le principe est le suivant : si les

excitations sont inégales, on pourra faire varier inversement les temps de présentation et mettre l'organe dans deux situations inverses pendant des temps inversement proportionnels. Par exemple, si nous admettons que dans la situation 45° l'excitation est moindre il faudra laisser exposer l'objet plus longtemps que dans la situation 90°. On pourra par tâtonnements déterminer les temps nécessaires pour obtenir un même effet de courbure. Cela étant déterminé approximativement, on fait agir la pesanteur en ces deux situations et *d'une manière intermittente* sur une même plante en ayant soin que, en passant d'une situation angulaire dans l'autre, l'objet ait été renversé, en d'autres termes qu'on irrite des flancs opposés. Si les temps d'exposition intermittente sont choisis convenablement, il arrivera qu'il y ait compensation : l'organe ne se courbe pas. On a trouvé que dans les situations angulaires 45° et 90°, les temps d'exposition nécessaires à une compensation sont comme 14 et 10. Si donc on excite pendant 10′ dans l'horizontale, puis 14′ dans la situation 45° des faces opposées, il n'y a pas de courbure lorsqu'on remet l'organe sur le clinostat. Si au contraire on excite plus longtemps dans l'une ou dans

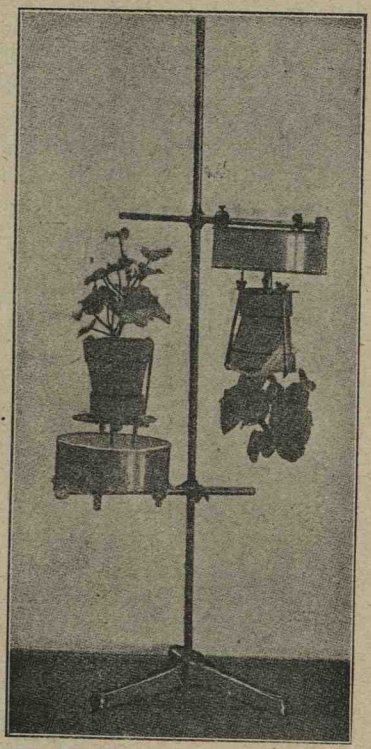


Fig. 476. — Deux clinostats sur un support; la boîte contient le mouvement d'horlogerie qui sert à faire tourner l'objet en expérience, ici deux pots fixés sur une plaque qui termine l'axe du clinostat. On peut par cet instrument très simple faire varier à volonté l'axe des clinostats.
(D'après *Cambridge Bot. Suppl. Cat.*)

Situations antagonistes choisies	Rapport des sinus à la situation d'équilibre	Excitations déduites des temps d'exposition nécessaires pour amener à la compensation
90°, 90°	1,0 : 1	1,0 : 1
60°, 90°	0,866 : 1	0,869 : 1
45°, 90°	0,707 : 1	0,714 : 1
30°, 90°	0,5 : 1	0,5 : 1
15°, 90°	0,259 : 1	0,2 : 1

Vicia Faba.

(D'après FITTING.)

l'autre de ces positions, il y a courbure dans le sens géocentrique de la situation choisie. On en déduit que le rapport des excitations est de 10 : 14 ou de 0,714 : 1, ce qui est le rapport du sinus des angles $\pm 45 = 0{,}707$, et $90^\circ = 1$.

Le rapport des irritations dans les positions faisant différents angles avec la position d'équilibre est égal, avec une grande approximation, au rapport des sinus de ces angles.

Cette règle qu'on appelle la règle des sinus nous dit que la pesanteur agit avec moins d'effet en situation 45° qu'en situation 90°. Ce qui peut s'expliquer par le raisonnement suivant. On sait qu'une plante orthogéotropique, plantule parfaitement droite, ne se courbe pas si on la met dans la verticale. Peu importe que dans cette situation on l'oriente le sommet de sa racine en haut ou en bas. Si par un dispositif approprié on empêche les faibles oscillations du sommet de la racine l'organe reste dans la verticale. L'excitation géotropique, c'est-à-dire la tendance à la croissance inégale est égale à 0. Nous savons d'autre part par l'expérience que l'excitation est la plus forte si on met la plante dans la situation horizontale. Dans le premier cas, la pesanteur agissait parallèlement à l'axe de la plantule, dans le second cas, perpendiculairement à cet axe. Dans les situations intermédiaires, il y aura une résultante entre la composante qui agit parallèlement à l'axe (a) et celle qui agit perpendiculairement (b). La valeur de b est ainsi à déterminer par le graphique ci-joint. Si l'on exprime l'angle que fait la plante avec la situation d'équilibre par α, la composante b de la pesanteur est égale $= g. \sin \alpha$.

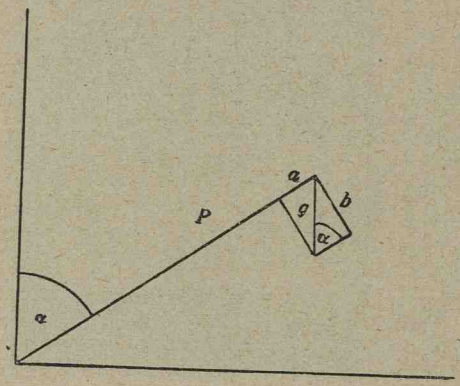


Fig. 477. — Expression graphique de la décomposition de la pesanteur g, suivant les deux composantes a et b, lorsque l'axe de l'organe P fait l'angle α avec la situation d'équilibre.

Si nous mettons comme valeur maximum de l'excitant (en situation horizontale) à 90° le nombre $1 = g.$, l'excitation décroît de 1 à 0 à mesure que diminuent les valeurs du sinus.

Grâce à la méthode du clinostat intermittent ou du clinostat à axe oblique on a pu montrer que le temps minimum d'excitation, *seuil d'excitation*, est excessivement petit, mais il n'y a d'effet visible que lorsque toutes ces excitations partielles s'additionnent : *temps de présentation.*

On a pu en choisissant par tâtonnement le temps de présentation minimum pour qu'il soit suivi d'une réaction, d'une courbure, déterminer une autre valeur avec précision : c'est le *temps de latence*. Pour ces recherches, il faut utiliser le clinostat en mouvement; on met la plante sur le clinostat après l'expérience pour la soustraire à de nouvelles actions de la pesanteur.

On a trouvé que le temps de réaction diminué du temps de présentation est une constante, autrement dit que le temps de latence ne varie pas essentiellement et dépend de l'objet employé.

Comme l'action de la pesanteur est une accélération de masse, on peut, comme il a été dit plus haut, substituer à cette force la force centrifuge. C'est même un moyen d'analyse plus adapté à des mesures exactes. On ne peut en effet faire varier la valeur g. Ce qu'on peut seulement, c'est de placer les végétaux dans des situations aberrantes; au contraire, on peut faire varier l'intensité de la force centrifuge à volonté. Il se trouve que le produit de la force centrifuge, qui agit sur une plante, par le temps de présentation, est une constante. Ce qui revient à dire que le produit du temps de présentation géotropique par le sinus de l'angle que fait la plante avec la verticale est une constante (Peckelharing, Maillefer).

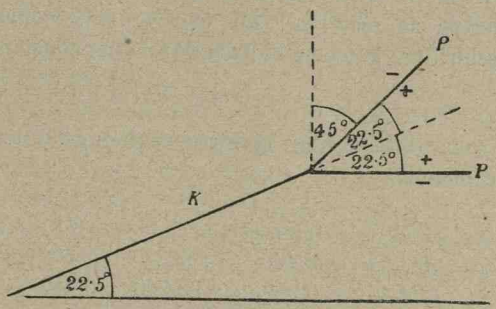


Fig. 477 bis. — Représentation graphique de la situation que prend un organe P placé sur un clinostat dont l'axe est penché (K 22,5°). On a placé la plantule non pas sur le disque du clinostat mais de manière à lui faire prendre quand il sera dans sa situation inférieure, celle de l'horizontale P. On a indiqué par + et — l'orientation de l'organe; après un-demi tour il a pris la position P, — + où il est à 45° de la situation d'équilibre. Ces deux situations sont dans les rapports inverses du sinus de l'angle. (D'après FITTING.)

Ecarts angulaires	Sinus	Coléoptile d'*Avena sativa* t de présentation en″.	Produit : $\sin \times t$.
20	0,342	735	251
30	0,5	540	270
45	0,707	366	259
90	1	269	269
135	0,707	340	240
150	0,5	538	269

Temps de présentation nécessaire pour des valeurs croissantes de la force centrifuge. Coléoptiles d'*Avena sativa* :

Temps d'excitation secondes	Force centrifuge	Produit
3900″	0,8 dynes	312
805	0,38	306
100	3,0	300
70	4,1	287
31	10,0	312
7	41,76	292

On peut aussi, en se servant de ces expériences et en connaissant le temps de réaction, voir que pour la courbure induite par la force centrifuge le temps de latence est une constante.

$$i\,(t - k) = i'\,(t' - k)$$

i = intensité de la force centrifuge, t temps de réaction et k une constante.

Temps de réaction	Force centrifuge	i. t.	d. i.	d. m.	$\frac{\text{d. m.}}{\text{d. i.}} = k.$
31,74′	3,460	109,82	2,501	76,773	30,69
34,46	0,959	33,049	0,447	13,822	30,92
37,55	0,512	19,225	0,285	8,890	31,19
45,53	0,227	10,335	0,071	2,186	30,78
52,24	0,156	8,149	0,071	2,186	30,78
62,36	0,106	6,610	0,050	1,539	30,78

(D'après Tröndle, *Avena*).

i. t = le produit de la force centrifuge et du temps de réaction.
d. m. différence de ces produits
d. i. différence des forces centrifuges.
$\frac{\text{d. m.}}{\text{d. i.}} = k.$

On peut donc se représenter toute excitation géotropique comme perçue dès le début de l'écart de la situation d'équilibre, mais n'aboutissant à une courbure que si ces excitations partielles s'additionnent : temps de présentation. A partir de ce moment, des modifications se font dans l'organe, qui précèdent et préparent l'inégalité de croissance et l'apparition de la courbure. Ces modifications préparatoires nécessitent une même durée, quelles que soient les valeurs de l'excitant. Et ceci est évident, puisque le produit de l'excitant par le temps de présentation est une constante.

Comme pour l'héliotropisme, on a cherché à montrer qu'il existe des plantes chez lesquelles on peut distinguer une zone de perception séparée

d'une zone motrice. C'est ainsi que le sommet des Graminées, le sommet des racines des *Vicia*, etc., ont été considérés comme appareils sensibles.

Les organes orthotropes sont dits *négativement géotropiques* si leur sommet se dirige habituellement vers le zénith, *positivement géotropiques* si la direction est opposée; pour ces organes, la situation verticale est une situation d'équilibre.

Or on a montré que les organes négativement géotropiques (anagéotropiques) ou positivement géotropiques (catagéotropiques) peuvent être renversés et que dans cette situation inverse ils sont encore en équilibre.

L'équilibre est dit stable quand l'organe *anagéotropique* a son sommet en haut ou l'organe *catagéotropique* sa pointe en bas ; dans les situations contraires, l'équilibre est instable, car il suffit d'une faible déviation de la verticale pour qu'une flexion s'effectue, se continue et que l'organe tende vers sa situation normale.

La circumnutation dans l'équilibre stable ne peut amener à une déviation permanente, car chaque écart est corrigé par le géotropisme négatif ou positif; au contraire, tout autotropisme (circumnutation) dans l'équilibre instable est fatal à cet équilibre accidentel.

Nous n'avons jusqu'à présent distingué que les cas de géotropisme dans lesquels les organes orthotropes se trouvent en équilibre dans la verticale. Mais il suffit d'examiner une tige ramifiée pour se rendre compte que les branches, qui ont en gros la même structure que les tiges, se disposent en des positions variées; il en est de même des ramifications des racines. Le géotropisme de ces ramifications est-il différent de celui des axes centraux ? On appelle *diagéotropiques* les membres du végétal qui se disposent perpendiculairement à la direction de la force, qui ne sont pas disposés dans la verticale, mais qui forment avec cette dernière un angle plus ou moins fort. La disposition horizontale est le type extrême de cette position des organes plagéotropes.

Ceci étant, on a supposé que les plantes ou les organes des plantes plagéotropes ont leur équilibre dans cette situation. Leur nature spécifique serait donc autre que celle des orthotropes. Or il est aisé de montrer que pour beaucoup d'organes cette disposition est induite, qu'elle est une conséquence de la position que le membre occupe dans l'ensemble.

Tout le monde connaît les exemples nombreux de Conifères dont la flèche a été détruite par la foudre ou la sécheresse et dont les branches se redressent en candélabre. Depuis fort longtemps, les botanistes savent que la position que prennent les branches vis-à-vis de l'axe vertical dépend en grande partie d'une subordination, d'une dépendance, autrement dit qu'il y a corrélation *(fig. 478)*. Une racine se ramifiant sur le clinostat dispose ses ramifications très sensiblement de la même manière que si elle était soumise à l'action efficiente du géotropisme. On a

nommé autotropisme cette disposition qu'impose à ses ramifications un axe ou une racine quelconque. Il faut cependant remarquer que l'angle que forment les ramifications des racines avec la racine-axe, en nature, est plus petit que celui qui apparaît sur le clinostat. Il en est de même des branches, que le géotropisme négatif qui est le leur, tend à relever.

Au plagéotropisme ou diagéotropisme s'associe souvent la structure bilatérale. C'est ce qui se voit particulièrement bien dans les feuilles dont le limbe est non seulement bilatéral, mais dorsiventral. Lorsqu'on renverse la plante en maintenant l'axe immobile, on voit le plus souvent le pétiole se tordre de manière à ramener le limbe dans sa position normale.

Les rhizomes sont également des supports typiquement diagéotropiques (v. *fig. 190*). Chez les plantes inférieures, beaucoup d'Hépatiques et en particulier les thalles de *Marchantia* sont typiquement diagéotropiques.

Il faut cependant y regarder de près et ne pas attribuer aux membres des plantes, en parlant des tropismes, une propriété rigide invariable : les tropismes sont sous la dépendance de nombreux facteurs qui accélèrent ou retardent leurs effets (température, v. p. 466) ou même qui font dévier le résultat jusqu'à l'inversion.

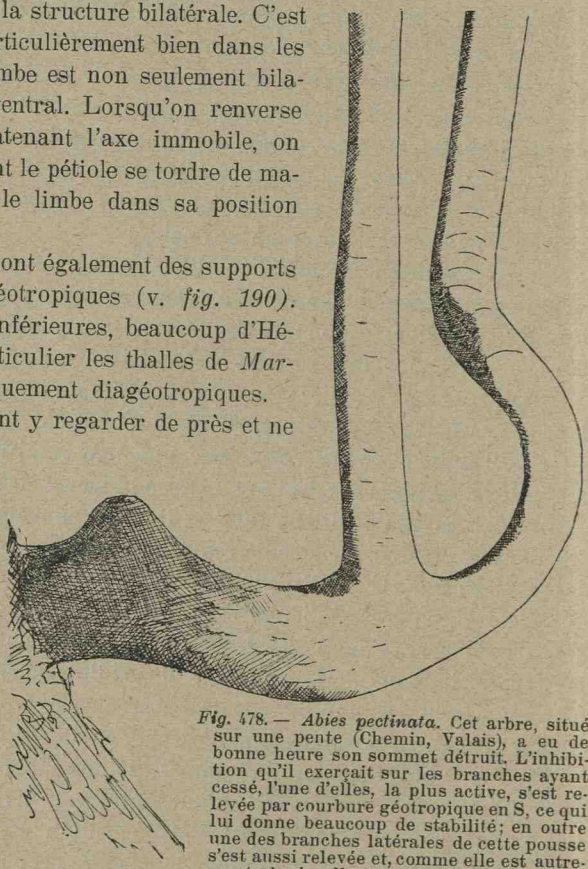


Fig. 478. — Abies pectinata. Cet arbre, situé sur une pente (Chemin, Valais), a eu de bonne heure son sommet détruit. L'inhibition qu'il exerçait sur les branches ayant cessé, l'une d'elles, la plus active, s'est relevée par courbure géotropique en S, ce qui lui donne beaucoup de stabilité; en outre une des branches latérales de cette pousse s'est aussi relevée et, comme elle est autrement placée, elle n'a pas effectué de courbure en S.

Ainsi on a montré que l'abaissement de la température tel qu'il se manifeste en hiver ou au premier printemps maintient les tiges ordinairement orthotropes de plusieurs plantes (*Senecio vulgaris*, *Lamium*, *Holosteum*) en situation plagéotrope.

C'est là une induction par la température. Dans l'autotropisme tel qu'il nous apparaît dans les rapports réciproques des appareils d'une

même plante, nous avons une induction par l'axe principal ou par l'organe prédominant.

La lumière a souvent aussi une action inductrice.

Avec l'âge le géotropisme varie; cela est bien évident dans la manière de se comporter des pédoncules, des fleurs et des fruits. Un des cas le plus saillants est celui du *Lilium Martagon*, où les pédicelles sont courbés vers le sol à l'anthèse, puis se relèvent après la fécondation.

Ce relèvement n'a pas lieu si on fait l'ablation de l'ovaire. Si la tige principale a été défléchie, les pédicelles se redresseront corrélative-

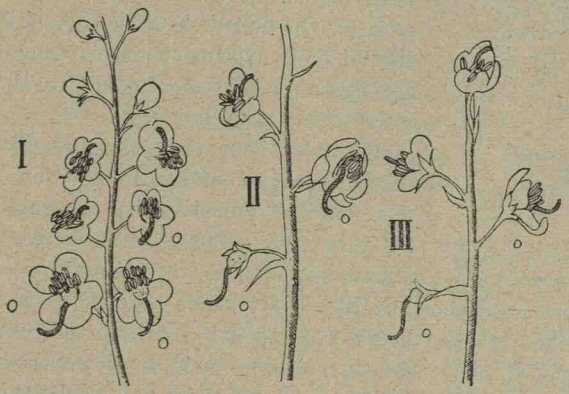


Fig. 479. — *Pirola rotundifolia.* A l'état normal les étamines ont leur filet tourné vers le haut de la fleur. Le style présente une double courbure en S dirigée vers le bas ; des tiges florifères de cette plante ont été maintenues renversées alors qu'il y avait déjà des fleurs ouvertes dans cette inflorescence. On a désigné par le signe o ces fleurs déjà ouvertes avant l'inversion. On remarque que l'inversion a produit un renversement dans la direction qu'ont prise styles et étamines des fleurs qui se sont ouvertes depuis.

ment en se mettant dans la verticale. La courbure du style est surtout sous la dépendance combinée du géo- et de l'héliotropisme.

Les pousses des *Corylus* (Noisetier) sont positivement géotropiques, puis deviennent diagéotropiques. Le pédoncule floral du *Pirola uniflora* est courbé de manière à mettre la fleur dans un plan vertical; après la fécondation, le pédoncule se relève, puis s'allonge (voir dissémination, fruits).

Dans les plantes dites géocarpes, après la fécondation, le pédoncule se courbe par géotropisme positif et va enfouir dans le sol le fruit mûrissant (*Arachis hypogæa, Trifolium subterraneum*, etc.).

De même la courbure de beaucoup d'organes floraux, étamines, pistils, pédoncules, etc., est ainsi sous la dépendance du géotropisme. Chaque organe, chaque portion d'organe peut présenter un géotropisme particu-

lier ou induit. Nous verrons plus tard que les organes s'influencent réciproquement; de là ces dispositions à première vue si inexplicables. La difficulté de lire exactement la dépendance de chacune de ces particularités vis-à-vis d'autres ne peut être vaincue que par l'expérience *(fig. 556)*.

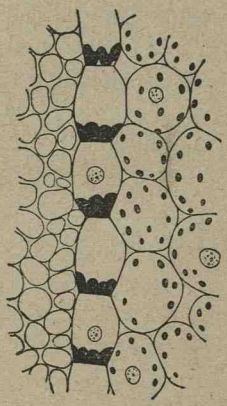


Fig. 480. — Section transversale dans *Phaseolus;* à droite l'écorce interne dont les cellules contiennent des chloroplastides; puis l'endoderme ou gaine amylifère dont les grains d'amidon mobiles sont venus s'accumuler sur la paroi horizontale inférieure. Flanc latéral d'une tige couchée horizontalement.
(D'après HABERLANDT.)

C'est ainsi que chez le *Tradescantia fluminensis* la courbure géotropique des nœuds (qui fonctionnent comme ceux des Graminées), n'a pas lieu lorsqu'on enlève le bourgeon à l'aisselle de la feuille située au nœud immédiatement superposé. On obtient le même résultat en refroidissant ce bourgeon ou en empêchant sa croissance par un pansement de plâtre. Il y a là une intéressante corrélation.

Chez les fleurs zygomorphes des *Antirrhinum* et des *Aconitum*, la position d'équilibre n'est atteinte que si la face ventrale du casque est en bas et la face dorsale en haut. Mais en outre, la fleur n'est en équilibre que si son ouverture est tournée à l'opposé de l'axe. Alors la fleur qui s'était redressée par un courbure de son pédicelle, mais dont l'ouverture était devenue centripète, tord son pédicelle jusqu'à ce qu'elle soit exotrope.

Il y a donc bien des manières d'agir vis-à-vis de la pesanteur. La plupart des membres de la plante ont aussi un géotropisme vrai ou induit[1]. Cependant, des plantes comme le Gui *(Viscum album)* dont les tiges ramifiées dichotomiquement se dirigent autour de la branche sur laquelle il s'est placé, semblent ne pas réagir vis-à-vis de cette cause d'orientation ou n'avoir qu'un géotropisme excessivement affaibli. Les racines adventives du Lierre *(Hedera Helix)*, les racines aériennes des Orchidées et des Aroïdées épiphytes, qui sont parfois très longues, ne sont presque pas géotropiques et sont souvent positivement héliotropiques.

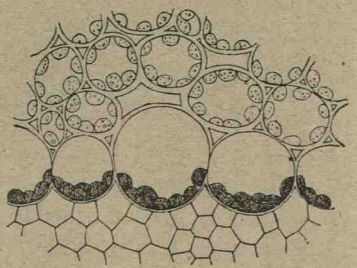


Fig. 481. — Section dans la tige du *Vinca minor*. On voit ici l'amidon accumulé aussi sur la paroi inférieure (tige couchée horizontalement).

Pour démontrer que chez beaucoup de racines c'est le sommet qui est l'appareil percepteur on a procédé comme suit : des racines décapitées ont été placées horizontalement; elles

[1] Ainsi chez le *Bryophyllum calycinum* où la courbure géotropique est accélérée par la présence des feuilles.

n'ont pas réagi vis-à-vis de la pesanteur. La conclusion, qui semble naturelle, que la disparition du sommet enlève la géoperception, n'était cependant pas irréfutable, car on a fait bien vite remarquer que ce traumatisme produit un choc qui est suivi d'une insensibilité prolongée.

On n'a jusqu'à présent trouvé aucune méthode directe qui permît de fournir la preuve que le sommet de la racine fonctionne réellement comme organe percepteur. Je tiens cependant cette théorie comme probable en ce qui concerne les racines comme celles du *Lupinus albus*, du *Pisum sativum*, du *Cucurbita Pepo*, etc.

Par l'expérience on montre, au moyen de la force centrifuge développée par une roue qui tourne très rapidement, que l'orientation imposée aux organes par la direction de la résultante des forces en jeu est sensiblement la même que celle induite par la pesanteur. Ceci fait naître l'idée que, puisqu'il s'agit dans les deux cas d'accélération de masse, l'irritation causée par l'action de la pesanteur doit s'effectuer par l'intermédiaire de corps solides dont le déplacement, en vertu des lois de la pesanteur, produit une excitation protoplasmique, par laquelle la plante est avertie de l'écart de la position d'équilibre. On avait tout d'abord songé à des organes (?) du plasma, les centrosomes, puis, sans doute avec plus de justesse, aux grains d'amidon mobiles qu'on trouve presque toujours dans les organes considérés comme percepteurs. Le déplacement de ces grains a été constaté dans plusieurs expériences (coiffe des racines, sommet du cotylédon de Graminées, endoderme des tiges) *(fig. 480, 481)*. Mais depuis qu'on sait qu'il suffit d'un temps très court pour qu'il y ait géoperception, on a dû renoncer à prétendre que le déplacement définitif des grains mobiles d'amidon est nécessaire ; il suffit d'admettre que le poids de ces grains suffit pour irriter dans une direction donnée le plasma sensible.

Les branches des arbres présentent habituellement le phénomène de l'excentricité du bois secondaire, la croissance en épaisseur étant accélérée du côté inférieur chez les Conifères (cette disposition est appelée *hypoxylie)*, du côté supérieur chez les Dicotylédonées *(Tilia, Fraxinus, Ailanthus*, etc. *épixylie)*. Parfois ce phénomène est si marqué que la branche en est comme aplatie dans le sens vertical *(Tilia)*. Ici encore on a affaire à une morphose induite par l'action de la pesanteur qui agit sur le plasma sensible; selon le type de plante la réaction est inverse.

Mais il faut se garder de confondre ces asymétries de structure avec celles qui sont le résultat de tensions, d'effets mécanique, d'étirement et de compression. D'une manière générale, toute tige ou tout rameau courbé artificiellement ou fléchi par une cause mécanique (poids, vent, etc.) épaissit l'anneau ligneux du côté concave plus que du côté convexe, donc accélère sa croissance perpendiculairement au plan de com-

pression ou d'étirement, et ceci aussi bien chez les Conifères que chez les Dicotylédonées. Mais à ces réactions vient s'ajouter, lorsque l'organe est courbé en partie ou définitivement, des actions du géotropisme, ce qui complique l'analyse du phénomène. En outre, au point d'insertion, de raccordement des branches sur le tronc, comme des grosses racines sur la base du tronc, il y a, quel que soit le type de plante arborescente, une excentricité qui aboutit aux renflements qu'on observe à la base des fûts comme à la naissance des branches maîtresses. On attribue ceci à l'action de la sève qui, empêchée de circuler librement à cause du changement de direction, exerce une pression et amène ainsi une augmentation de la surface conductrice. A l'insertion des grosses racines superficielles, il y a *épixylie*; *hypoxylie* au raccordement des grosses branches sur le tronc, c'est-à-dire du côté comprimé (côté concave).

L'action mécanique du vent, par laquelle selon la direction du vent dominant le tronc tend à être couché selon l'horizontale, a pour résultat principal de déplacer l'axe de sa position d'équilibre géotropique et de le soumettre à l'action morphogène de la pesanteur (v. p. 428) (Jaccard).

Les autres tropismes.

La chaleur, l'humidité, les agents chimiques, l'électricité, les courants, le contact sont autant de causes vis-à-vis desquelles beaucoup de plantes réagissent pour s'orienter.

L'*hydrotropisme* est l'une des propriétés les plus répandues. Facile à démontrer en se servant du dispositif décrit plus bas, cette propriété du végétal peut, comme on le voit, l'emporter sur le géotropisme positif des racines. Des graines de Légumineuses sont semées dans un panier rempli de sciure humide dont le fond construit en tulle permet la sortie des racines. Si le panier est suspendu de manière à lui donner une position inclinée, les racines qui en sortent prennent une direction parallèle à la surface humide du fond du panier.

On a réussi à démontrer que c'est le sommet de la racine qui est ici l'appareil hydropercepteur. Si on enveloppe le corps de la racine au moyen de papier humide, tandis que le sommet est libre, ce dernier perçoit une différence d'humidité et provoque une courbure comme si toute racine était soumise à un différentiel hygroscopique. L'hydrotropisme est particulièrement développé chez les moisissures. On a parfois pris pour du chimiotropisme ce qui n'était que de l'hydrotropisme.

La plupart des racines sont *chimiotropiques*. Pour le démontrer, on fait croître à travers un couvercle des racines dans un vase rempli d'eau; au milieu du couvercle s'engage un tube en porcelaine dégourdie, une

espèce d'élément de Daniel, qui plonge dans le liquide. C'est dans ce tube qu'on met une solution concentrée de différentes substances ou des substances en poudre. Si on emploie des matières comme le camphre ou le sulfate de calcium, qui se dissolvent difficilement dans l'eau, la diffusion sera très lente; dans ces conditions de différentiel, les racines se courbent vers le cylindre de terre poreuse *(fig. 482)*.

Plusieurs gaz se montrent également actifs si on dispose les expériences de telle façon que la plante se trouve en présence d'une différence

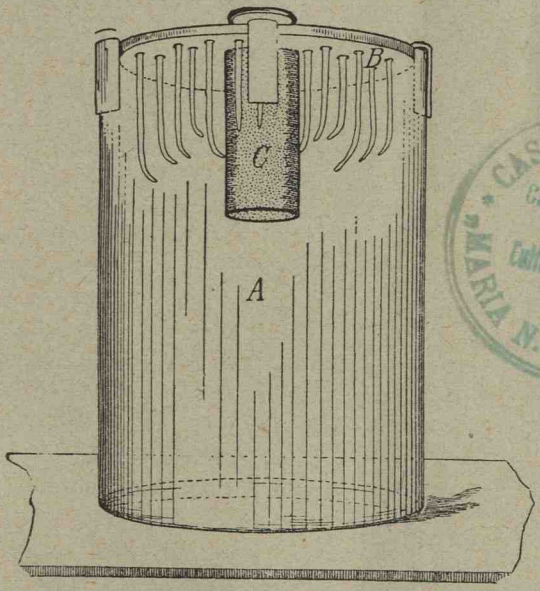


Fig. 482. — Appareil de Sammet pour démontrer le chimiotropisme des racines. *A*, vase rempli d'eau; du cylindre *c* diffuse lentement la solution chimique active, ce qui provoque une différence. On voit que les racines se courbent dans la direction du vase poreux.

de potentiel chimique. Nous avons en outre un chimiotropisme bien évident dans la germination orientée des grains de pollen sur le stigmate, la pénétration des tubes des champignons parasites à travers les stomates. (Voir *Parasitisme*, Urédinées, etc.).

Aérotropisme. — On peut provoquer des courbures en faisant agir, sur des pousses, des gaz qui leur arrivent au moyen d'un dispositif consistant essentiellement en des chaînes de Jamin comprenant des bulles de gaz et des ménisques de mercure, passant devant un filtre de porcelaine poreuse au travers de laquelle le gaz peut diffuser, tandis que le mercure passe. L'hydrogène et l'azote se sont montrés sans action,

tandis que le CO_2 et l'O_2 ont provoqué des réactions. En ce qui concerne l'acide carbonique, le résultat était que les plantes se tournent positivement quand le courant est faible et s'éloignent quand la diffusion atteint une certaine intensité. La sensibilité est très grande et s'estime à des fractions de seconde par la méthode intermittente.

Rhéotropisme. — C'est la manière de réagir des organismes vis-à-vis du courant de l'eau en effectuant des courbures orientées, tantôt dans le sens du courant (rhéotropisme négatif), tantôt dans un sens contraire (rhéotropisme positif).

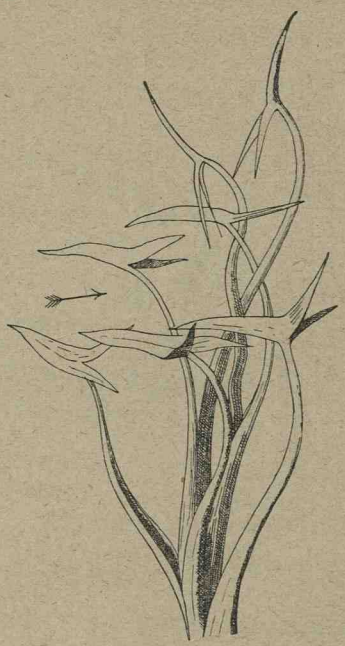


Fig. 483. — Rhéotropisme du *Sagittaria*, dont les limbes foliaires se dressent contre le courant indiqué par une flèche. (D'après Rosenberg.)

On connaît cette propriété chez des racines de plantes très diverses *(Zea Mays, Triticum, Vicia sativa,* Crucifères) qui sont positivement rhéotropiques lorsque le courant n'a pas une vitesse supérieure à 500 cm. à la minute. Il n'est pas certain si le sommet seul de la racine est sensible ou si le corps de la racine peut également percevoir.

On la voit également se manifester dans les pétioles du *Sagittaria sagittæfolia* qui se courbent contre le courant et disposent leurs limbes en opposition à ce courant *(fig. 483)*.

Tropismes des plantes volubiles et grimpantes.

On peut distinguer deux catégories de *lianes :* celles qui, au moyen de tiges volubiles, s'enroulent autour des supports, et une seconde catégorie qui s'accrochent aux supports par le moyen d'appareils. Ces derniers sont parfois passifs et retombants, mais très souvent actifs. Lorsqu'ils sont actifs, on leur donne le nom de *vrilles*.

La propriété de s'enrouler n'est ni constante ni permanente. On connaît des variétés de haricots *(Phaseolus vulgaris)* qui ont perdu la faculté de s'enrouler. Certaines plantes, comme les lianes tropicales *(Moutabea)*, au soleil ne produisent pas de tiges volubiles. Il en est de même chez nous du *Cynanchum Vincetoxicum* et souvent du *Solanum Dulcamara* qui ne s'enroulent que dans les lieux ombragés ou humides,

là où leurs tiges s'allongent beaucoup. Nous avons remarqué que l'*Arabis hirsuta* qui vit ordinairement chez nous dans les lieux secs et ensoleillés se met à s'enrouler quand il se développe au milieu des Gra-



Fig. 484. — Lianes devant un gros Ceiba (Bombacée), forêt subtropicale du Paraguay; ce sont des espèces du genre *Banisteria* et *Heteropteris* (Malpighiacées). (D'après CHODAT et VISCHER.)

minées d'une prairie. Cette propriété est donc fonction d'un mode de croissance.

Les plantes volubiles ont généralement des entrenœuds très allongés; sur ces derniers, quand ils sont jeunes, les feuilles restent momentanément rudimentaires *(fig. 474)*. Quelques Fougères, comme la Schizéacée *Lygodium*, dont les feuilles ont un accroissement excessif (v. *fig. 154*) s'enroulent également par le rachis de leurs frondes.

La première chose qu'on remarque en examinant la croissance d'une plante volubile (*Tamus communis*, par exemple), c'est que la tige en croissance qui retombe par son poids décrit une espèce de cercle et se meut en une circumnutation dont la durée varie. Cette nutation dans l'espace, par laquelle la plante décrit en quelque sorte un cône de révolution, était considérée autrefois comme autonome. Mais comme elle diminue excessivement sur le clinostat, on a dû déterminer dans quelle mesure le géotropisme intervient. Nous avons dit plus haut que le clinostat ne permet pas d'abolir la géoperception. Il n'est donc pas certain que les mouvements très affaiblis qu'exercent encore les tiges volubiles sur cet appareil ne puissent être ramenés au géotropisme. Jusqu'à ce que cette preuve ait été faite, nous devons admettre, à côté des nutations géotropiques, des mouvements autonomes secondaires. Avant de revenir aux causes qui déterminent ce mouvement circulaire, il faut d'abord décrire exactement comment se comporte une tige qui l'effectue. On peut construire un petit



Fig. 484 bis. — Jeune pousse de *Dicella nucifera*, liane de la forêt sud-américaine On voit les feuilles rester rudimentaires.

appareil qui simule la tige volubile : un tube en caoutchouc à parois épaisses est fixé à un bâton vertical stable; au sommet du tube on introduit un cylindre en plomb assez lourd pour forcer le tube de prendre une position horizontale. On dirige maintenant le sommet du tube en lui faisant décrire un cercle dans la direction opposée à celle des aiguilles d'une montre. Si on a, au sommet du tube en plomb, placé une marque qui, au début, est tournée vers le bas, on remarque alors que cette marque se déplace vers la gauche dans le sens des aiguilles d'une montre et au bout d'un demi-tour est maintenant tournée en haut.

Ce déplacement peut être tout aussi bien constaté en traçant le long du tube de caoutchouc une ligne rouge; on voit alors cette ligne se déplacer comme il a été dit. La même chose s'observe si, sur une tige de *Tamus*, on marque une ligne noire. Elle se déplace constamment sans qu'il y ait torsion à la base. Donc, indépendamment de l'enroulement, il y a presque toujours une torsion de la périphérie de la liane ; cette torsion, due à l'enroulement, se fait dans le sens contraire, soit de la nutation, soit de l'enroulement.

On admet aujourd'hui que la région intermédiaire entre la portion

de l'axe qui est orthotrope et celle plus jeune qui est horizontale (plagéotrope) possède un géotropisme particulier, le géotropisme latéral.

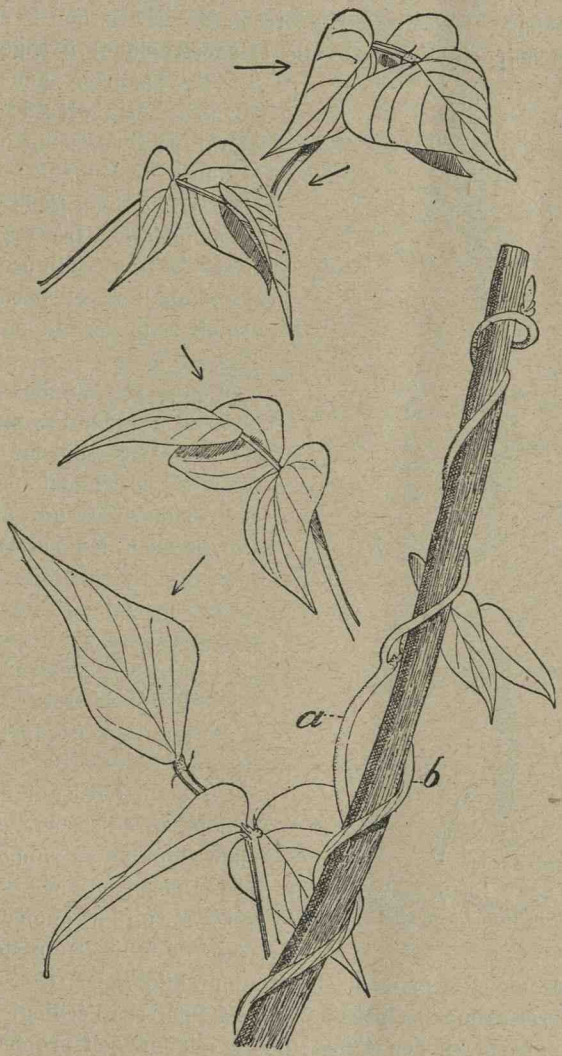


Fig. 485. — *Phaseolus vulgaris*. *a*, *b*, la tige s'est enroulée autour d'un support; son sommet, en vertu du géotropisme latéral, exécute une nutation et n'entoure pas encore le support; plus bas, grâce au géotropisme négatif de la tige plus âgée, l'axe tend à se dresser et s'applique ainsi étroitement contre le support. Les autres *fig.* sont relatives aux mouvements exécutés par les feuilles et sont expliquées plus loin. On remarque que pendant l'enroulement la tige s'est tordue. Cette tige est sinistrose, c'est-à-dire qu'elle s'enroule de gauche à droite.

C'est-à-dire que, sous l'influence de la pesanteur, c'est toujours le flanc latéral externe de cette région qui s'allonge le plus et produit ainsi la courbure; mais comme le flagellum est fixé à un support vertical qui est la tige plus âgée (négativement géotropique), tandis que le sommet est passif dans la position horizontale (diagéotropique) à chaque instant si la tige se dirige dans le sens fixé par le schéma précédent, le flanc latéral passe dessous dans la direction droite-gauche *amenant ainsi un nouveau flanc dans la position latérale.* Grâce à cette propriété, la tige continue à faire sa circumnutation et parfois semble vouloir entourer un support imaginaire.



Fig. 486. — *Polygonum Convolvulus.* Tige dextrorse, volubile.

Peu à peu cependant, les portions de la tige qui avancent en âge perdent ce géotropisme latéral (*fig. 485*) et deviennent négativement géotropiques, ce qui provoque le redressement. Mais si dans ce mouvement la tige volubile vient à rencontrer un support, lorsque, par le géotropisme négatif, les portions plus anciennent tendent à se dresser, ce support empêche l'érection totale et la liane est appliquée étroitement au support.

Il est intéressant de constater que cet enroulement n'est pas possible autour d'un support horizontal; si même on vient à coucher un support autour duquel s'était enroulée une tige volubile, cette dernière se déroule et recommence la circumnutation.

Il faut remarquer en passant, et cela intéresse l'écologie, que, pour que l'enroulement ait lieu, il faut que le support soit proportionné à la liane. Pour envelopper un gros support, il faut un arc de nutation très grand et un flagellum allongé. Les lianes herbacées, comme le *Polygonum Convolvulus*, ne peuvent embrasser que des supports qui ne dépassent guère 3-4 cm. de diamètre; le Houblon (*Humulus Lupulus*), le Haricot (*Phaseolus* sp.) peuvent entourer des troncs de 8-15 cm.; pour

s'élancer autour des gros troncs de la forêt tropicale, il faut des lianes dont le flagelle, c'est-à-dire la portion de tige qui se promène par circumnutation, soit très long.

Les plantes qui manifestent ce géotropisme particulier sont dites volubiles. Il convient de décrire quelques particularités de leur biologie.

En général, à leur germination elles produisent des tiges allongées à entrenœuds excessivement développés. En outre, le développement des feuilles y est ralenti, comparé à l'allongement excessif des entrenœuds *(Humulus, Tamus)*. Beaucoup ne commencent leur nutation que tardivement et sont tout d'abord négativement géotropiques; à cet état, elles ne

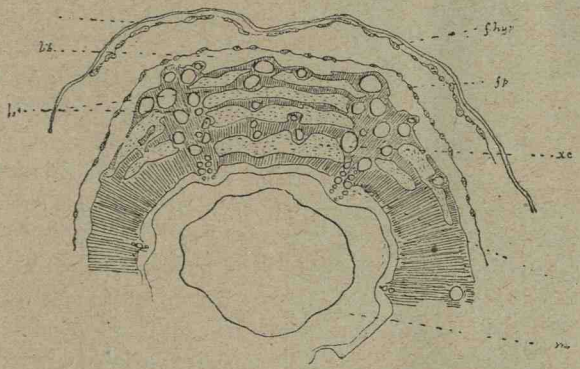


Fig. 487. — *Thunbergia coccinea*. Section de la tige de la liane; *ep*, épiderme; *fhyp*, fibres hypodermiques; *fp*, fibres péricycliques; *lb*, liber normal; *bs*, bois secondaire; *xc*, plages du xylème criblé (c'est-à-dire à tubes criblés).

peuvent s'enrouler même si on leur présente un support : elles sont aussi insensibles au contact.

Tant que ces tiges n'ont pas saisi des supports, leurs feuilles restent rudimentaires. Chez d'autres, si l'axe en nutation n'a pu saisir un support, on remarque (Malpighiacées, *Celastrus, Cocculus)* que les jeunes feuilles tombent. Enfin, si le rameau en question n'a pu saisir un support, son sommet se dessèche. La chute des feuilles allège, cela va de soi, le poids de l'axe en nutation.

Une particularité intéressante de ces plantes, c'est la production de précurseurs foliaires, c'est-à-dire que de la feuille définitive il ne se forme tout d'abord que la portion terminale, celle qui en fin de compte n'est qu'un étroit appendice à l'état adulte de la feuille *(fig. 474)*. Cette pointe, le *précurseur*, est déjà différenciée, porte des stomates, alors que tout le reste de la feuille conserve encore un état embryonnaire; cette portion de la feuille assimile et fonctionne dès le début (v. *fig. 130)*.

On trouve cette disposition dans la majorité des lianes de familles très différentes.

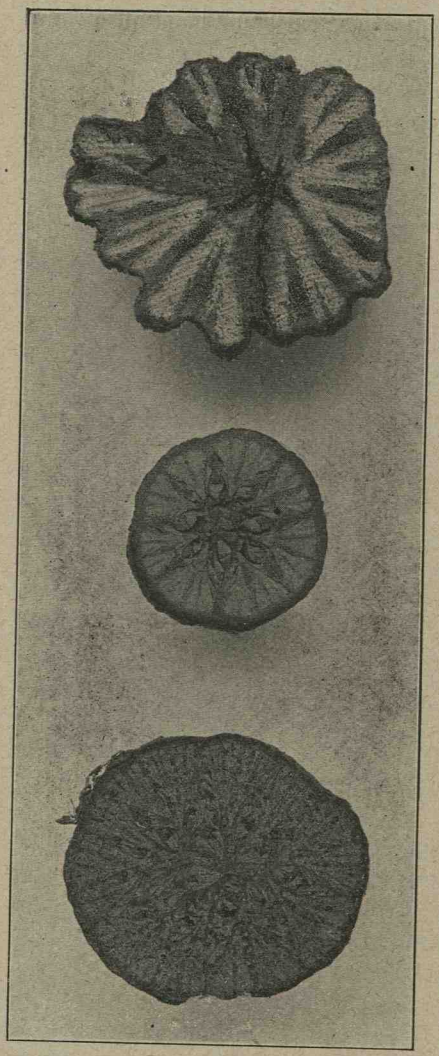


Fig. 488. — Section de lianes de la forêt tropicale. 1, *Chodanthus splendens*. 2, *Doxantha unguis* (jeune). 3, *D. unguis* plus âgé (toutes Bignoniacées). On voit en 2 l'anneau central ligneux rompu et les ailes fissurées du bois secondaire en train de se rompre transversalement. Par une ramification continuelle des ailes ligneuses et rupture des bases de ces ailes s'établit la structure compliquée figurée en 3 et dans les *fig.* 491 et 496.

Une autre particularité importante des lianes, tant de celles qui appartiennent à cette catégorie que de celles qui sont grimpantes, c'est la disposition de leurs tissus dans les tiges. Ces dernières sont remarquablement flexibles; elles se laissent tordre sans se rompre.

Ainsi dans les *Clematis* (Clématites), dans les *Aristolochia* (Aristoloches) et beaucoup d'autres, pendant longtemps, si ce n'est durant toute la vie, il reste entre les faisceaux dont le métaxylème s'épaissit par l'assise génératrice des rayons médullaires secondaires importants, ce qui fait que le bois secondaire n'est pas continu, mais qu'il est constitué par un nombre variable de cordons; cette disposition assure beaucoup de flexibilité.

Chez d'autres, l'anneau ligneux s'établit de bonne heure et même il est remarquablment dense; on n'y voit que peu de vaisseaux; mais les tissus secondaires, issus du cambium circulaire, ne se différencient pas en totalité il reste des bandes importantes de bois secondaire parenchymateux alternant avec des bandes sclérifiées interrompues seulement par d'étroits rayons médullaires. Ainsi dans beaucoup de Papilionacées *(Dioclea)* et de Malpighiacées *(Stigmaphyllum)*.

Mais chez plusieurs lianes il

se différencie dans ce parenchyme, tardivement ou d'assez bonne heure, des groupes de tubes criblés; le bois est alors interrompu par du xylème parenchymateux ou criblé (*fig. 487*). Il faut remarquer que dans ce cas le cambium reste parfaitement circulaire et que régulièrement il détache, en direction centrifuge, des assises qui s'empilent et qui, par zones, se différencient en fibres, trachéides, vaisseaux, parenchymes, tubes criblés. C'est à tort qu'on appelle parfois ces plages parenchymateuses à tubes criblés liber interligneux. Ce sont des formations dans le bois secondaire (*Thunbergia*, *Dicella*) (*fig. 487*).

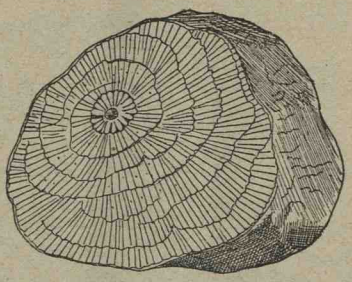


Fig. 489. — Section de la tige d'une liane du type Ménispermacée. Autour du bois périmédullaire se sont formées des assises successives qui se recouvrent en forme d'écailles.

Très souvent l'assise génératrice cesse de fonctionner; il se forme alors dans le péricycle une assise génératrice qui donne naissance à deux sortes de tissus : les assises centrifuges, les assises centripètes. Il est évident que par définition, les unes et les autres sont des assises péricycliques, mais pour éviter une nomenclature compliquée on peut appeler les premières *bois péricyclique*, les secondes, *liber péricyclique*. Généralement l'assise ne s'étend que sur une partie de la circonférence. Deux cas principaux peuvent se présenter :

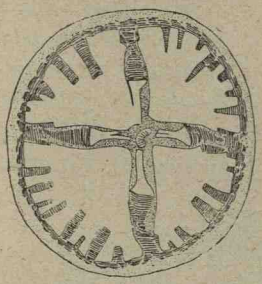


Fig. 490. — *Doxantha unguis* (Bignonia). Début du fractionnement du bois fissuré par des coins libériens; le bois est représenté en blanc, le liber en forme de stries périclines, la moelle en pointillé.

Après avoir fonctionné un certain temps, ces assises génératrices s'arrêtent à leur tour; elles sont remplacées par de nouvelles assises génératrices, mais de nouveau dans le péricycle. Or ces arcs générateurs peuvent se répéter symétriquement de telle façon que la tige se trouve flanquée d'ailes qui peuvent atteindre un grand développement. Parfois cette succession d'arcs générateurs ne se fait activement que d'un côté. La tige aplatie devient plus ou moins rubanée. (*Ménispermacées*, *Papilionacées*, etc.)

Ou bien il se fait une série d'assises successives dans le péricycle, de telle façon que l'axe ligneux normal central est, sur la section transversale, comme recouvert d'écailles imbriquées; c'est le bois en faucille alternant avec le liber anormal. (Polygalacées, Papilionacées, Phytolaccacées) (*fig. 489*).

Dans la famille des Bignoniacées *(fig. 488, 490, 491, 496)*, on remarque une autre disposition : en certains points, l'assise génératrice détache peu de segments en direction centrifuge, mais par contre un nombre considérable en direction centripète. Ainsi naissent les coins libériens, très variés de genre à genre, dans cette famille. Le bois présente donc un contour étoilé *(fig. 488, 491)*.

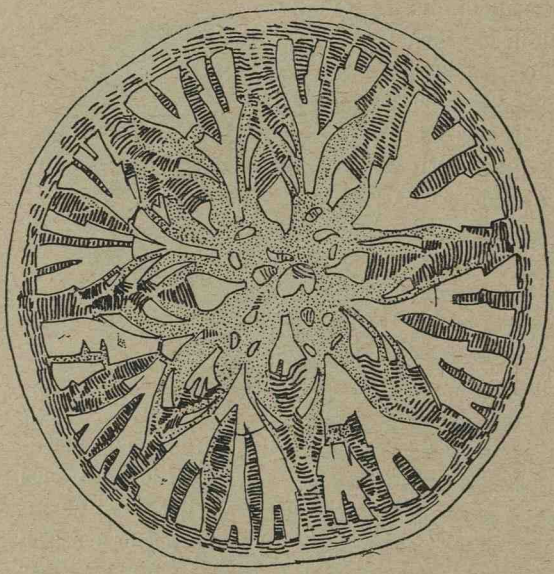


Fig. 491. — Doxantha unguis. Schéma illustrant les *fig.* 488, 496 (photographies). On voit au centre les débris du bois axial rompu au-dessous des coins libériens et plus ou moins déplacés par les parenchymes de dilatation. — Les îles fissurées sont en train de se rompre tranversalement. Chaque fragment périphérique se ramifie selon le même principe et se fragmentera successivement (cfr. fig. 490).

Avec l'âge, l'anneau continu périmédullaire est rompu par la pression d'un tissu nouveau formé dans la moelle *(fig. 490, 491, 495)*.

La liane Acanthacée *Mendoncia*, ainsi que le *Thunbergia armipotens* ou le *Banisteria Hasslerriana* ont une structure qui rappelle celle des Bignoniacées. En effet, selon plusieurs lignes se marquent des coins libériens; le reste du bois est divisé tangentiellement par du parenchyme. Dans ce parenchyme se fait à certains moments une multiplication des cellules. Ce tissu de dilatation (voir *fig. 495 bis)* fait rompre des portions variables de l'anneau ligneux, tandis que dans son sein s'organisent des assises génératrices aux dépens desquelles se différencient de nouveaux groupes ligneux et de nouveaux cordons criblés *(fig. 492-494)*.

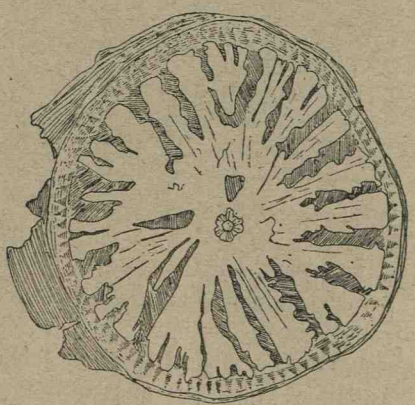


Fig. 491 bis. — Ici le bois est divisé par le liber qui pénètre profondément et d'une manière irrégulière.

En plus, dans le genre *Mendoncia*, par le développement d'assises génératrices au pourtour de la moelle, l'anneau central est rompu en quatre morceaux, et dans la moelle, qui se dilate, naissent de nouveaux cordons *(fig. 495)*.

Enfin, chez plusieurs Sapindacées, lianes tropicales, dès le début, les faisceaux sont arrangés de telle façon que les uns sont près du centre, les autres plus près de la périphérie ; ces faisceaux se réunissent cependant plus tard par une assise génératrice fortement onduleuse, ce qui produit une courbe ligneuse cannelée ; mais chez d'autres les arcs générateurs qui occupent les sillons s'unissent à travers la moelle, laissant en dehors les faisceaux externes. Ceux-ci courbés en fer à cheval unissent en cercle les deux bouts de leur assise génératrice, qui se ferme donc en dedans à travers la moelle. Dans ces conditions, la tige comprend un cylindre entouré d'un nombre variable de cylindres externes. Parfois chaque faisceau se recourbe ainsi et la tige est traversée par un certain nombre de cordons libéro-ligneux circulaires disposés en câble *(fig. 497, 498)*.

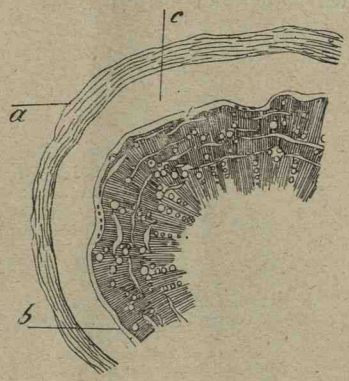


Fig. 492. — Section transversale dans la jeune tige du *Banisteria Hassleriana* ; *a*, périderme ; *c*, écorce ; *b*, liber ; *d*, coin libérien ; *e*, parenchyme interligneux dont la dilatation produira la rupture du deutéroxylème.

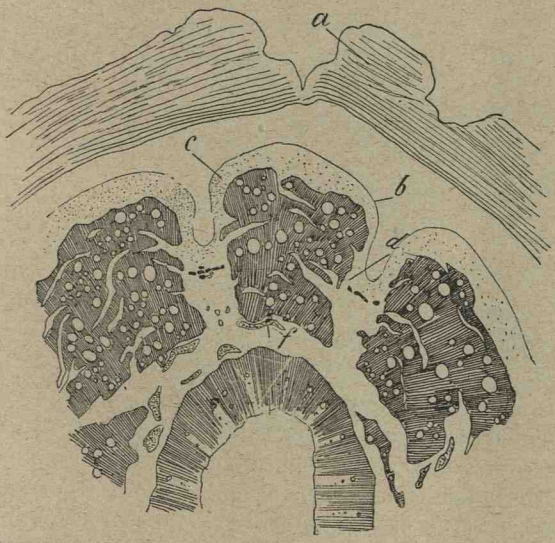


Fig. 493. — *a*, périderme ; *b*, limite du liber ; *c*, liber ; *d*, coin libérien au-dessus des ruptures du bois secondaire ; *f*, groupes de tubes criblés dans le parenchyme de dilatation ; au centre, l'anneau de bois périaxial. On voit ici que la masse ligneuse a été rompue en morceaux inégaux.

Toutes ces dispositions assurent aux végétaux qui les possèdent des tiges qui peuvent fonctionner comme câble et subir des torsions considérables sans se disloquer.

Mais ce fractionnement du système ligneux conducteur a aussi pour effet secondaire de l'isoler et d'envelopper le système aquifère par des manchons de parenchyme vivant, ce qui entrave l'accès de l'air. Grâce aussi au fait que dans ces parenchymes se différencient des tubes criblés, la tige de la liane réalise sur un diamètre relativement faible la meilleure utilisation de l'espace disponible soit au profit de la sève ascendante soit au service de la sève descendante. On trouve une structure analogue dans les longs pétioles flexibles et sans doute pour les mêmes nécessités biologiques (v. p. 377, 378).

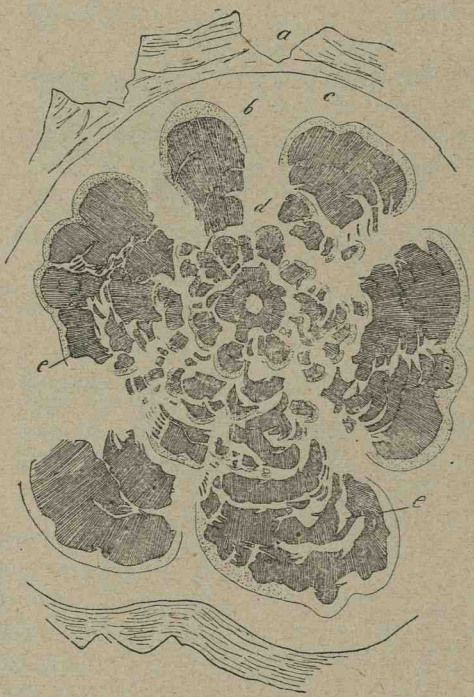


Fig. 494. — Beaucoup plus âgé. Grossissement moins fort; *a*, périderme; *b*, liber; *d*, coins selon lesquels s'est faite la rupture; *e*, parenchyme de dilatation, grâce auquel les masses ligneuses sont disloquées; dans ce parenchyme apparaissent, et plus particulièrement autour de l'anneau continu du bois périaxial, des îlots de xylème et de phloème.

C'est surtout dans les forêts tropicales où les lianes atteignent aux plus hauts arbres que ces dispositions sont réalisées.

Haptotropisme.

La sensibilité au contact est beaucoup plus répandue chez les végétaux qu'on ne le pense généralement.

Les frondes du *Pteridium aquilinum* (Fougère impériale), les plantules d'*Avena sativa* (Avoine) ou d'*Hordeum vulgare* (Orge) effectuent des flexions au contact.

Elle s'observe particulièrement dans les morphoses que le contact avec un corps dur provoque dans les filaments de beaucoup d'Algues. Ainsi dans le genre *Ulothrix* les rhizoïdes deviennent ramifiés et plus ou moins disposés en disques. Il en est de même en ce qui concerne ceux de *Mougeotia* et de *Spirogyra*, où la production de ces crampons s'effectue de préférence et avec le plus d'intensité si le filament a été en contact avec un substratum dur.

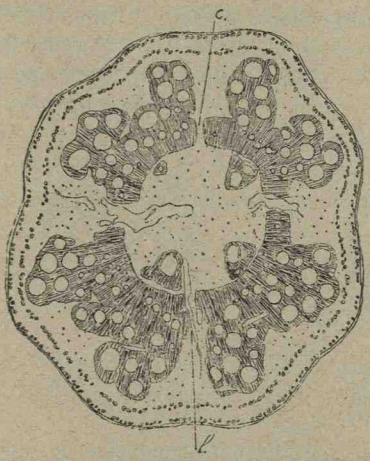


Fig. 495. — *Mendoncia Schomburghkiana* ; *c*, *l*, lignes de rupture du bois; dans la moelle on voit des îlots de xylème périmédullaire qui contribuent à la dislocation de l'anneau ligneux normal.
(TCHOUPROFF.)

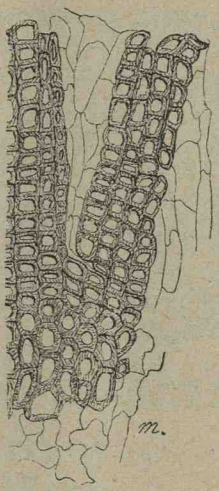


Fig. 495 *bis.* — Rupture de l'anneau ligneux de *Mendoncia* à partir de la périphérie et de la moelle *m*.

La perception de cet irritant n'est possible que si, sous son influence,

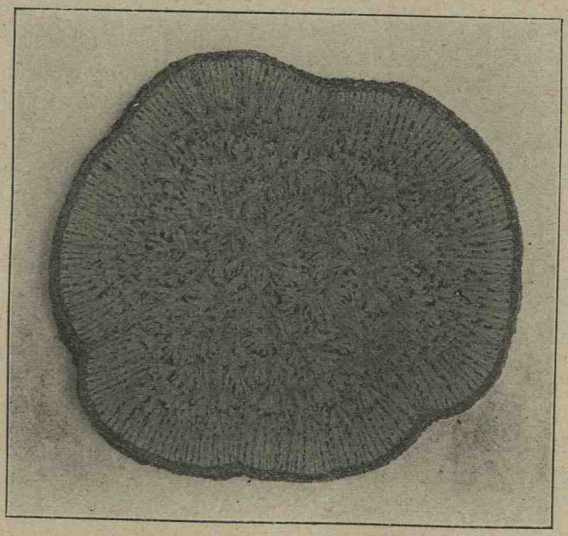


Fig. 496. — *Doxantha unguis.* Photographie d'une section du tronc d'une liane qui avait 16 cm de diamètre. On voit tout le centre occupé par des coins ligneux plus ou moins défléchis et formant par leur ensemble comme une fronde d'*Adiantum*; à la périphérie, la série des coins non encore modifiés. (Comparez avec *fig.* 488, 490 et *fig.* 491.)

il y a déformation d'une ou plusieurs cellules amenant une compression du protoplasma. Le sens tactile étant surtout très développé chez les animaux supérieurs, les conditions nécessaires à la perception y ont été plus complètement étudiées que chez les plantes. On sait que pour qu'une perception tactile soit perçue par la peau, il faut qu'au préalable il se soit établi une différence entre la surface et la profondeur en ce qui concerne la pression. Lorsqu'il y a un poids sur la peau il y a diminution de la pression, on dit alors que le différentiel est négatif. Si on exerce au contraire une traction sur la peau, on dit que le différentiel est positif. On remarque que si la pression sur la surface reste constante, le différentiel dépend de l'étendue de la surface en contact. De grandes surfaces de contact produisent un différentiel moins rapide que de plus faibles. Si la surface est grande par rapport à l'épaisseur de la peau, le différentiel tend vers zéro.

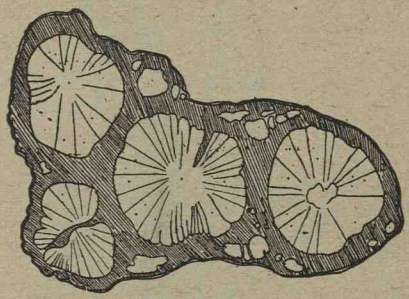


Fig. 497. — Section transversale dans la tige d'une liane de la famille des Sapindacées. Il y a plusieurs anneaux ligneux (en blanc).

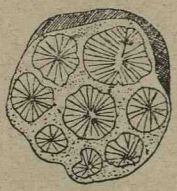


Fig. 498. — Autre section d'une liane Sapindacée.

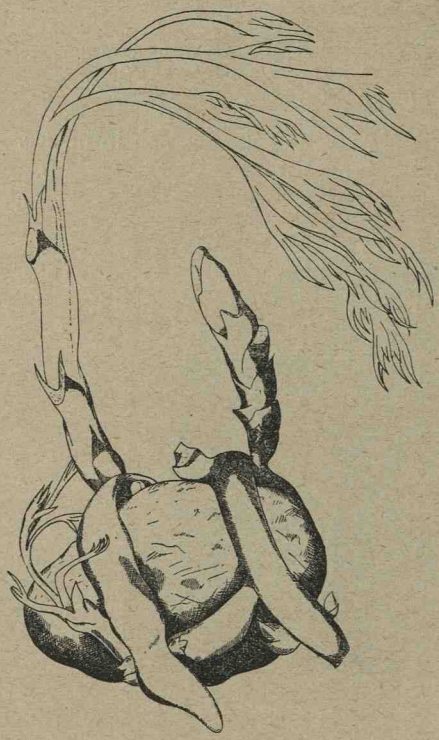


Fig. 499. — *Podostemon atrichus.* Espèce de Podostémonacée qui vit dans une cataracte et qui se cramponne à des cailloux par des racines rubanées sensibles au contact. Remarquer l'apparence algoïde de cette Phanérogame aquatique des cascades tropicales.

En général, les organes sensibles au contact ont des cellules d'épiderme bombées vers

l'extérieur et qui sont riches en plasma. Lorsque des corps à surfaces considérables s'appliquent étroitement à l'organe, par exemple des liquides légers ou lourds : eau, mercure, gélatine humide, ils ne produisent pas une déformation localisée mais une série de déformations égales sur une assez grand étendue. La pression, en outre, s'exerçant sur tous les points de la membrane cellulaire de la même manière, il n'y a qu'une perception vague. Mais que l'on choisisse, au contraire, une

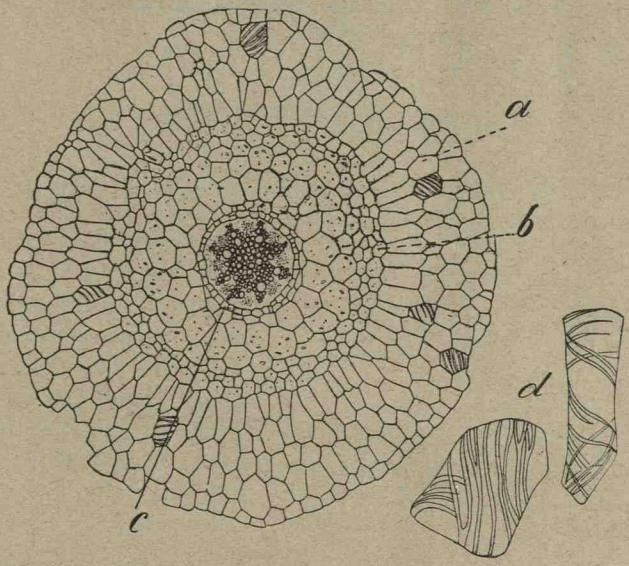


Fig. 500. — Section à travers une racine aérienne d'une Orchidée épiphyte ; *a*, voile à cellules hydrocytes (*d*) ; *b*, exoderme limitant l'écorce interne chlorophyllée ; c, endoderme entourant le cylindre central polyarque.

surface irritante, solide et rugueuse, chaque cellule subira indépendamment de l'ensemble une déformation qui dépendra de la surface réellement en contact; il y aura perception nette.

Origine et nature des vrilles.

On appelle *vrilles* des organes du végétal qui, grâce à cette forme de sensibilité (haptotropisme), s'accrochent aux supports et fixent le végétal. Ce sont en général des appareils agéotropiques souvent négativement héliotropiques et qui manifestent tout d'abord des mouvements autonomes. Leur origine morphologique est excessivement variable. Il y a tout d'abord les racines-vrilles. On observe des racines de ce genre chez beaucoup d'épiphytes (Aroïdées, Orchidées, Clusiacées, Bignonia-

cées, Asclépiadées) ; ces racines sont souvent longues et pas ou peu ramifiées. Elles s'appliquent étroitement aux troncs sur lesquels elles

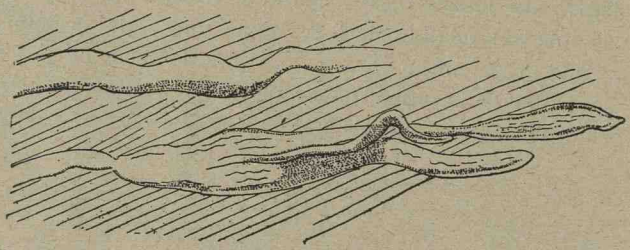


Fig. 501. — *Phalænopsis Schilleriana* (Orchidée). Racines dorsiventrales appliquées contre l'écorce d'un tronc.

vivent. Elles appartiennent à des épiphytes tropicaux dont parfois les racines nourricières, dépourvues de cette forme de sensibilité, positivement géotropiques, descendent en longs câbles du sommet des végétaux sur lesquels ils se sont implantés. Tandis que dans les premières, les éléments, lignifiés, les cellules mécaniques, constituent un cordon central solide, chez les autres il y a un plus grand développement des éléments conducteurs.

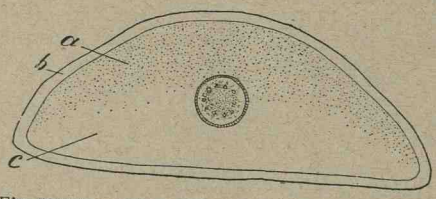


Fig. 501 *bis.* — Id. Section transversale qui montre bien la structure dorsiventrale. *b*, velum étroit ; *a*, écorce assimilatrice verte ; *c*, écorce incolore réservoir d'eau.

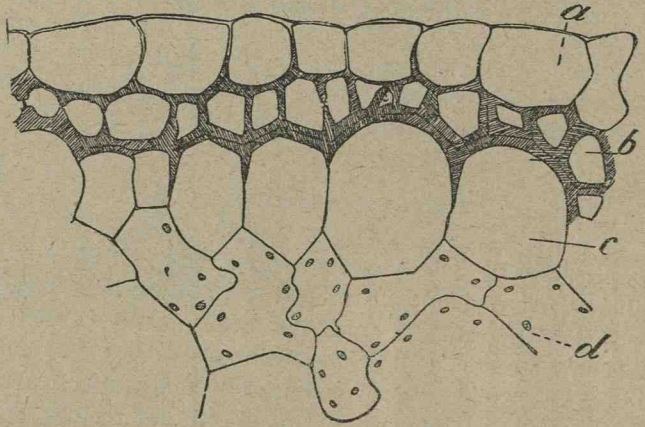


Fig. 502. — Id. Portion au point *b* de la figure précédente. *a*, assise externe ; *b*, assise scléreuse qui fonctionne comme zone protectrice ; *d*, écorce à chloro-plastides.

Certaines Orchidées fournissent un second exemple de racines-vrilles, celles qui sont également assimilatrices. On sait que dans l'écorce de beaucoup de racines d'épiphytes qui sont dépourvues d'héliotropisme négatif et qui se dirigent dans l'atmosphère un peu dans tous les sens, l'écorce se différencie en deux régions; la première nommée voile a pour

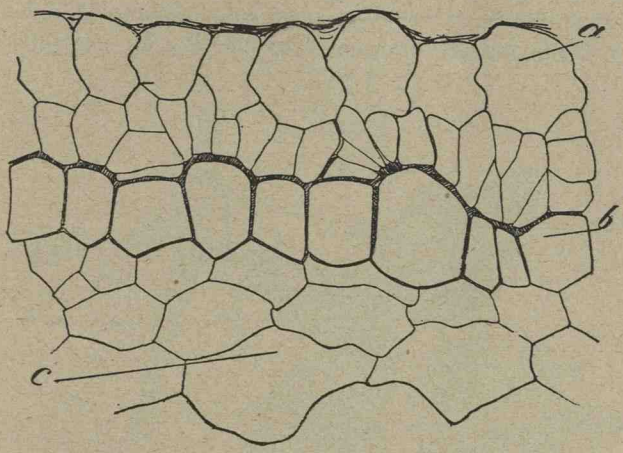


Fig. 503. — Section pratiquée à la face inférieure; il faut supposer la figure renversée; on voit que l'exoderme y est beaucoup moins développé; l'écorce *c* n'est pas chlorophyllée.

origine l'assise subéreuse simple ou multiple, c'est-à-dire des couches situées sous l'assise pilifère; elle est constituée par des assises de cellules hydrocytes variées, à épaississements réticulés et même régulièrement spiralés; parfois ces cellules mortes communiquent les unes avec les autres par des pores. L'écorce interne est limitée par une assise à cellules souvent sclérifiées, l'exoderme, mais le reste est ordinairement occupé par du parenchyme chlorophyllien. L'exoderme est interrompu comme l'endoderme par des cellules de passage à parois peu épaissies et vivantes. On considère, sans doute avec raison, le voile comme un tissu aquifère pouvant prendre de l'humidité atmosphérique et l'abandonner à l'écorce assimilante *(fig. 500)*.

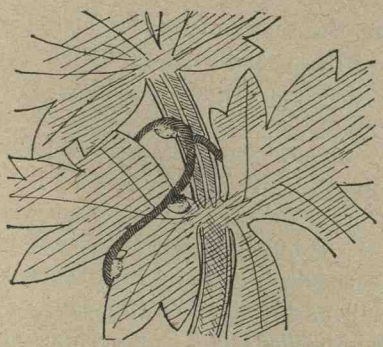


Fig. 504. — Feuille d'Ombellifère attaquée par une cuscute (le cordon noir).

Chez quelques Orchidées épiphytes, des racines analogues deviennent prenantes et s'appliquent contre l'écorce de l'arbre hospitalier. Chez d'autres enfin cette fonction vrille s'associe à une structure dorsiventrale fort intéressante *(Phalænopsis Schilleriana, Taeniophyllum Zollingeri)*; le velum y est *(Ph-S.)* à deux assises superposées, à un exoderme dont les cellules sont à parois très épaisses du côté de la face supérieure. Chez le *T. Zollingeri* la vrille est aussi aplatie d'un côté et convexe de l'autre, le velum n'y est fortement développé que du côté inférieur, ou

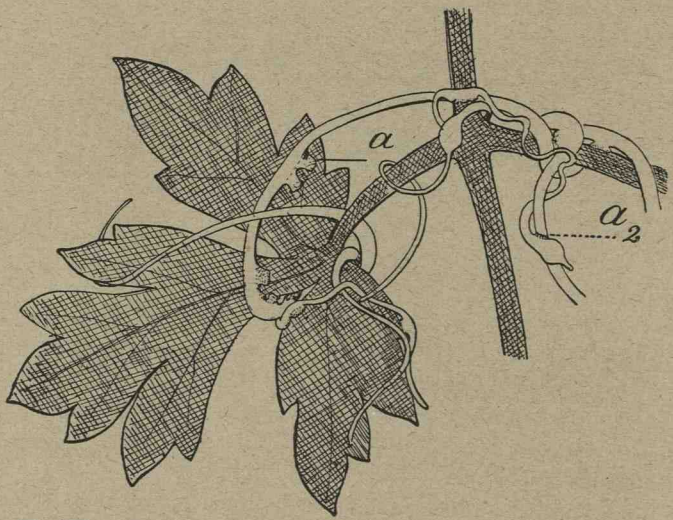


Fig. 505. — *Cuscuta europaea.* Tige-vrille dont les rameaux s'enroulent non seulement autour de l'hôte, mais autour des rameaux de la même plante; on voit les suçoirs *a*, s'appliquer contre les feuilles de l'hôte ou même contre les vrilles du *Cuscuta*.

disparaît rapidement du côté supérieur. Ces racines rubanées sont chez plusieurs des Orchidées épiphytes les seuls appareils d'assimilation, car la tige reste rudimentaire et ne porte que des feuilles atrophiées *(fig. 501-503)*.

On a chez les Podostémonacées, plantes des cascades tropicales dont toute la morphologie semble comme calculée pour vivre dans l'eau agitée du torrent, des appareils en forme de lame qui se comportent comme des racines prenantes d'Orchidées et qui tantôt, en raison de leur sensibilité au contact, s'appliquent et se moulent contre les aspérités de la pierre, tantôt s'enroulent autour des cailloux de la cascade *(fig. 499)*.

Les Broméliacées, épiphytes du genre *Tillandsia* à leur germination, se fixent aux branches des arbres ou même à des fils de fer par des

racines-vrilles qui, rapidement, se sclérifient et perdent leur vitalité; elles ne sont plus alors que des crampons morts, l'absorption de l'eau se faisant chez ces plantes (*Tillandsia*, etc.) au moyen de poils particuliers qui pompent la rosée pendant les nuits claires. D'ailleurs dans cette

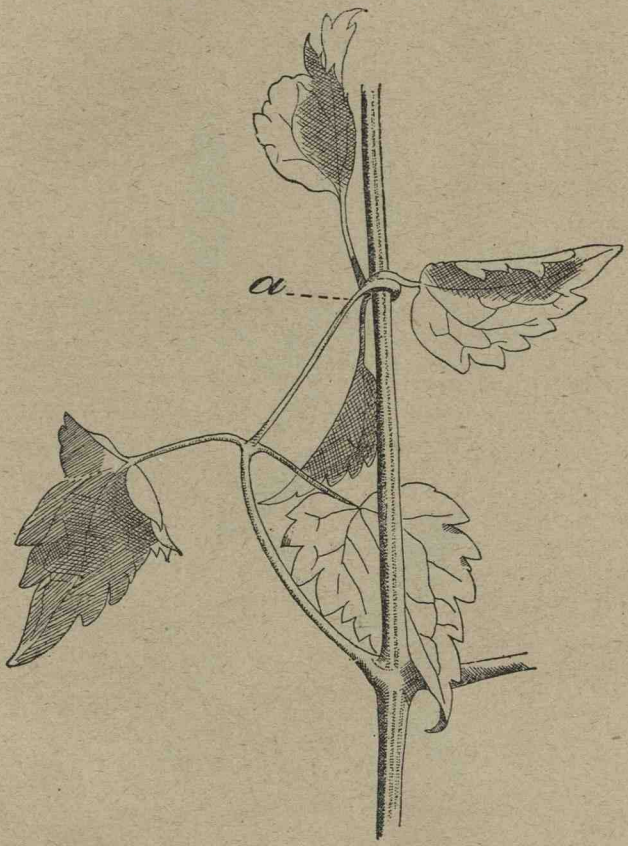


Fig. 506. — Vrille-feuille du *Clematis vitalba;* l'une des deux feuilles opposées est seule dessinée. En *a*, le rachis est prenant, les pétiolules des folioles le sont aussi.

famille il arrive que certaines espèces, sans racines, s'accrochent aux arbres par des feuilles-vrilles.

Les tiges-vrilles sont plus rares. Cependant on peut citer les Cuscutes dans cette catégorie. Ces parasites Convolvulacées produisent à la germination une tige filiforme allongée et à nutation autonome. De petites feuilles rudimentaires se forment sur ces tiges, mais elles sont à peine

visibles et elles ont cette particularité d'avoir un faisceau très réduit, parfois réduit au seul cordon libérien. On a prétendu que les feuilles des *Cuscuta* seraient dépourvues de faisceau, ce qui n'est pas.

Leurs jeunes tiges sont positivement héliotropiques; la nutation y est très irrégulière; dans certains cas, si la jeune tige filiforme rencontre

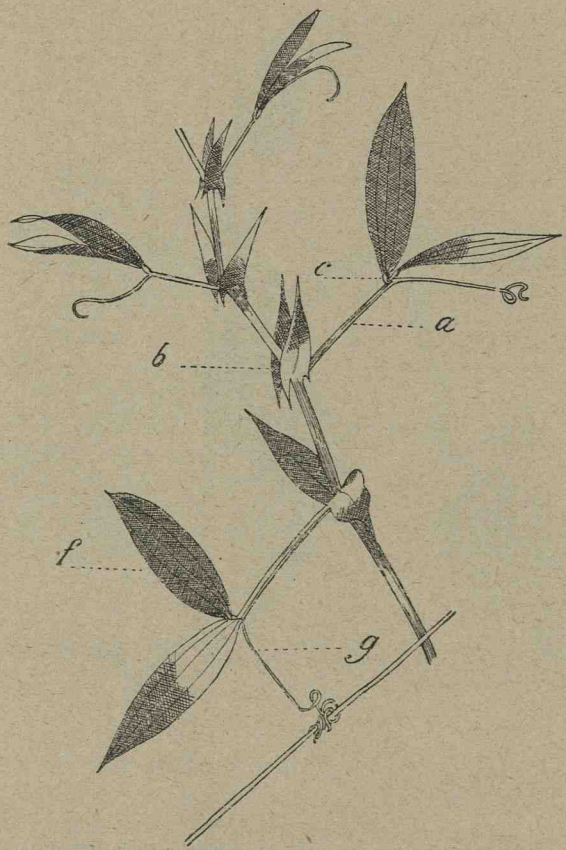


Fig. 507. — *Lathyrus pratensis*; *a*, pétiole; *c*, renflement moteur des folioles; une vrille simple termine la feuille; *f*, foliole; *g*, vrille qui s'est enroulée autour d'un support.

des supports morts mais humides, elle s'enroule autour d'eux. La vrille-tige étant irritable s'enroule autour du support, mais il est acquis que dans la première phase elle présente le phénomène de géotropisme décrit pour les tiges volubiles. D'ailleurs son haptotropisme est induit par la gravitation; sur le clinostat elle perd sa sensibilité au contact, en quoi elle diffère des vraies vrilles. Il se forme alors au contact des plantes

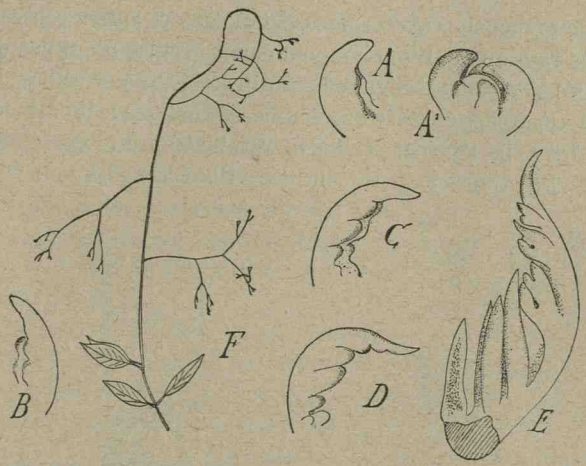


Fig. 508. — *Cobœa scandens.* *A*, point végétatif sur lequel naissent les primordiums des feuilles-vrilles ; *A'*, *B*, *C*, *D*, développement de la feuille ; *E*, feuille au moment où l'on observe la différenciation en primordiums secondaires de folioles, les inférieurs, et en primordiums de vrilles ramifiées, les supérieurs ; *F*, feuille adulte à vrille rameuse.

nourricières des productions particulières *(fig. 504, 505, 544, 545, 546)*, les suçoirs, qui, s'enfonçant à travers l'écorce de l'hôte, viennent raccorder leurs hydrocytes au bois de la plante nourricière, tandis que des cellules longues et disposées en éventail vont sucer l'écorce et le liber.

Chez beaucoup de lianes, des rameaux feuillés fonctionnent comme

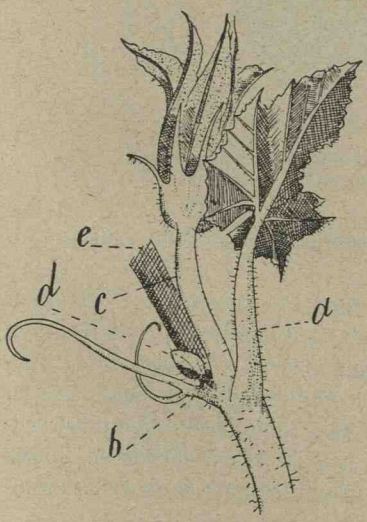


Fig. 509. — *Cucurbita Pepo.* *a*, feuille à l'aisselle de laquelle s'est développée une pousse florifère ; *b*, vrille préfeuille de la pousse ; *d*, jeune fleur sur la pousse axillante ; *c*, fleur (♂) *e*, tige qui porte la feuille *a*.

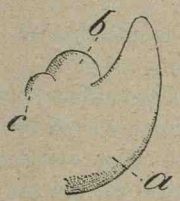


Fig. 510. — Origine de la vrille du *Cucurbita Pepo* ; *a*, primordium qui correspond à la feuille bractée *a* de la figure précédente ; *b*, point végétatif de la pousse située à l'aisselle de la feuille *a* dont la première feuille (primordium) *c* deviendra la vrille.

appareils de préhension (*Securidaca Sellowiana* et autres espèces). Chez d'autres, les rameaux qui fonctionnent comme vrilles n'ont pas développé leurs feuilles (*Serjania*). Signalons enfin les rameaux-vrilles des *Vitis*, qui sont en apparence opposés aux feuilles. Ainsi que le montre le schéma (*fig. 188, 189*), ils sont en réalité la terminaison de l'axe d'un sympodium. Chez les *Ampelopsis* qui ont des vrilles rameuses on voit claire-

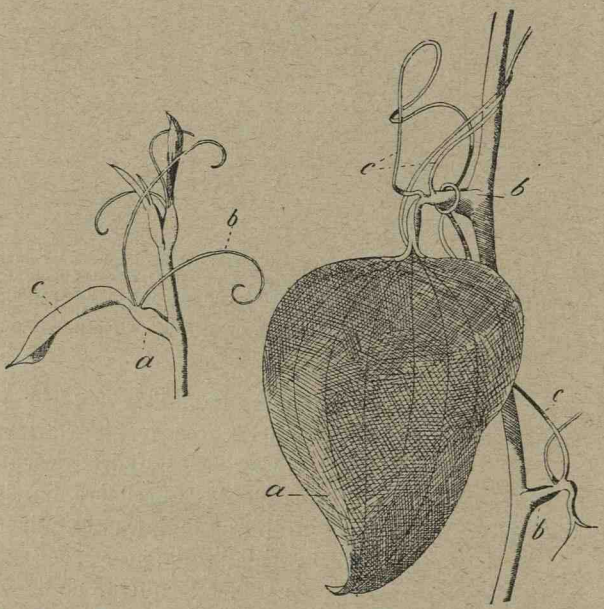


Fig. 541. — *Smilax sp.*; à gauche, jeune rameau; *a*, gaine; *b*, vrille; *c*, limbe; à droite, feuilles adultes; *b*, gaine; *c*, vrille; *a*, limbe.

ment que chaque rameau est un axe terminal et que l'ensemble est un sympodium.

Les vrilles-feuilles sont plus communes (*Tropæolum*). C'est tantôt le pétiole commun qui fonctionne comme tel (*Clematis, fig. 506*), tantôt le limbe lui-même comme dans plusieurs *Fumaria* (*F. capræolata*), tantôt au contraire, c'est une portion de la feuille qui s'est développée en appareil prenant. Ainsi chez beaucoup de Papilionacées à feuilles pennées, les ramifications supérieures au lieu de se développer en limbes s'allongent en organes cylindriques, les ramifications de la vrille terminale (*fig. 507*).

Dans le *Cobæa scandens*, dont la feuille est pennée, on voit qu'au début le développement des ramifications est amphipète (v. p. 199), puis par une ramification acropète naissent des rameaux qui de bonne heure

se ramifient par une sorte de dichotomie où l'un des rameaux l'emporte sur l'autre; il en résulte un système de flagelles inégalement bifurqués, qui ne peuvent être considérés comme des folioles transformés mais qui sont des productions nouvelles, des organes particuliers *(fig. 508)*.

Les vrilles des Cucurbitacées sont ou des primordiums des premières feuilles du rameau axillaire ou des rameaux dont les feuilles sont remplacées par des vrilles *(fig. 509, 510)*.

Enfin citons les vrilles issues des gaines de feuilles de *Smilax*, les vrilles précurseurs des Flagellariées, etc., etc.

Si nous ajoutons que souvent les vrilles ramifiées prennent la place des inflorescences (*Vitis vinifera, Ampelopsis*) nous voyons que l'origine des vrilles est extrêmement variée.

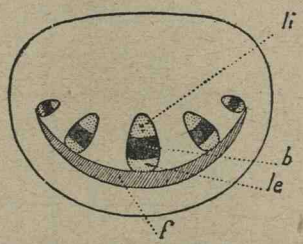


Fig. 512 - Coupe transversale schématique d'une vrille de *Bryonia dioica*; *f*, arc fibreux à fibres à parois peu épaisses; *le*, cordon libérien; *b*, bois; *li*, cordon de tubes criblés périmédullaires.
(Leclerc du Sablon.)

Les vrilles exécutent le plus souvent, par l'allongement inégal de leurs flancs, des nutations autonomes importantes; ceci leur fait décrire un cône de révolution et leur imprime une apparence courbée. Ces vrilles ont très souvent une struture bilatérale ; on y distingue tantôt une face supérieure et une face inférieure, tantôt deux faces latérales gauche et droite *(fig. 512)*. Cette bilarité s'exprime souvent par une différenciation anatomique caractéristique.

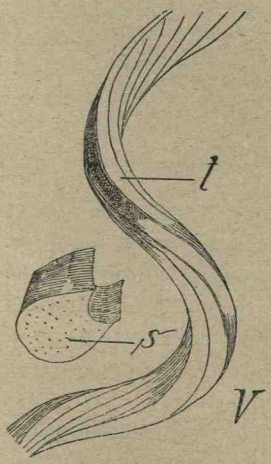


Fig. 513. — Portion de vrille du *Cobœa scandens*. On voit la torsion (*t*), et la structure dorsiventrale (*s*, section).

Lorsque ces vrilles arrivent en contact avec un support *momentané*, on les voit s'enrouler autour de ce dernier, le point de contact et la zone adjacente ne s'allongent guère ou se compriment, tandis que le flanc opposé s'allonge de 50-150 % par heure. Ceci produit une courbure. Mais bientôt cette courbure se défait, car lorsque le côté convexe a cessé de s'allonger on voit le côté concave accélérer sa croissance à son tour et la vrille se redresser.

En fort peu de temps le flanc supérieur de la vrille du *Sicyos angulata* s'est allongé beaucoup, 8 valeurs en 5′ *(fig. 514)*; puis cet allongement s'est arrêté; dix minutes après la face inférieure s'est mise à s'allonger, mais cette réaction se prolonge pendant plus longtemps, cependant avec moins d'intensité.

Le seuil d'excitation est situé très bas; dans le cas du *Sicyos* l'attouchement d'un fil de coton exerçant une pression de 0,00025 mgr. suffit.

La sensibilité à un contact unilatéral n'est pas la même dans toutes

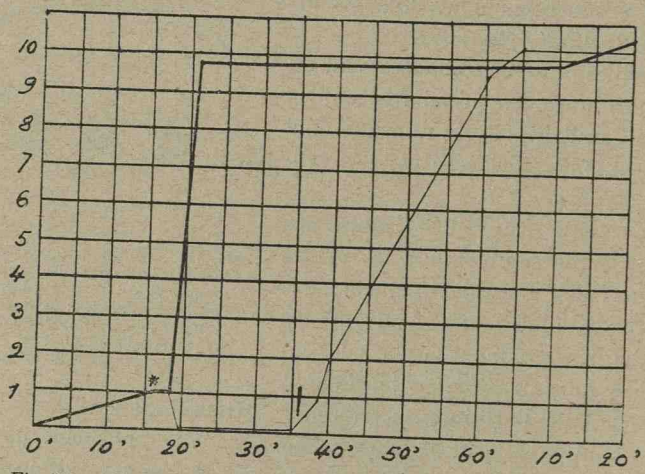


Fig. 514. — Représentation graphique de la vrille du *Sicyos angulata* après contact. Sur l'abscisse sont portés les temps; les valeurs portées en ordonnées expriment l'allongement en unités conventionnelles. La ligne épaisse se rapporte au flanc supérieur; la plus mince est relative au flanc inférieur. L'irritation a commencé au moment indiqué par une étoile. Le côté supérieur convexe croît d'abord activement. De o à * on a la croissance avant l'irritation. On voit qu'immédiatement l'irritation a causé une accélération du côté supérieur. Au bout d'un certain temps l'accélération porte aussi sur la face concave qui se redresse (!)
(D'après FITTING).

les vrilles. Il en est qui ne paraissent sensibles que du côté inférieur et sur ce côté toutes les régions sont identiques à ce point de vue; souvent la base est peu sensible et l'irritabilité croît à mesure qu'on approche de la partie supérieure pour décroître ensuite vers le sommet : *Sicyos angulata*, *Vicia*, *Passiflora*.

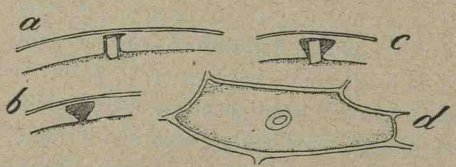


Fig. 515. — *a*, *b*, *c*, sections dans l'épiderme sensible des vrilles du *Cucurbita Melopepo*; *d*, vue de face, la ponctuation sensible et arrondie *Cucurbita Pepo*,
(D'après HABERLANDT)

D'autres réagissent à peu près de la même façon, qu'on les irrite par leur dos ou par leur face ventrale : *Cobæa scandens*, *Cissus discolor*.

On pourrait croire que la conclusion à tirer de cette différence de réactivité serait qu'il y a deux catégories de vrilles, 1° celles qui ont une sensibilité unilatérale, 2° celles qui sont également sensibles sur leur pourtour. Mais on a montré récemment que si, après avoir irrité la face inférieure d'une vrille également sensible, on irrite immédiatement la face

opposée avec la même intensité, aucune courbure n'apparaît. Il en est de même pour les vrilles dites unilatéralement sensibles; deux irritations produites sur les flancs opposés ne sont suivies d'aucun effet. Par conséquent les vrilles de cette catégories sont également sensibles du côté supérieur, mais l'irritation unilatérale quand elle est faite sur cette face n'est suivie d'aucune réaction.

Nous avons montré plus haut que toute pression n'est pas perçue mais qu'il faut un différentiel. Des pressions exercées simultanément et d'une manière égale sur une zone étendue ne sont pas suivies d'effet. Mais si l'irritation est très localisée, il suffit d'un attouchement avec un corps très léger pour provoquer une sensation : plume, fil de coton très léger. Pour démontrer cette règle, on peut essayer d'irriter une vrille au moyen d'un jet d'eau ou d'un courant de mercure, d'huile, ou par l'attouchement avec de la gélatine humide. Tous ces corps s'étalant également sur l'objet sensible opèrent une pression uniforme et *continue* ne provoquant aucune réaction. Mais dès que dans ces milieux homogènes on introduit des particules solides même petites, il y a sensation. Pour cela, il faut que l'irritation soit topographiquement discontinue, que sur la vrille des points distincts soient inégalement irrités, ce qui est facilement atteint par le frottement au moyen d'un corps dur et rugueux.

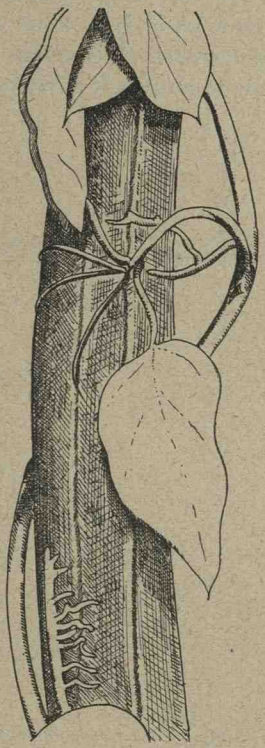


Fig. 516. — *Doxantha* (Bignonia) *unguis.* Jeune liane Bignoniacée, volubile mais qui possède en plus des feuilles bifoliolées terminées par une griffe à trois crochets; la plante se fixe en outre par des racines prenantes (voir en bas à gauche).

Ces conditions sont facilitées chez les vrilles dont l'épiderme est papilleux et dont les cellules épidermiques possèdent des ponctuations sensibles (Cucurbitacées). Ce sont des amincissements dans la paroi épidermique dans lesquels on trouve souvent un cristal d'oxalate de calcium *(fig. 515)*.

Des substances homogènes liquides, la gélatine humide, etc., ne produisent sur le plasma sensible qu'une pression radiale; mais les aspérités d'un corps solide ou les particules en suspension compriment isolément l'une ou l'autre des cellules de l'épiderme sensible à paroi proéminente ou à ponctuation sensitive, ce qui produit des tensions tangentielles.

Grâce à cette propriété de réagir vis-à-vis de petites irritations, la vrille en nutation qui a touché un support dont l'écorce est généralement rugueuse, se courbe au point de contact; par cette courbure, de nouveaux points sont mis en contact avec le support.

Si ce dernier n'est ni trop gros ni trop mince, la courbure effectuée l'entoure en demi-cercle et peut se propager par tous ces nouveaux points de contact. Mais comme à ces courbures succède une réaction autotropique, au lieu de se maintenir ferme, l'enroulement devient lâche; pendant

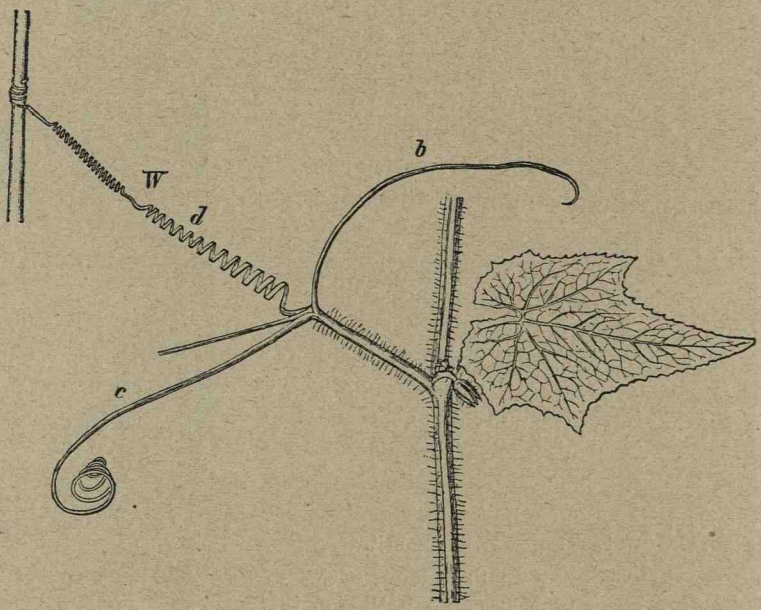


Fig. 517. — *Sicyos angulata.* Vrille ramifiée; *b*, vrille en nutation; *c*, vrille enroulée; *d*, vrille dont le sommet s'est attaché à un support: *W*, point de renversement de la direction de l'enroulement. (D'après Detmer.)

ce déroulement d'autres points sensibles sont de nouveau frottés au support, soit accidentellement, soit parce que la vrille se déplace par croissance. L'allongement se continue alors jusqu'à ce que la vrille ait cessé de s'allonger.

La vrille s'allongeant, lorsque les premiers tours de spire sont devenus lâches, la base de la vrille, au-dessous du premier point de contact, s'étant aussi allongée et irritée, elle s'enroule à son tour en poussant devant elle les tours déjà formés. Plus tard, la base libre de la vrille subit un allongement maximum du côté dorsal tandis que l'autre face s'allonge peu; il doit nécessairement en résulter une courbure; mais comme cette portion de vrille est fixée à sa base et à son sommet, cette

accélération unilatérale de croissance est suivie nécessairement par un enroulement de la vrille qui, pour des raisons de mécanique, se fait en deux sens contraires séparés par une zone neutre; ceci amène la vrille et la plante qui la porte plus près du support. Chacun sait que lorsqu'on



Fig. 318. — *Doxantha unguis.* — Jeune plante qui grimpe contre le tronc lisse d'un palmier. Dans ce moment la tige n'est pas volubile, elle se dresse verticalement et s'accroche à l'écorce, assez lisse, par ses griffes. Remarquer la flexion des pétioles et la disposition des limbes des deux folioles, qui se placent presque dans le plan vertical (lumière venant latéralement).

veut tordre en spirale un fil qui est fixé aux deux extrémités, il se produit de même une zone neutre à partir de laquelle les spirales se dirigent vers les points de fixation en sens contraire *(fig. 517)*.

Les vrilles décrites ne sont pas géotropiques; par ce caractère elles diffèrent essentiellement des tiges volubiles dont l'enroulement est provoqué par le géotropisme latéral. On conçoit dès lors que les vrilles puissent s'enrouler autour des supports horizontaux.

Chez beaucoup de plantes, les vrilles subissent, après leur enroulement, une différenciation anatomique importante; les pétioles des *Clematis* croissent, durcissent, se sclérifient et fixent d'une manière persistante la liane au support. Les pétioles des feuilles qui n'ont pas enserré de supports tombent avec l'automne. Dans ce cas, l'irritation a provoqué une morphose persistante. Chez ces vrilles persistantes, il arrive souvent que l'arc ligneux ouvert du côté morphologiquement supérieur se complète par la formation d'un arc générateur, aux dépens duquel se forme un tissu sclérifié. Ainsi se forme un anneau complet de tissu mécanique *(Clematis, Solanum)*. Chez certaines vrilles, par exemple dans l'*Arrabidaea*, une assise génératrice, maintenant circulaire, épaissit l'anneau ligneux de telle façon que du côté interne de la courbure, donc sur la face tournée vers le support, la croissance en diamètre du bois est exagérée. Par cette excentricité, la vrille lignifiée est encore plus sûrement et plus solidement apprimée contre le support.

Les vrilles-rameaux des *Ampelopsis (A. Veitchii)* sont particulièrement intéressantes; leur petit sympode a chaque rameau terminé par un renflement ovoïde *(s')*; bientôt la vrille devient négativement héliotropique; elle s'allonge beaucoup. Lorsque les extrémités des rameaux divergents sont arrivés en contact avec le substratum, elles se transforment en disques d'adhésion *(s'')* qui s'aplatissent contre le support (mur, écorce). L'irritation produite se transmet aux branches, qui s'enroulent en spirales par inégalité d'allongement. De cette manière, la plante est ramenée vers le mur et comme l'attouchement et l'accolement sont suivis d'une modification anatomique (lignification), la liane est fortement attachée au mur *(fig. 519)*.

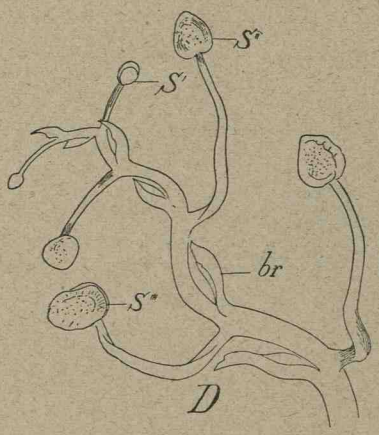


Fig. 519 — Vrille-rameau de l'*Ampelopsis Veitchii*. Sympode portant les feuilles rudimentaires *br;* au sommet le renflement qui termine chaque rameau est encore ovoïde; *s'* a déjà été en contact avec le substratum; *s''*, *s'''*, sont des disques d'adhésion vus du côté inférieur.

Mouvements provoqués par des variations de turgescence.

Dans les tropismes étudiés, il s'agit exclusivement de modifications amenées dans la vitesse de croissance des organes sous l'influence de causes externes; ces modifications amènent les organes à s'orienter vis-à-vis de la direction de ces excitants.

Beaucoup de plantes effectuent ces mouvements provoqués ou périodiques sous la dépendance des variations de turgescence.

L'exemple le mieux étudié est celui du *Phaseolus vulgaris*. La feuille de cette plante est articulée à la base au moyen d'un renflement qui a reçu le nom de *renflement moteur*, chaque foliole est de même articulée par un renflement moteur secondaire *(fig. 485)*. De jour les folioles sont étalées, le soir les folioles s'abaissent par courbure des renflements moteurs, de manière à disposer leur limbe vertical. Avec le retour du jour ces folioles se relèvent par courbure, en sens contraire, des mêmes renflements. Ceci se répète chaque jour (position diurne et nocturne). On ne peut, en fin de compte, constater aucun allongement sensible de l'organe moteur.

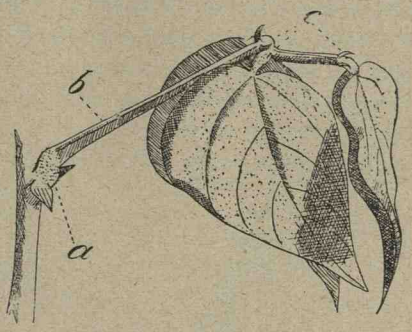


Fig. 520 — *Phaseolus vulgaris*, position nocturne; *a*, renflement moteur primaire accompagné de deux stipules; *b*, pétiole; *c*, renflements moteurs des folioles.

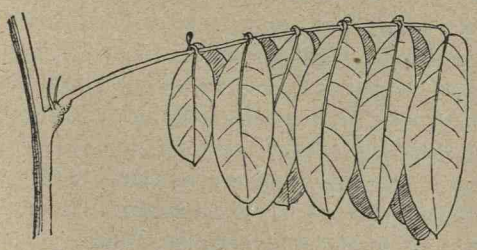


Fig. 521. — *Cassia marylandica.* Position nocturne des folioles abaissées par la courbure de leurs renflements moteurs.

Ces mouvements peuvent aussi être provoqués par des variations de température *(Phaseolus multiflorus*, dont les feuilles se sont développées à l'abri de la lumière). On n'a pas encore séparé avec soin les diverses actions dont l'entrecroisement provoque plus d'une réaction compliquée.

Chez *Phaseolus* on a remarqué que l'obscurité augmente la turgescence non seulement de la face supérieure (moitié supérieure) du renflement moteur mais aussi de la moitié inférieure. On démontre ceci

en coupant la moitié supérieure des renflements dépourvus de leurs limbes; lorsque vient la nuit, la turgescence de la moitié inférieure n'étant plus équilibrée et dépassée par celle de la moitié supérieure, il y a courbure vers le ciel, donc en sens contraire de ce qu'elle serait si l'on avait conservé la moitié supérieure.

On a essayé aussi de démontrer que la turgescence augmente avec l'obscurité. On dispose une plante feuillée de telle manière que le pétiole soit disposé horizontalement, de façon à ce que la feuille exerce sur son insertion la pression maximum; on mesure alors l'angle α que fait ce pétiole avec l'axe qui le supporte. Puis on renverse la plante de manière à avoir le pétiole encore horizontal mais en sens inverse. On mesure également l'angle α' que fait ce pétiole avec l'axe. Il est évident que dans la seconde situation l'angle α' sera plus petit que α. La différence $\alpha - \alpha'$ est une mesure de rigidité.

En général, cette différence est plus faible le soir.

	Jour.	Soir.
Mimosa	21°—27°	12°—15°
Phaseolus	18°—20°	9°—10°

(D'après Brücke et Pfeffer.)

Ceci indique clairement que la turgescence générale a augmenté avec l'obscurité, mais nous ignorons la valeur de cette turgescence pour chaque région antagoniste.

Il n'est pas certain que ces mouvements soient indépendants d'inégalités de croissance et que l'oscillation soit exclusivement due à des variations de turgescence.

On sait depuis très longtemps que, si on maintient à l'obscurité des plantes à mouvements périodiques, ces derniers continuent à se faire pendant un certain temps et à l'heure habituelle; au bout d'un certain temps, ces mouvements deviennent irréguliers puis cessent tout à fait.

Chez certains végétaux en particulier à propos des mouvements des organes floraux (*Tulipa, Colchicum, Crocus, Calendula*), on a pu prolonger la durée des périodes ou les raccourcir.

Il y a donc action rémanente et cette constatation complique beaucoup la solution du problème des mouvements provoqués. De même en lumière continue ces périodes diminuent et l'insensibilité apparaît. Mais il suffit d'une nouvelle exposition dans l'obscurité pour provoquer la position nocturne suivie d'oscillations périodiques de 12-24 heures. Ce sont des questions très compliquées sur lesquelles on n'a pu avec le matériel dont on dispose dans les serres faire que des expérience incomplètes. Elles ont donné lieu à des discussions métaphysiques sur la *mémoire*, le souvenir et l'éducabilité des plantes.

Le *Mimosa pudica*, au sujet duquel on a fait d'innombrables expériences, est encore aujourd'hui une plante très énigmatique *(fig. 523)*.

En position diurne ses pétioles portés sur un coussinet moteur sont sensiblement horizontaux, ou un peu dressés au-dessus de la ligne horizontale; les deux ramifications également articulées à leur base sont disposées presque perpendiculairement sur le rachis principal; chacune de ces ramifications porte deux séries opposées de folioles articulées.

En position nocturne, le pétiole s'abaisse beaucoup, les rachis des ramifications tendent à se rapprocher de la ligne médiane, tandis qu'en même temps les folioles se redressent en dirigeant leur sommet obliquement vers le sommet de la feuille. Toutes ces flexions se produisent par

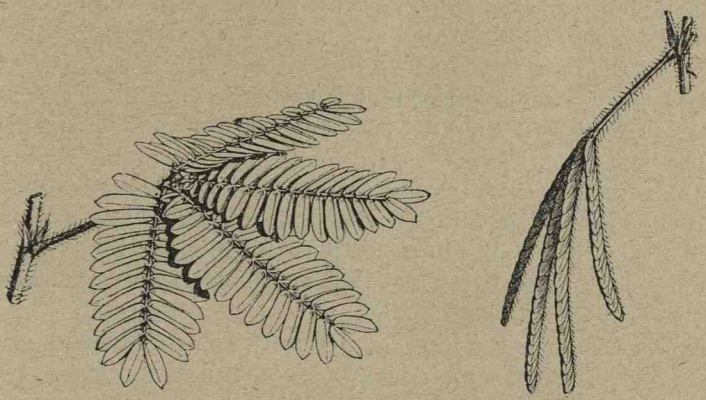


Fig. 523. — *Mimosa pudica*. A gauche une feuille à l'état de veille; à droite la même après riposte. (D'après DUCHARTE.)

des variations de turgescence dans les renflements moteurs. D'une manière générale, il y a le soir augmentation de turgescence.

Si de jour on obscurcit la plante, le pétiole commun se relève assez fortement, tandis que les ramifications se comportent sensiblement de la même manière que dans la position nocturne.

Les mouvements provoqués dont il va être question diffèrent de ceux des vrilles en ce sens qu'ils sont en général plus brusques, mais surtout en ce qu'il sont provoqués par toute espèce de choc, par un corps dur, par le vent, par l'eau, par le mercure, par un bâton gélatineux humide.

On peut dès lors les distinguer de ceux qui dépendent de la sensibilité dite haptotropique, en les groupant sous le nom d'organes *sismotropiques*, sensible au choc brusque et non pas à un attouchement léger qui suffirait à irriter une vrille.

Les mouvements des feuilles de la sensitive peuvent être obtenus par

contact. Ce mouvement, dans une plante tenue horizontalement pour éliminer le poids de la feuille, s'effectue souvent en peu de secondes (4-7″). Au bout d'un quart d'heure, ou même moins, l'équilibre antérieur est rétabli. Le moindre choc sur une feuille provoque la position nocturne. Mais bientôt après le pétiole se relève et la position diurne revient.

Il suffit d'ailleurs de frapper légèrement la face inférieure du renflement moteur pour que la réaction se fasse avec rapidité. Si on enlève la moitié supérieure du renflement, la feuille conserve sa sensibilité. L'excision de la moitié inférieure abolit toute sensibilté.

Il y a une différence très sensible entre la position nocturne et l'état de riposte au choc. Dans le premier état, il y a augmentation de turgescence, dans le second, il y a diminution. Les mesures démontrent que la diminution de turgescence est due à un affaissement ou à une contraction de la moitié inférieure, qui atteint de 2 à 5 atmosphères.

Si on enlève la feuille en ne laissant que le renflement moteur et qu'on laisse se rétablir la plante, on remarque qu'en irritant la face inférieure du renflement moteur, il sort de la section une grosse goutte de liquide.

On ne sait pas encore exactement où va le liquide qui est expulsé des cellules du parenchyme. Pffeffer pensait que c'était dans les méats intercellulaires, mais cela est peu probable car les cellules n'ont pas de ponctuations de ce côté. Il est beaucoup plus probable que le liquide est déversé dans le système libéro-ligneux.

Ce système, sous une forme ou une autre, doit constituer un système conducteur. En effet, si on irrite une des folioles on voit immédiatement l'autre foliole réagir; de ce nœud l'irritation se transmet en direction centripète et centrifuge. Si l'irritation a été suffisante, par exemple par brûlure au moyen d'une lentille au soleil, l'effet se transmet jusqu'à la base de la ramification, puis de celle-ci, dans la ramification opposée et finalement jusqu'au renflement primaire. Enfin les feuilles voisines sont affectées. La rapidité avec laquelle chemine ce flux sensible n'est pas grande (de 1 à 15 mm. par seconde) comparée au transport par les nerfs des animaux supérieurs qui la dépasse de mille fois. On a montré que les portions de tiges qui ont été tuées par la chaleur peuvent encore conduire l'irritation. L'annellation pratiquée autour de la tige jusqu'au faisceau n'empêche pas le transport. En enlevant ainsi l'écorce et le liber, il y a encore transmission. Ceci exclut l'hypothèse proposée dans laquelle on admettait un transport par pression hydrostatique dans les tubes allongés tannifères ajustés bout à bout et qu'on a considérés pendant longtemps comme système conducteur. Cette question est encore très obscure et les expériences contradictoires.

Chez beaucoup de plantes on trouve les filaments des étamines sen-

sibles au contact. Le cas le plus connu est celui du *Berberis vulgaris*, dont la base de la face supérieure du filament est si sensible au toucher qu'un choc léger suffit pour ramener brusquement les filets et les anthères sur le stigmate. On a montré récemment que la riposte au choc est due à une diminution de turgescence, car si on plasmolyse une fleur intacte on voit les étamines se courber de la même manière sur le stigmate que dans le premier cas.

Cette sensibilité est également grande dans les filets des Cynarées, des Cactées, de quelques Malvacées.

L'épiderme sensible de ces plantes porte des papilles tactiles *(fig 524)* dont la déformation facilite sans nul doute la perception de l'irritation. Dans les *Centaurea* le raccourcissement du filet des étamines atteint 10-30 %. Cette contraction ne peut se faire que par expulsion de l'eau dans les intercellulaires. On a ramené cette contraction à une diminution brusque de la turgescence. On constate en effet qu'il n'y a aucune diminution ou augmentation de l'élasticité de la membrane cellulaire; quant au plasma, sa contraction ne pourrait pas fournir l'énergie nécessaire à la production d'une pression de 1-13 atmosphères. La cellule serait donc, à l'état irritable, comme une vessie de caoutchouc dilatée par la pression de l'eau ou de l'air. La diminution de pression produit ici un raccourcissement brusque. C'est donc également une question de variation de filtrabilité du plasma.

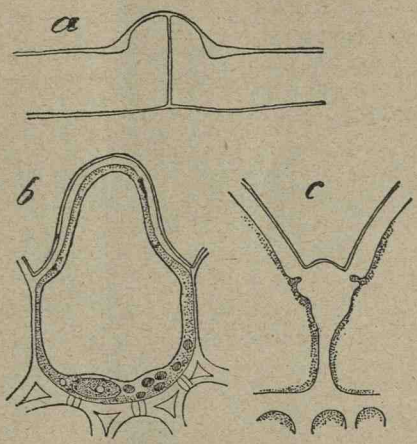


Fig. 524. — *a*, Papilles sensibles d'un filet des étamines de *Centaurea cyanus*; *b*, papille sensitive de la face supérieure du filament de *Berberis vulgaris*; *c* montre les ponctuations dans lesquelles le plasma est pincé et par conséquent exposé à être irrité par la déformation de la cellule.

La sensibilité des plantes carnivores.

Connaissant maintenant quelques-uns des modes de réagir des plantes vis-à-vis des excitants, nous pouvons appliquer ces connaissances à l'examen de quelques types de plantes carnivores dans lesquelles nous trouverons combinées plusieurs sensibilités.

Le limbe des feuilles de *Drosera* porte un grand nombre de lobes étroits marginaux et superficiels, ce sont les tentacules traversés par un groupe de trachées (hydrocytes).

Les lobes marginaux sont plus longs, ceux du centre sont courts et consistent essentiellement en une glande couverte d'une goutte d'un liquide visqueux. Cette glande comprend trois couches dont deux supérieures sécrétrices; l'inférieure sépare la glande proprement dite des couches sécrétrices. Le principe de la structure de ces glandes est le même chez *Drosera*, *Drosophyllum*, *Aldrovandia* et *Dionæa*. La différence est dans le fait que chez *Drosera* les glandes sont pédicellées. Chez ces derniers, ce sont les glandes de la face supérieure de la feuille qui se sont élevées sur ces pédicelles ; chez les *Drosophyllum* ce sont celles de la face inférieure (v. *fig. 526*).

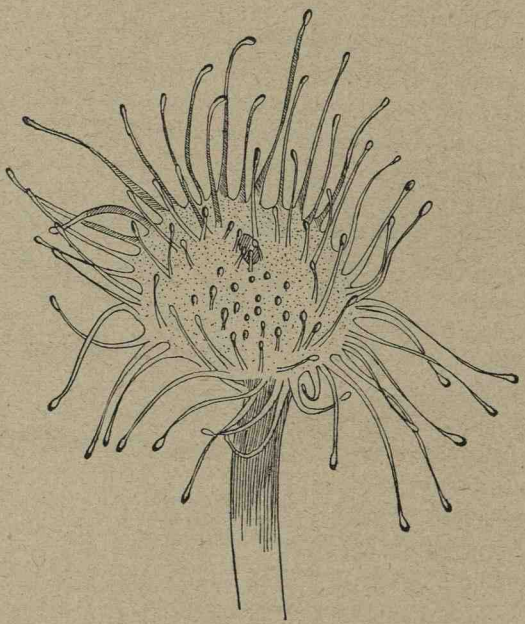


Fig. 525. — Limbe du *Drosera rotundifolia* à tentacules étalés ; sur le limbe il y a un petit insecte contre lequel se sont appliqués les tentacules les plus voisins.

Ces feuilles de *Drosera* sont généralement colorées en rouge vif, les tentacules terminées par une gouttelette brillante qui les fait paraître comme parsemées de rosée (*fig.525*). Ces conditions rendent ces feuilles particulièrement visibles aux insectes. Dans le genre *Drosophyllum*, les insectes qui sont venus se poser sur les feuilles garnies de tentacules y restent attachés par le liquide visqueux, mais chez les *Drosera*, les tentacules et le limbe exécutent des mouvements par lesquels l'insecte est capturé définitivement.

Les feuilles de *Drosera rotundifolia* sont disposées en rosette, les entrenœuds sont courts, ce qui peut être considéré comme dû à l'action retardatrice de la lumière, car à l'ombre les feuilles s'isolent sur des axes allongés. Nos *Drosera* peuvent se multiplier par des bourgeons adventifs nés sur des feuilles détachées.

Lorsqu'un petit insecte ou un grand est arrivé en contact avec un tentacule on voit, non seulement celui-ci se courber mais, l'irritation s'étant transmise, les tentacules voisins se courbent vers la proie; si l'insecte a été pris au milieu du limbe les tentacules courts de cette région ne subissent aucune flexion, mais ceux de la périphérie convergent vers ce point *(fig. 525, 527)*. Il ne faudrait cependant pas s'imaginer que l'irritation ne pourrait se produire que par un corps vivant ou une substance digestive. Même des corps durs provoquent ces flexions qu'on peut comparer à celles des vrilles. C'est par une croissance inégale de tentacule que s'effectue le mouvement. On a montré que le côté convexe diminue sa concentration osmotique, tandis qu'il ne se fait pas de changement du côté opposé. Il y a en outre une diminution de l'élasticité des membranes du côté qui s'allonge et ceci est probable pour tous les phénomènes de flexion décrits. L'appareil percepteur est la glande. On peut le démontrer en décapitant les tentacules ; ils deviennent alors insensibles. Mais si on dépose un objet irritant sur des tentacules munis de glandes, ceux qui en ont été dépourvus se courbent sous l'influence de la perception reçue par les premiers.

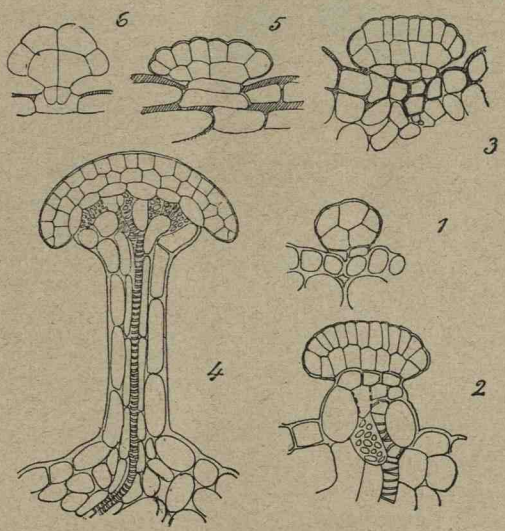


Fig. 526. — Origine des glandes digestives dans les Droséracées. *1, Drosera binata*, glande sessile; *2. Drosophyllum lusitanicum*, glande pédicellée; *3*, id.; *4*, id. on voit les hydrocytes se prolonger de la nervure foliaire et venir s'étaler sous les couches de la glande, qui comprend deux séries de cellules sécrétrices et une couche moyenne; *5, Dionœa muscipula*, glande; *6, Aldrovandia*. (D'après GŒBEL.)

On reconnaît alors que ces mouvements sont haptotropiques mais aussi chimiotropiques. Ainsi l'eau distillée très pure produit un effet tandis que les glandes sont insensibles vis-à-vis l'eau ordinaire. Une goutte de lait produit les flexions au bout de 45′; le phosphate d'ammonium est également un excitant énergique (une goutte de cette substance contenant 0,000003 mg.); les ions Na sont actifs tandis que les ions Ka seraient sans effet; les sels de calcium paraissent avoir un effet paralysant.

La perception de l'irritation mécanique est facilitée par la structure des cellules épithéliales de la glande. Sur la périphérie de l'anticline on remarque des ponctuations dans lesquelles s'engagent des processus protoplasmiques. C'est l'analogue des ponctuations sensibles des vrilles.

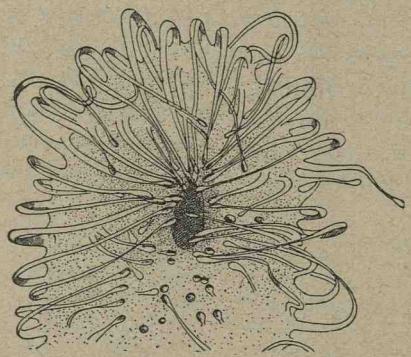


Fig. 527. — *Drosera longifolia*, les tentacules se sont courbes et convergent vers l'insecte qui va être digéré.

Dans le genre *Aldrovandia* de nos eaux, l'appareil est plus compliqué, et il est surtout sismotropique. Le limbe est différencié en deux régions, l'une périphérique forme les marges, l'autre des deux côtés de la nervure est parsemée de glandes de la même nature que celles des *Drosera (fig. 528)*.

En outre sur cette région moyenne sont disposées plusieurs soies très particulières. Le *Dionæa muscipula* a une structure foliaire semblable. Sur un pétiole ailé se place un limbe muni à son pourtour de lobes aigus dépourvus de glandes ; le centre du limbe est ponctué de rouge par les glandes digestives inactives; sur chaque moitié sont trois soies dont la sensibilité est telle qu'un léger attouchement suffit pour que la feuille ferme brusquement ses deux valves.

C'est ce qui a également lieu chez *Aldrovandia (fig. 529)*.

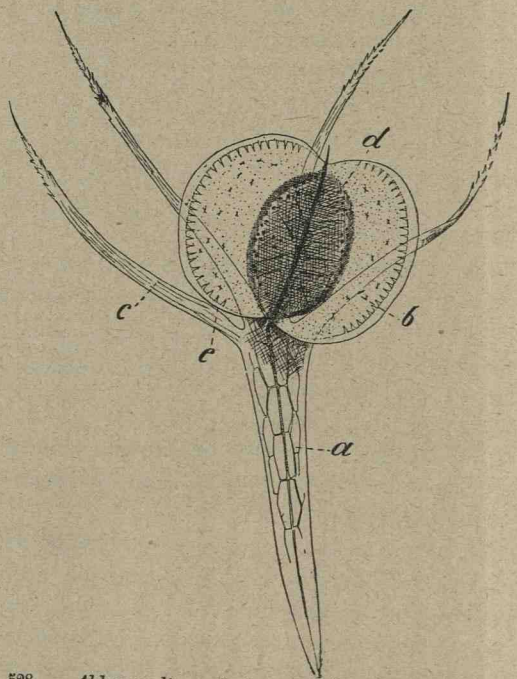


Fig. 528. — *Aldrovandia vesiculosa*, l'une des feuilles verticillées à limbe étalé. *a*, pétiole muni à son sommet d'appendices sétiformes ; *b*, limbe marginal ; *d*, portion du limbe bombée vers l'extérieur, sur laquelle sont les poils sensibles.

Cette soie sensible au choc a la structure suivante *(fig. 530)*: Sur un socle pluricellulaire court se trouvent 1-3 étages de cellules à périclines externes épaissies, puis un étage de cellules courtes à parois minces ; l'étage supérieur a aussi les parois extérieures assez épaissies. Le moindre attouchement au sommet du poil produit un déplacement angulaire par lequel la paroi convexe de l'étage percepteur est étirée et l'autre est comprimée tandis qu'elle se plisse; grâce à ce dispositif l'irritation est nettement exercée sur le plasma sensible. L'appareil moteur, la nervure médiane, fonctionne presque immédiatement *(fig. 529)*.

Les soies de *Dionæa* (Droseracées américaines beaucoup plus robustes et qui habitent les sagnes) sont construites sur le même type, mais elles sont plus compliquées. Ici aussi il y a une forte déformation du côté de l'articulation, qui se plisse, tandis que le côté opposé est étiré. Le mécanisme par lequel se fait l'occlusion de la feuille est incomplètement connu. Il est probable qu'à l'occlusion qui est due à un sismotropisme particulier, vient s'ajouter une nastie (croissance inégale) due à l'haptotropisme.

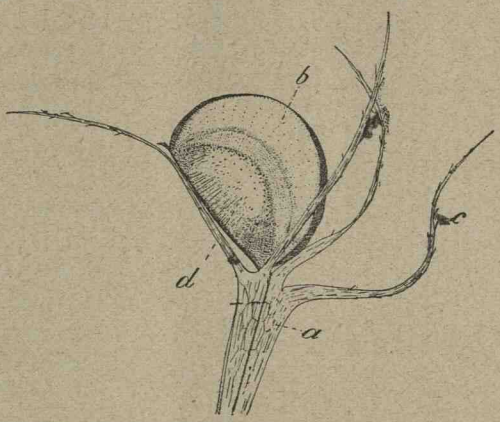


Fig. 529. — Feuille d'*Aldrovandia* dont le limbe s'est replié et s'est fermé; les deux valves sont appliquées par leurs bords *b*.

Les animaux capturés sont dissous par une sécrétion abondante de ferment protéolytique.

Pendant que se fait l'absorption des matières peptonisées ou rapidement solubilisées, il se passe dans les cellules de *Drosera*, qui sont les mieux étudiées, diverses modifications. Dans les cellules de la glande les mouvements du plasma s'accélèrent La vacuole des cellules se divise en un certain nombre de plus petites vacuoles; on remarque ceci particulièrement bien si la vacuole contenait un pigment rouge en solution. Il est intéressant de constater que ces modifications qui sont consécutives à l'irritation se propagent de la glande vers le tentacule en direction centripète. Les tentacules irrités secondairement par induction sont modifiés aussi dans la même direction. Comme l'on voit, l'irritation coïncide avec des changements dans l'état statique et chimique du plasma.

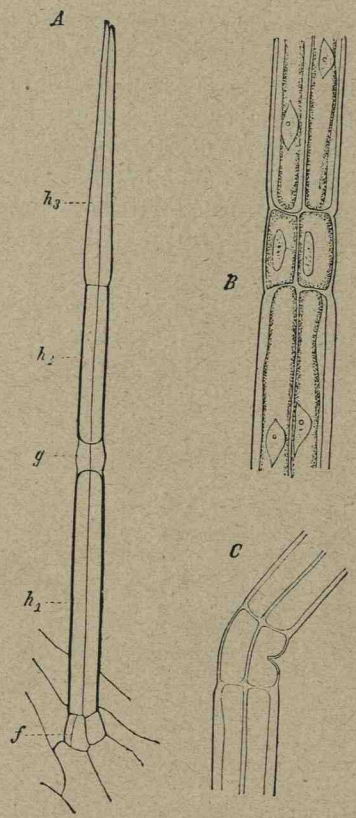


Fig. 530. — Structure des poils sensibles d'*Aldrovandia vesiculosa*. *A*, poil sensible ; *f*, socle ; h_1, h_2 et h_3, les étages à cellules allongées et à parois externes épaissies ; *g*, articulation perceptive à parois minces ; *B*, articulation avec les cellules voisines ; *C*, la même après courbure, on voit la déformation que subira le plasma sensible.
(D'après HABERLANDT.)

En outre, les noyaux des cellules digestives subissent d'importantes modifications *(fig. 531)*. Le plasma basophile (cyanophile) diminue ou est remplacé par un plasma éosinophile, c'est-à-dire que la nature du plasma varie puisque ses propriétés vis-à-vis des colorants changent (v. *Chromatophilie)*. On voit en outre une hypertrophie de la portion chromatique basophile (cyanophile) du noyau qui diminue à mesure que le plasma de ces cellules est restauré. En outre, on observe des modifications dans le contour du noyau, qui, à certain moment, peut devenir amiboïde. Ainsi l'irritation se porte sur le noyau, qui réagit d'une manière évidente.

Des modifications analogues s'observent dans les poils digestifs des Utriculariées ; ceux de *Pinguicula* sont excessivement nombreux et disséminés sur une large feuille charnue, tandis que dans les *Utricularia*, ils sont placés à l'intérieur d'ascidies-trappes qui se forment sur les appareils submergés de cet amphibie (v. p. 156, 157).

Ces réactions du noyau vis-à-vis d'excitants s'observent tout aussi bien dans les cellules du parenchyme

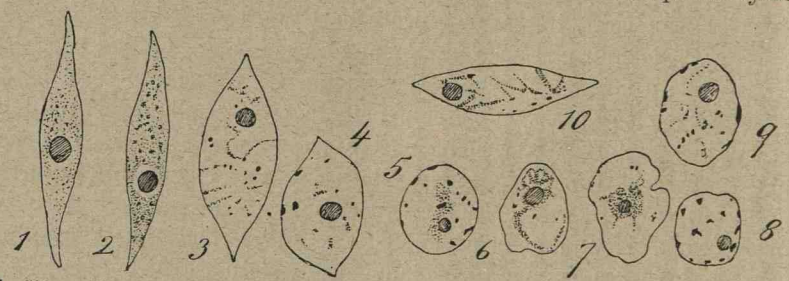


Fig. 531. — Métabolisme du noyau dans les cellules actives de la troisième couche de la glande du *Drosera rotundifolia*. *1*, sans nourriture ; 2, une minute après nourriture ; *3*, 5 min. *4*, 10-20 min. ; *5*. 20-60 min. ; *6-7*, 1-4 heures ; *8*, 24 heures ; *9*, 3 jours ; *10*, 7 jours après
(D'après HUIE.)

cortical des racines dans lesquelles sont venus se fixer des champignons *(mycorhizes)*. Cette association de champignons et de racines, à laquelle on a donné le nom de mycorhizes, est très commune. On l'a surtout étu-

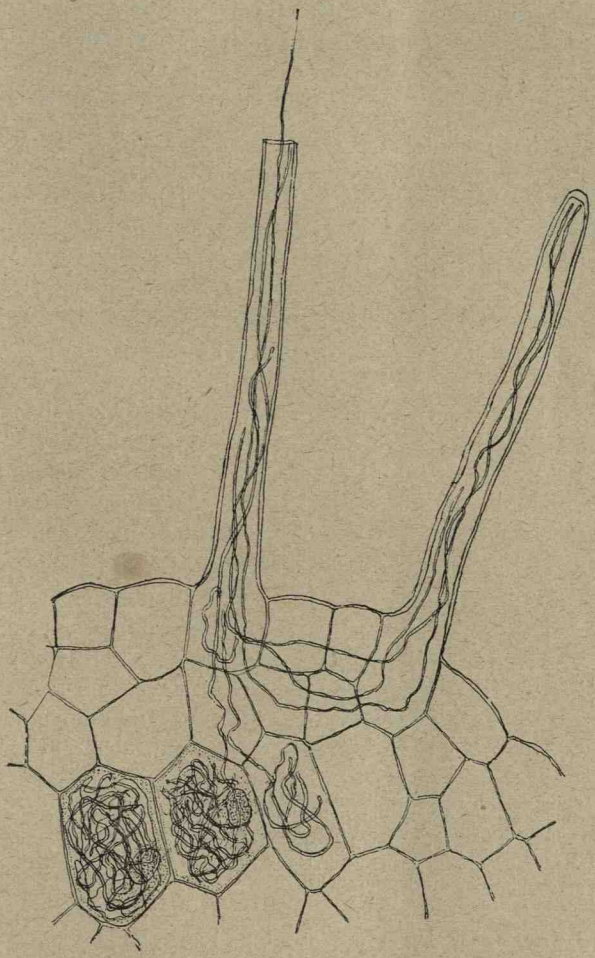


Fig. 532. — Mycorhizes du *Listera cordata*. Section transversale de la racine dans la région des poils. On voit les filaments du champignon traverser les poils et venir s'enrouler en pelottes dans les cellules de l'écorce. (D'après Chodat et Lendner.)

diée chez les Orchidées (*fig. 532, 533*). Le noyau des cellules envahies se déforme, parfois il se lobe, produit des processus et, tandis que le champignon roulé en une pelotte se dissout sous l'influence de ferments diges-

tifs, le noyau de la cellule de l'hôte se modifie à chaque phase et finit par se reconstituer comme celui des gandes de *Drosera*. En outre, la chromatophilie du noyau varie.

Ces morphoses et chimioses nous avertissent que lorsque nous connaissons quelques-uns des mécanismes par lesquels les excitants sont perçus et les flexions effectuées, nous sommes cependant loin de connaître la série des modifications qui s'enchaînent dans le cycle vivant.

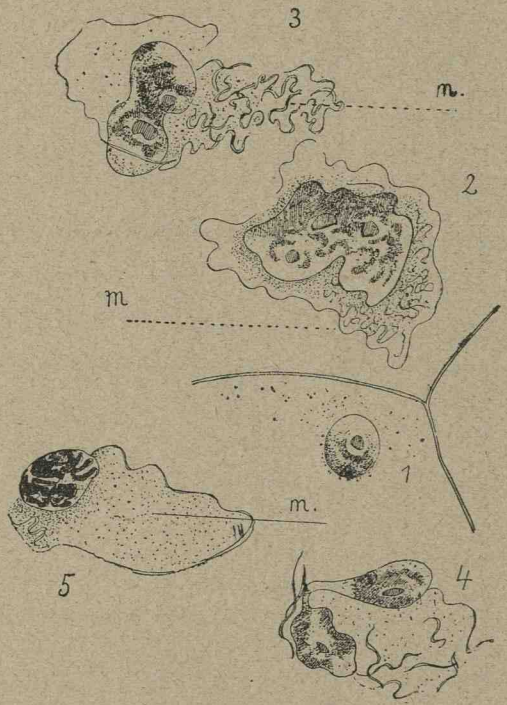


Fig. 533. — *Serapias lingua*, Orchidée. Modifications subies par le noyau en présence du champignon endophyte. *1*, noyau dans une cellule normale ; 2-3, apparence amiboïde du noyau, on voit les filaments du champignon en train de disparaître ; *4*, le noyau se divise ; *5*, il se reconstitue après digestion du champignon.

Les sensitives et les insectivores frappent notre imagination à cause de la brusquerie de leurs réactions motrices. Elles ont, au début, servi à rendre évident aux plus ignorants que la sensibilité ne fait point défaut aux végétaux. Mais mille problèmes plus généraux et tout aussi étonnants sont relatifs à des phénomènes conditionnés par des facteurs multiples dont l'analyse nous échappe encore. C'est par une violente abstraction que dans le cours de cet exposé nous nous sommes efforcés de ne considérer les problèmes de la vie que sous leur angle le plus simple. Or, ne pouvant pénétrer au fond des choses, nous circonscrivons dans l'immensité des problèmes ceux qui sont plus particulièrement abordables.

Mais il serait insensé d'imaginer être près du but. Chaque question est à reprendre à la lumière des progrès de chaque jour.

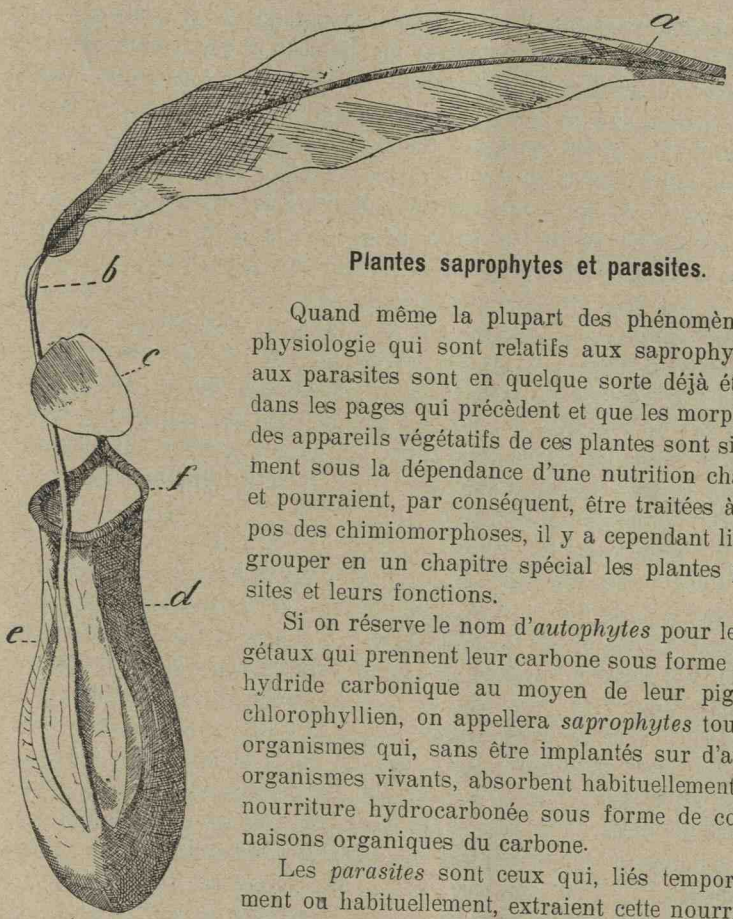


Fig. 534. — Feuille d'un *Nepenthes*, liane dont les feuilles sont construites en appareils ascidiens dans lesquels viennent choir des insectes attirés par la couleur vive (rouge et verte) et dans le suc de laquelle ascidie ils sont digérés. Cette feuille comprend une espèce de pétiole ailé *a*, qui s'amincit et porte un limbe transformé en ascidie *d*; le couvercle *c* est une prolifération du limbe; *f*, le rebord du limbe est replié et lisse, ce qui facilite la chute.

Plantes saprophytes et parasites.

Quand même la plupart des phénomènes de physiologie qui sont relatifs aux saprophytes et aux parasites sont en quelque sorte déjà étudiés dans les pages qui précèdent et que les morphoses des appareils végétatifs de ces plantes sont simplement sous la dépendance d'une nutrition changée et pourraient, par conséquent, être traitées à propos des chimiomorphoses, il y a cependant lieu de grouper en un chapitre spécial les plantes parasites et leurs fonctions.

Si on réserve le nom d'*autophytes* pour les végétaux qui prennent leur carbone sous forme d'anhydride carbonique au moyen de leur pigment chlorophyllien, on appellera *saprophytes* tous les organismes qui, sans être implantés sur d'autres organismes vivants, absorbent habituellement une nourriture hydrocarbonée sous forme de combinaisons organiques du carbone.

Les *parasites* sont ceux qui, liés temporairement ou habituellement, extraient cette nourriture organique hydrocarbonée d'un végétal ou d'un animal vivant. Dans ce dernier cas, il peut y avoir une association qui n'est pas nocive aux partenaires, ni à l'un ni à l'autre; il y a en quelque sorte bénéfice réciproque; on parle alors de symbiose nutritive. Mais, ordinairement, le parasite produit chez l'hôte des déformations, des nécroses, et souvent amène la mort; le bénéfice est au profit d'un seul des deux conjoints. Il peut y avoir, d'ailleurs, tous les degrés; comme on l'a dit, l'association se compose d'un nourrisson et d'une nourrice qui souffre plus ou moins du rôle qu'elle joue.

Dans quelques cas, il peut y avoir apparence de parasitisme alors qu'il n'y a que greffe. Nous entendons dire par là que, comme dans les greffes, le support ne sert qu'à amener la sève brute, c'est-à-dire l'eau et les sels puisés dans le sol. C'est ainsi que plus d'une plante de la famille des Scrophulariacées, quelques Santalacées, les Loranthacées du type *Viscum*, qui s'implantent sur les racines d'autres végétaux ou sur leurs branches, conservent leur structure foliaire, leur faculté d'assimilation et paraissent ne retirer de leurs hôtes que la sève brute. Chez plusieurs, la symbiose est facultative. (*Euphrasia* des Alpes).

Il devient très probable que, primitivement, ce sont des greffes accidentelles entre plantes vertes qui ont initié le parasitisme; puis, la soudure étant établie, le greffon parasitant par ses suçoirs, se trouve dans des conditions qui rendent inévitable une diffusion des matières élaborées; les ferments qui ne font défaut à aucune cellule végétale et que, d'ailleurs, les tissus embryonnaires savent sécréter abondamment pendant la germination (v. *Germination*), interviennent pour accentuer ce mode *xénophyte* de nutrition.

Il n'y a guère que les cellules vertes qui méritent le nom d'autophytes. Toutes les autres dépendent de la photosynthèse effectuée par les chromatophores verts des cellules assimilatrices. Même dans la cellule verte, l'appareil de photolyse de l'anhydride carbonique et de l'eau, la chlorophylle, abandonne les produits de la condensation à un corpuscule plasmique, qui, vivant aux dépens de cette réaction chimique qui se fait à côté de lui ou en association avec lui, synthétise ces sucres en polysaccharides, amidon, disaccharides, etc. Le reste de la cellule, plasma et noyau, vivent aux dépens des chromatophores verts, auxquels ils donnent en quelque sorte asile, leur fournissant l'eau et les sels nécessaires à cette catalyse. C'est une espèce de symbiose intracellulaire. Le procès par lequel la cellule condense sucres et dérivés de l'ammoniaque en présence ou en l'absence de la lumière, n'est pas essentiellement différent chez les autophytes et chez les saprophytes ou parasites. Plus encore, il n'y a pas à ce point de vue grande différence morphologique ou histologique entre les cellules incolores d'une plante autophyte et ses cellules vertes. Et cependant, les incolores sont en dépendance vis-à-vis des autres qui assimilent le CO_2. On trouve des cellules cylindriques, sphériques, étoilées, rameuses, siphonées dans les tissus verts comme dans les tissus incolores. L'anatomie des plantes incolores ne montre aucune particularité essentielle qui ne se retrouverait au même degré chez les plantes vertes. Ceci semble bien montrer que le mode de nutrition autophyte ou xénophyte n'a pas d'effet morphogène sur les éléments cellulaires en tant qu'éléments si nous exceptons les chloroleucites. Dès lors, on est bien en droit de se demander si la photo-

synthèse est bien réellement une fonction de la cellule vivante, si ce n'est pas simplement une catalyse effectuée par le système réducteur « chlorophylle-lumière », suivie d'une simple condensation chimique résultant de la propriété qu'ont les aldéhydes de se polymériser en milieu légèrement alcalin.

Chaque cellule des plantes à amidon est susceptible, selon son type, d'effectuer la synthèse de ce corps à partir des sucres ou à partir même de l'acroléine, la glycérine ou les alcools polyvalents. Chaque catégorie de plantes peut effectuer l'ensemble de ces synthèses, ou l'une ou l'autre selon les conditions.

Dès lors, il n'y a pas lieu de s'étonner lorsque, dans des cultures d'Algues (*Palmellococcus variegatus, Stichococcus major, Hormococcus* sp., *Palmellococcus protothecoides*, etc.), à la lumière et d'une source abondante hydrocarbonée, par exemple un excès de glycose ou de saccharose, ces végétaux perdent leur chlorophylle et, continuant à végéter sur ces milieux sucrés, s'y multiplient à l'état incolore ou presque incolore, et, cependant, ne présentent presque aucune altération de leurs cellules.

C'est ainsi que nous pouvons à volonté produire des formes incolores de beaucoup d'Algues vertes Protococcacées ou Flagellées. (Transformation de l'*Euglena gracilis* en une Astasia qui est la forme flagellée incolore correspondante). Ces formes incolores obtenues par l'expérience *en présence de la lumière* (il ne s'agit donc pas ici d'un étiolement) redeviennent vertes si on leur donne une nourriture hydrocarbonée moins assimilable ou si on leur supprime complètement l'aliment sucré. L'immense majorité des Algues vertes unicellulaires présentent un meilleur développement dans les milieux sucrés et en l'absence de CO_2 que dans des milieux strictement inorganiques et en présence du CO_2. Il est des végétaux inférieurs qui, cependant, ne réussissent pas sur ces milieux organiques.

Dans nos études sur les Protococcacées, leur morphologie et leur physiologie, nous avons constamment trouvé que ces végétaux inférieurs se développent mieux sur un milieu mixte, sucre et azote minéral (nitrates, nitrites) ou organique : acétamide, asparagine, acides aminés, que sur un milieu où la nourriture hydrocarbonée est fournie exclusivement sous forme de peptone, de polypeptides ou d'acides aminés.

Pour obtenir un bon développement de ces Algues vertes, il faut combiner sucres et peptones. Ainsi, même des plantes qui vivent habituellement dans les eaux relativement pures de nos lacs et de nos étangs, semblent préférer un milieu organique et renoncer à la photolyse suivie de la photosynthèse.

Nous ne connaissons aucune espèce d'Algue verte parmi les quarante étudiées par nous qui échapperait à cette règle. On voit dès lors qu'il suffira de peu de chose pour entraîner des autophytes vers le saprophytisme, c'est-à-dire vers un mode de nutrition indépendant de la photolyse du CO_2 en utilisant directement les matières nutritives à disposition.

Aussi voit-on presque dans chaque groupe de végétaux verts, des types qui sont dépourvus de pigment chlorophyllien et qui vivent désormais exclusivement en saprophytes. Aux *Chlamydomonas* verts (Algues unicellulaires) correspondent les Polytomées incolores, aux Péridiniens colorés en jaune, les Péridiniens incolores, aux Siphonées vertes, le *Phyllosiphon* incolore qui vit dans les tissus des *Arisarum*. Chez quelques Péridiniens, Algues unicellulaires caractérisées par une enveloppe cellulosique à plaques nombreuses, cette enveloppe manque et le pigment fait défaut. Il arrive alors que certaines de ces formes n'ont plus d'enveloppe rigide, le corps est susceptible d'envelopper des proies qui pénètrent à travers l'ectoplasma et sont digérées dans une vacuole digestive à la façon des animaux.

Or la plupart des végétaux incolores formant la grande classe des Champignons qu'on peut faire vivre sur des milieux artificiels sont capables d'assimiler l'azote combiné minéral et même, semble-t-il parfois, l'azote élémentaire, tandis qu'ils sont tous absolument incapables de vivre sans nourriture hydrocarbonée, puisqu'ils sont dépourvus de chlorophylle. Tous les Champignons qui peuvent vivre sur les peptones peuvent également vivre sur des mélanges appropriés de sucres et de divers corps azotés; cela étant, on peut dire que les saprophytes et sans doute aussi les parasites sont bien plus dépendants de la sève élaborée de l'hôte en ce qui concerne leur nutrition hydrocarbonée qu'en ce qui concerne leur nutrition azotée, qui peut le plus souvent consister en sels ammoniacaux, en acides aminés, en nitrates et en nitrites.

La plupart des saphrophytes sont relativement peu exigeants quant à la nature de leur nourriture hydrocarbonée. C'est le cas des Champignons de l'humus du terreau de prairie et plus particulièrement de forêt. La plupart se laissent cultiver en dehors de leur milieu habituel (par exemple en culture pure sur du pain) et sont en général capables d'absorber toute espèce de nourriture hydrocarbonée et même de se contenter de l'azote contenu dans les matières humiques; cependant, la plupart de ces organismes ont besoin d'une source hydrocarbonée autre que les matières humiques si elles veulent en même temps s'assimiler les matières azotée qui y sont en combinaison. D'ailleurs, le sol est un complexe contenant des débris de végétaux avec cellulose, amidon, sucres et combinaisons diverses. C'est dans ce milieu complexe que les

cordons mycéliens (filaments associés en cordons) des Champignons se ramifient et se nourrissent *(fig. 535)*. Nous connaissons des moisissures, comme les champignons, qui vivent en association avec les racines d'Orchidées, qui peuvent utiliser comme source de carbone la cellulose, l'amidon, les disaccharides : sucrose, lactose, maltose.

Selon l'espèce, dans les moisissures ferments, il y a une nourriture de choix qui est déterminée par la nature des ferments que cette espèce de champignon est susceptible de sécréter. Nous avons trouvé des mycètes qui produisent plus de dix espèces de ferments et qu'on peut taxer d'omnivores. Mais si ces diverses nourritures sont en mélange, le cham-

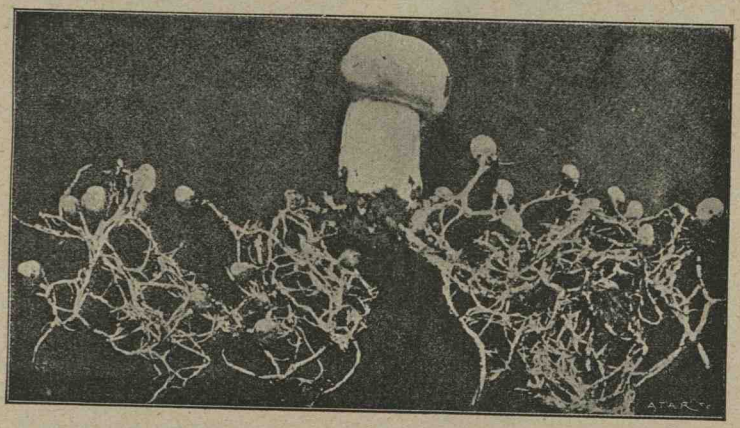


Fig. 535. — *Mycelium*, c'est-à-dire cordons de filaments qui, après avoir épuisé l'humus, donnent naissance à des appareils reproducteurs. Dans cette figure les chapeaux sont à tous les âges, celui du centre est presque adulte (Champignon). (D'après Atkinson.)

pignon utilise d'abord le sucre ou la combinaison hydrocarbonée dont l'utilisation correspond, en ce qui le concerne, à la moins grande dépense d'énergie, mettant successivement en jeu les divers ferments qu'il est susceptible de sécréter. Ces derniers ne sont pas toujours préformés; ils sont émis au fur et à mesure que le milieu change de composition. La levure *(Saccharomyces)* décompose le sucre (monose) du moût (milieu nutritif externe) au moyen de sa zymase, puis, si ce sucre est absent, il y a destruction du glycogène intra-cellulaire, puis enfin, faute d'aliment extérieur, elle hydrolyse des matières protéiques contenues dans les cellules (autolyse).

Il y a ensuite digestion réciproque des cellules, les plus actives, c'est-à-dire celles qui sont à leur optimum de développement, absorbant celles qui sont moins actives. Le saprophytisme passe ainsi au parasitisme.

Mais à côté de ces organismes susceptibles d'attaquer un nombre varié de combinaisons organiques il y a ceux qui sont plus spécialisés. Cette spécialisation peut n'être que relative. Qu'on mette, par exemple, en présence des noix de galle (galles du Chêne) beaucoup de Champignons moisissures, l'une des espèces seule se développera *(Sterigmatocystis nigra)*, parce que peut-être elle était la seule capable de vivre aux dépens du tanin, parce qu'elle était la seule à pouvoir, sous l'excitation de ce corps aromatique, produire le ferment, la tannase qui dédouble ce corps en sucre et en acide gallique (fermentation gallique) *(fig. 536)*.

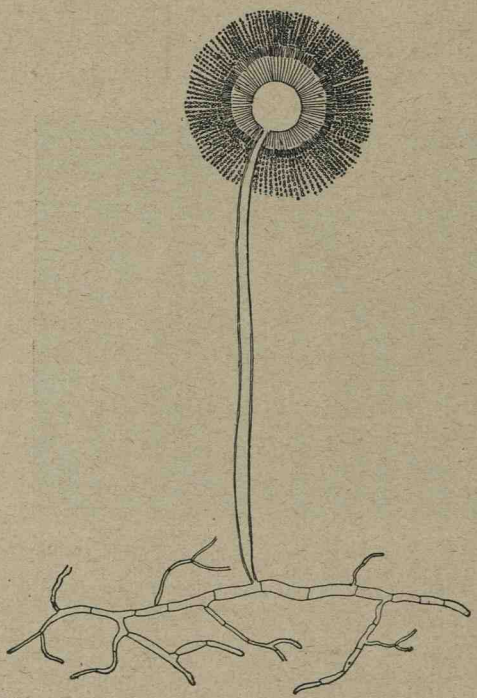


Fig. 536. — ***Sterigmatocystis nigra*** ; filaments horizontaux qui sont plongés dans le substratum nutritif, et filament dressé portant en une tête les conidies de dissémination.

Les liquides alcooliques additionnés d'acide acétique favorisent de même les bactéries du vinaigre *(Bacterium aceti, B. oxydans*, etc.). Mais soit le *Sterigmatocystis*, soit ces bactéries, peuvent également prendre leur carbone à partir d'autres milieux que des solutions de tanins ou d'alcools acidifiés. Ce sont des *pléophages.*

Or dans la nature presque chaque espèce saprophyte a ainsi sa nourriture de prédilection. Des espèces voisines peuvent ainsi s'exclure en raison de la nourriture : *Mucor Rouxi* et *Mucor Prainii* vis-à-vis du saccharose, etc., etc. Les celluloses incapables de nourrir les Mucors sont digérées par le *Botrytis vulgaris*, les cellules lignifiées par les Champignons des charpentes (*Merulius lacrymans*), les pectoses qui constituent le ciment des tissus par le *Bacillus pectinivorus*, qui les désagrège; les amidons par tous les Champignons qui produisent de l'amylase; à l'abri de l'air, la cellulose est attaquée par les bactéries hydrogénées et méthaniques. Le méthane et l'hydrogène sont des corps à peu près inertes, utilisés par les *Bacillus methanicus* et *B. hydrogenomonas* comme aliment de respiration.

Ainsi, grâce à ces propriétés différentes des divers saprophytes, les matières végétales et animales, mortes ou vivantes, sont progressivement détruites jusqu'à l'acide carbonique d'une part et à l'ammoniaque d'autre part.

Or nous savons avec certitude que ces différentes propriétés dépendent de la nature des ferments et que les propriétés des ferments les mieux étudiés dépendent de leur structure plus ou moins adaptée à une configuration stéréochimique (v. p. 88).

Nous savons d'autre part que beaucoup de spores de Champignons pour lesquelles une nourriture donnée ne peut servir d'excitant, de catalysateur de croissance, utilisent ce même aliment si on facilite la germination par une autre substance. A partir d'un moment de leur évolution ils deviennent capables de dédoubler les matières qui n'avaient pu être attaquées précédemment. Il faudra donc bien se garder de penser que parce qu'un parasite ne peut germer sur un hôte déterminé il ne pourrait, la germination faite, se développer sur celui-ci.

On a vu à propos des levures un passage du saprophytisme au parasitisme, c'est-à-dire à une dépendance vis-à-vis d'un hôte vivant. Beaucoup de Champignons peuvent présenter ces deux modes de nourriture. Les Ustilaginées qui produisent les « caries » et les « charbons » des céréales par parasitisme se laissent cultiver sur des milieux artificiels; l'*Armillaria mellea*, un Hyménomycète, dont les cordons mycéliens blancs, les filaments, attaquent le bois de beaucoup de végétaux ligneux (rhizomorphes), peut de même être cultivé sur du pain.

D'autres, au contraire, nous paraissent encore strictement parasites, c'est-à-dire qu'on n'a pu réussir à les cultiver en dehors des organismes qu'ils attaquent habituellement. Parmi ces parasites, il en est qui sont plurivores, c'est-à-dire attaquent des plantes de genres très différents, ainsi le *Protomyces macrosporus* qui attaque des Ombellifères des genres *Aegopodium*, *Cicuta*, *Seseli*, *Libanotis*, *Bunium*, *Trinia*, *Athamanta* ; le *Cronartium asclepiadeum*, Urédinée qui s'implante indifféremment sur l'Asclépiadacée *Vincetoxicum officinale*, la Renonculacée *Pæonia peregrina*, la Scrophulariacée *Nemesia versicolor;* d'autres enfin sont univores, excessivement spécialisés, c'est-à-dire n'attaquent qu'un genre : Urédinées des *Sempervivum*.

Tantôt le parasite apparaît sous deux formes, chacune d'elles n'attaquant qu'une catégorie de végétaux, ainsi les *Gymnosporangium*, Urédinées des Gymnospermes-Cypressinées, sur les branches desquelles ils produisent des corps gélatineux; mais cette spécialisation pendant l'une de leurs phases change subitement : après la fécondation, c'est-à-dire la production des appareils reproducteurs nommés téleutospores, leur tonus chimiotactique se modifie, ils ne sont plus capables de s'implanter

sur ces Genévriers, mais ne peuvent pénétrer que dans les cellules des Pomacées. Ainsi se modifie leur chimiotropisme, puis, au bout d'une nouvelle génération, leur tonus ancien réapparaît.

Ce changement de tonus s'observe chez toutes les Urédinées dites hétéroïques (*Puccinia graminis* sur *Berberis* et Graminées; *Puccinia sessilis* sur des Allium et le *Phalaris arundinacea*, *Puccinia Ribis* sur les Ribes et les Carex; le *Puccinia Convallariæ-Diagraphidis* ne produit d'écidies (rouille) que sur le *Convallaria majalis;* sur le *Polygonatum multiflorum* de la même famille (Liliacées), il ne produit que des taches et ne passe jamais sur les *Majanthemum bifolium* ou le *Paris quadrifolia*. Les taches citées proviennent du fait que les tubes germinatifs poussent dans les cellules épidermiques et les tuent, mais il n'y a pas de développement ultérieur. C'est aussi ce qu'on a observé chez plusieurs Urédinées spécialisées qui à la germination de leurs spores poussent un tube germinatif à travers la fente stomatique, puis se renflent dans la chambre sous-stomatique, mais ne vont plus loin que si les cellules de l'hôte exercent un chimiotropisme défini.

Puccinia Symphiti sur les Borraginées et les Bromus, *Puccinia Scirpi* sur *Scirpus lacustris* et *Limnanthemum* sp., *Uromyces Pisi* sur *Euphorbia Cyparyssias* et *Lathyrus pratensis* ou *Vicia Cracca*.

Cette spécialisation s'observe également chez les parasites Phanérogames. Ainsi les *Cytinus (fig. 537)* ne s'implantent que sur les racines des Cistes ; d'autres sont moins spécialisés. Cette spécificité a surtout été étudiée chez les Champignons Urédinées, où elle est parfois excessive; certains ne s'attaquent qu'à des variétés spéciales, triant, comme dans le cas des parasites du genre *Bromus* (Graminées), les espèces appartenant aux mêmes sections avec plus de certitude que les systématiciens les plus experts, semblant avoir ainsi un sens de la classification des végétaux. Or cette spécificité dépend certainement du fait que dans chaque groupe naturel se forment des substances colloïdales spécifiques qu'on peut extraire et définir. Ces sucs, ces extraits végétaux, injectés dans la circulation sanguine d'un animal vivant, provoquent dans son organisme une réaction par laquelle son sang accumule un anticorps spécifique, c'est-à-dire une substance qui s'oppose à son action ou qui fournit en sa présence une réaction caractéristique [1]. Or la Botanique a pu utiliser cette intéressante propriété dans le sens que voici : Si après avoir traité l'animal à plusieurs reprises par ces sucs végétaux, on extrait son sang et qu'on utilise comme réactif le sérum qui reste après coagula-

[1] Sur cette propriété des organismes de réagir vis-à-vis des poisons de toute sorte est basé le procédé de l'immunisation; ainsi l'injection répétée de faibles doses de poison sécrété par les Bactéries de la diphtérie fait apparaître dans le sang du cheval une substance qui neutralise les effets de la diphtérotoxine.

tion de la fibrine (par la fibrinase), on observera de curieuses propriétés au point de vue spécifique. Ce sérum, additionné du même suc de la même plante qui a servi à inoculer, à provoquer la réaction sur l'animal, fournit un précipité (précipitine). Or ce précipité peut souvent être aussi obtenu avec le suc d'une plante du même genre ou parfois de la même tribu ou de la même famille. L'intensité de la réaction est ordinairement proportionnelle à l'affinité naturelle systématique.

Si le suc du végétal injecté contenait un ferment, comme la chymase, le sérum contient un antiferment, c'est-à-dire un corps qui s'oppose à l'action ferment de ce suc, mais ne s'oppose pas à l'action ferment d'un suc d'une plante d'un autre groupe. Ainsi la Cynarase ferment coagulant le lait provoque l'apparition d'un anticorps qui n'arrête que la chymase des Composées. La levure (*Saccharomyces sp.*) dont la position systématique est encore douteuse mais que la plupart des systématiciens mettent parmi les Ascomycètes, Champignons à endospores, fait naître dans les mêmes conditions un anticorps ou une précipitine spécifique également pour certains champignons à spores, par exemple les Tubéracées (Ascomycètes).



Fig. 537. — *Cytinus hypocistis*, en fleur dont l'axe sort d'une racine de *Cistus*.

On comprend dès lors que beaucoup de parasites ne peuvent germer ou se développer qu'au contact de végétaux appartenant à un même groupe systématique puisque à ces groupements correspondent non seulement des morphologies spéciales, mais une composition chimique particulière, aussi nettement accordée qu'un résonateur à la hauteur d'un son. Ce domaine de la spécifité des sucs est, ainsi qu'on le voit, parfaitement abordable par les méthodes chimiques. L'élection devient donc affaire de stéréochimie ou de ferments.

Les phanérogames *xénophytes*, c'est-à-dire qui, dépendant plus ou moins d'autres organismes, se laissent grouper en *saprophytes* et en *parasites*.

Les saprophytes sont assez nombreux, peut-être plus qu'on ne le pense. Deux cas extrêmes se présentent : leur appareil d'assimilation est réduit à quelques écailles; la couleur de leurs tiges et de leurs feuilles rudimentaires est à peine verte et blanche (*Monotropa hypopytis*, *Epipogon aphyllum* (*fig. 538*), *Neottia nidus avis*, Orchidacées). Chez les uns, les racines excessivement nombreuses forment un lacis compact ; elles sont enveloppées par un feutrage de filaments de Champignons, qui les isole complètement du milieu et au travers duquel les matières

nutritives doivent passer pour pénétrer dans les racines. Ces mycorhizes exotropiques, comme on appelle cette association de racine et de Champignon, se trouve également chez des plantes moins modifiées que le *Monotropa*, par exemple dans les Ericacées, les *Fagus*, qui sont des autophytes.

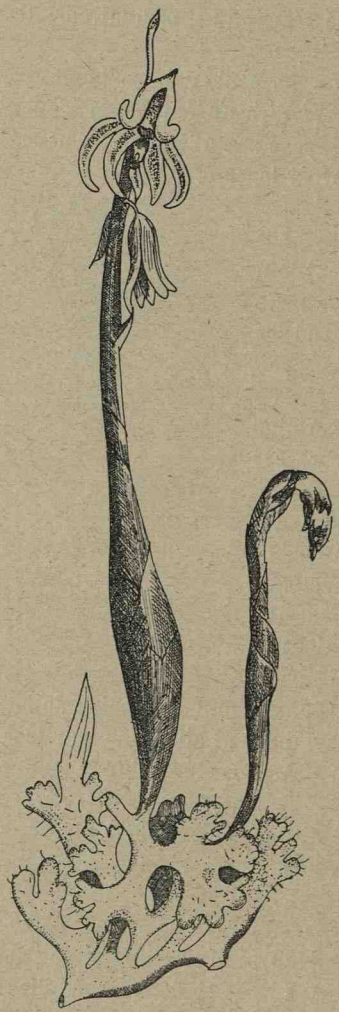


Fig. 538. — *Epipogon aphyllum.* Rhizome souterrain, coralloïde envahi par des champignons et se nourrissant de l'humus; on remarque que les tiges dressées ne portent que des feuilles rudimentaires (D'après Irmisch.)

Chez les autres, les racines dépourvues de poils absorbants ou peu riches en poils absorbants ont leur parenchyme cortical envahi par des filaments de Champignons qui y forment des pelotes. Ce type de mycorhizes s'observe non seulement chez des saprophytes bien caractérisés, comme le *Limodorum abortivum*, le *Neottia nidus avis*, mais aussi chez un grand nombre d'Orchidées tant terrestres qu'épiphytes et chez beaucoup de plantes de l'humus. Pour les Orchidées il est certain que le Champignon sert comme intermédiaire entre la plante et l'humus au moins pendant les premières phases de la vie. La semence s'associe de très bonne heure à un Champignon. Cette semence presque microscopique contient un embryon minuscule indifférencié ; bientôt il est envahi par le Champignon et forme un tubercule sous terre *(fig. 539)* à l'obscurité, grossit beaucoup, atteint parfois la grosseur d'une noisette en absorbant les matières nutritives du sol très probablement par l'intermédiaire des champignons.

Plus tard, la plante s'élevant au-dessus du sol restera dépendante de cette association, si la plante ne forme pas de feuilles vertes *(Neottia, Epipogon)* ou bien la nutrition gazeuse se faisant, la mycorhize n'est plus guère qu'un parasite bénin.

Dans le premier cas, il se forme tout d'abord un énorme système radiculaire tout à fait disproportionné à l'appareil aérien *(Neottia, Monotropa, Li-*

modorum) ou bien le système radiculaire reste normal ou peu développé et la plante pousse tous les ans une tige feuillée et fleurie.

De même se développent, à l'abri de la lumière et en symbiose avec des Champignons, les prothalles des *Lycopodium (fig. 542)* et des Ophioglossacées, les rhizomes des *Psilotum* (Psilotacées), des *Corallorhiza (fig. 541)*. des *Epipogon* (Orchidacées) etc.; là ils atteignent

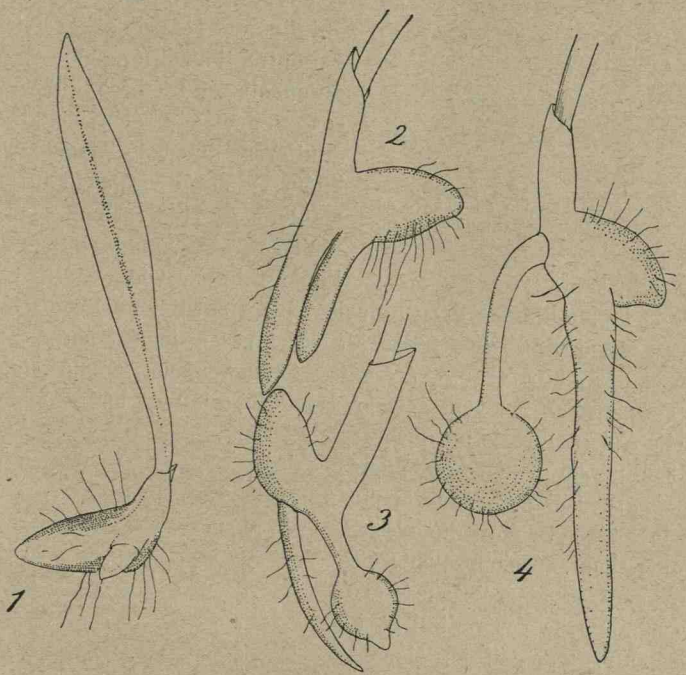


Fig. 539 — Développement des pseudo-bulbes d'*Orchis Morio*. *1*, jeune ps.-bulbe développé sous terre à partir de la semence et produisant une première feuille; 2. état plus avancé; *3* et *4*, formation de racines et de nouveaux ps.-bulbes stipités nés à l'aisselle d'une feuille. Tout ce développement s'est fait sous terre grâce à la symbiose entre le champignon et la plante, association qui est susceptible d'épuiser l'humus.

en dehors de toute nutrition par photosynthèse une dimension importante bien avant de pousser au dehors des appareils végétatifs verts et florifères; ils sont dépourvus de racines.

Les parasites proprement dits s'implantent sur des hôtes par des suçoirs. Ces suçoirs sont des radicelles, parfois spécialisées. Ils naissent exactement comme naîtraient des racines adventives, mais sont dépourvus de coiffe *(Cuscuta)*. Les suçoirs des Cuscutes *(fig. 544)* sont particulièrement intéressants, car ils réalisent la plupart des dispositions des parasites; de la surface partent des filaments qui perforent

les cellules, s'insinuent dans les tissus vivants, liber, parenchyme ligneux, et avancent parfois jusqu'au centre de la moelle. Dans ces cellules haustorium qui fonctionnent comme appareils d'absorption, le noyau s'hypertrophie comme dans les haustorium du sac embryonnaire ou comme le noyau des cellules d'Orchidées, qui digèrent les pelotes mycéliennes. En outre, il se différencie dans l'axe du suçoir des trachées, qui viennent se mouler aux éléments ligneux aquifères du bois secondaire de l'hôte et s'unissent avec lui d'une manière parfaite. Ainsi se trouve réalisée une union intime entre l'hôte et le parasite.

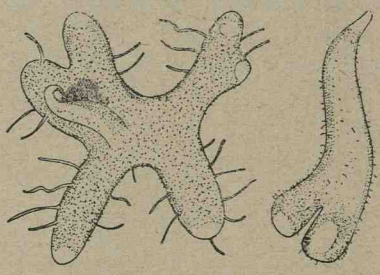


Fig. 540. — Rhizomes jeunes (mycorhizes) de *Psilotum*, développés en dehors de toute photosynthèse c'est-à-dire en saprophytes. (D'après Solms Laubach.)

Dans la famille des Scrophulariacées on saisit tous les degrés qui unissent des formes indépendantes à des types nettement parasites. Les semences des Rhinanthacées (*Odontites*, *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Bartsia*, *Tozzia*, etc.) peuvent germer sans excitation de l'hôte, mais leur radicelle s'étant formée ou quelques ramifications du système radiculaire étant apparues, il faut, pour la plupart, la présence d'un hôte pour continuer leur développement. Ces suçoirs sont des excroissances exogènes et non pas des radicelles, ils sont dépourvus de coiffe et disposés sans ordre sur les racines. Au point de contact avec la racine de la

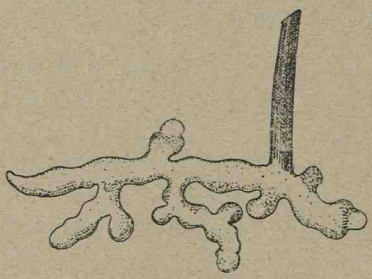


Fig. 541. — Rhizome coralloïde, mycorhize de *Corallorhiza innata*, Orchidée de l'humus de nos forêts.

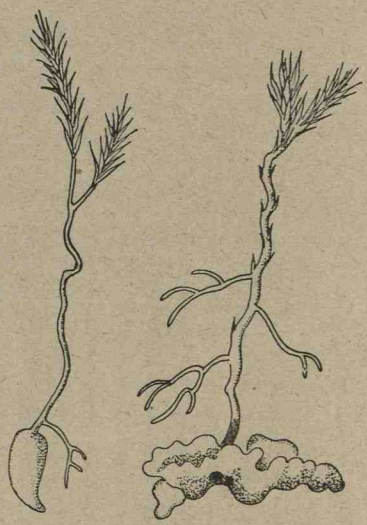


Fig. 542. — Prothalles de *Lycopodium*, mycorhizés; ils digèrent l'humus et après fécondation servent à nourrir les tiges feuillées qui vont assimiler dès qu'elles arriveront à la lumière. *A*, *Lycopodium complanatum* L.; *B*, *Lycopodium annotinum*. (D'après Bruchmann.)

plante hospitalière naissent ces excroissances qui pénètrent dans les tissus en développant à leur surface des poils absorbants. Il y a souvent, comme cela a lieu chez la Cuscute, où cependant les suçoirs sont des radicelles spécialisées, différenciation en un système central conducteur qui va s'anastomoser avec celui de la plante hospitalière. Elles se fixent tantôt sur des plantes voisines de la même espèce, tantôt de préférence sur des plantes d'autres espèces. La plupart de ces plantes conservent des feuilles parfaitement normales, et ces dernières conservent un pouvoir réel de photosynthèse, quoique peut-être affaibli. Ce sont toutes ou presque toutes des plantes de lumière qui accumulent de l'amidon le jour et le dissolvent la nuit.

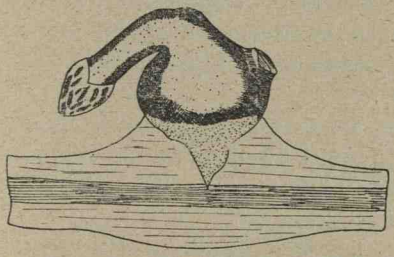


Fig. 543. — Germination de l'*Orobanche speciosa*, sur une racine de *Vicia Faba*. On voit le suçoir développé en un tubercule d'implantation pousser un coin de pénétration (en gris) jusqu'au bois de la racine de l'hôte; le tégument séminal (à gauche) est prolongé en un germe qui se dilate en tubercule.

Au contraire, les semences des *Orobanche* (Gesnéracée) ne peuvent germer si elles n'ont pas un hôte *(fig. 543)* à proximité. On ne sait actuellement si l'excitation qui aboutit à la morphose des suçoirs est à la fois mécanique et chimique ou si elle est exclusivement chimique.

Le parasitisme est très souvent accompagné d'une disparition plus ou moins complète de la chlorophylle. Nous avons vu plus haut que le saprophytisme des Algues même lorsqu'il est complet n'est pas nécessairement suivi de la perte du pigment vert. La question se pose donc de savoir si c'est l'effet du parasitisme que la décoloration des Phanérogames ou si la perte de la chlorophylle a précédé le parasitisme et le saprophytisme. La chlorose apparaît dans des conditions variées; ainsi non seulement l'insuffisance du fer la provoque, mais chez beaucoup

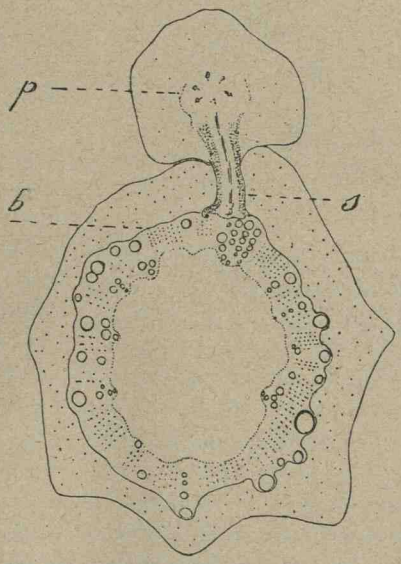


Fig. 544. — Implantation d'un *Cuscuta* sur un hôte; le suçoir (*s*) est arrivé jusqu'au bois (*b*). On voit que le suçoir a la valeur d'une racine endogène partie du péricycle (*p*).

d'Algues en culture, à la lumière, un excès de nourriture assimilable a le même effet.

Dans ces conditions, il paraît probable que la chlorose est primaire, c'est-à-dire que l'incapacité de produire suffisamment de chlorophylle s'est traduite chez les végétaux de diverses familles par un saprophytisme ou un parasitisme obligatoires.

Cependant, beaucoup de parasites contiennent encore de la chlorophylle, et celle-ci est encore active *(Cuscuta)*. Il en est de même de plusieurs saprophytes desquels on peut extraire une quantité notable de pigment vert.

Mais la réduction la plus frappante produite par le parasitisme est celle des feuilles qui disparaissent presque totalement. Quelques parasites se développent d'une manière informe dans les tissus de l'hôte, y produisant des cordons sans structure différenciée. Plus tard, ils crèvent l'écorce pour venir étaler à la lumière des fleurs du type de leur famille.

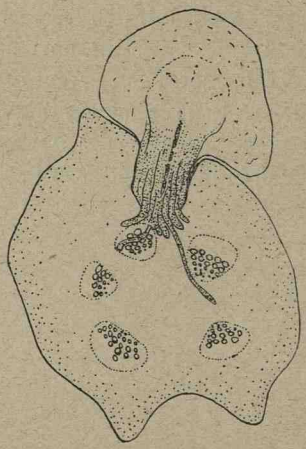


Fig. 545. — Cuscute implantée sur le pétiole d'une feuille; on voit les poils suçoirs se prolonger soit vers l'un des cordons libéro-ligneux de ce pétiole soit vers la moelle.

Corrélativement disparaissent, selon le degré de parasitisme et l'implantation dans l'hôte, les tubes criblés, les hydro et hadrocytes ; enfin, au lieu des cordons, espèces de rhizomorphes qu'on rencontre encore dans le thalle des *Pilostyles (fig. 548, 549)* (Rafflésiacées) enfoncé dans les tissus des Légumineuses, il n'y a plus que des filaments simples ou ramifiés. Ainsi chez les Rafflésiacées *(fig. 549 bis)* et les Balanophoracées, divers types sont si modifiés qu'on les prendrait, à ne connaître que leur thalle parasitant, pour des Champignons.

Les *Cytinus*, Rafflésiacées de la région méditerranéenne, enfoncent dans les tissus du liber et jusqu'au bois leurs cordons parenchymateux dans lesquels on reconnaît encore la différenciation en liber et en protoxylème; ces cordons provoquent dans l'hôte, le *Cistus*, des anomalies de croissance du bois secondaire qui se fractionne parallèlement à la surface, produisant des lambeaux tangentiels de deutéroxylème entre lesquels les tissus informes du parasite s'étendent de proche en proche; les trachées de ce dernier vont s'anastomoser aux trachéides de l'hôte et enfin, de la surface de ces thalles parasitants partent des filaments nombreux qui dans la direction radiale vont remplacer les rayons médullaires secondaires dans le bois compact qu'ils disloquent.

On sait peu de choses sur les premiers stades de pénétration de ces parasites dans l'hôte. Une fois établis, leurs cordons ou leurs filaments vont se ramifiant tout d'abord dans le liber, parfois dans le péricycle, suivent les rayons médullaires et vont traverser le bois par des cellules vivantes ou, pénétrant plus avant dans le deutéroxylème, remplissent

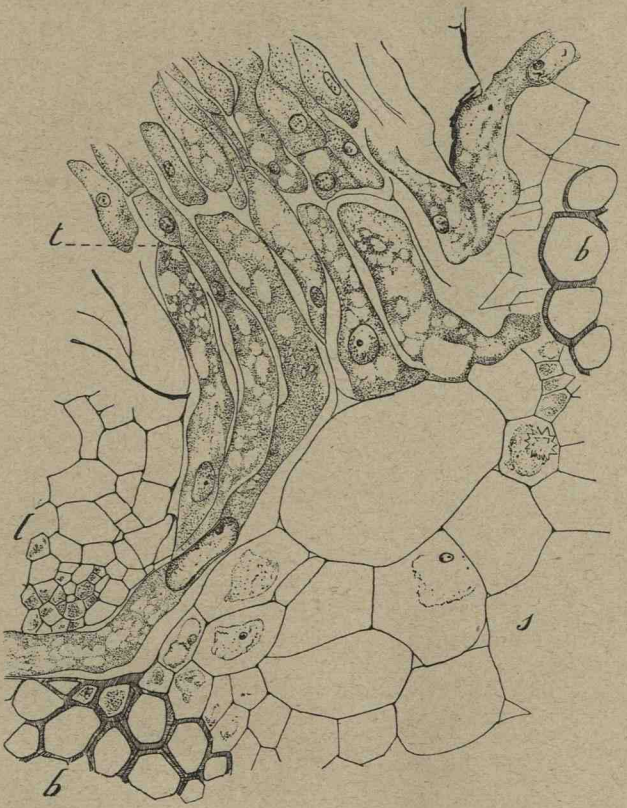


Fig. 546. — Détail de la figure *536*; suçoir de *Cuscuta* (*t*) venant pousser des poils absorbants qui s'insinuent et pénètrent dans les cordons libéro-ligneux de l'hôte (*l*, *b*).

ici et là les canaux hydrauliques pour retourner ensuite dans les cellules vivantes. Chez tous les parasites étudiés par nous, la pénétration dans le bois est aussi importante que l'envahissement du liber. Grâce à leur présence, se font souvent des hypertrophies; cependant, les déformations produites sont souvent, si on n'en jugeait que de l'extérieur, fort insignifiantes. Enfin, les organes floraux se forment sous l'écorce, le bouton enveloppé de ses bractées crève cette dernière et la fleur

s'épanouit à la lumière et à l'air libre. D'autres fois, la fleur ou les fleurs sont portées sur une tige charnue à feuilles rudimentaires qui vient crevant l'écorce porter les fleurs vers la lumière (*Cytinus hypocytis*, *Cynomorium coccineum*, etc.) (*fig. 537, 552, 554*).

Les Loranthacées (*Viscum*, *Loranthus*, *Phoradendron*, etc.) ne sont souvent que des végétaux verts implantés sur l'écorce des arbres au travers de laquelle leurs suçoirs vont raccorder leur bois à celui de l'hôte. Chez *Viscum*,

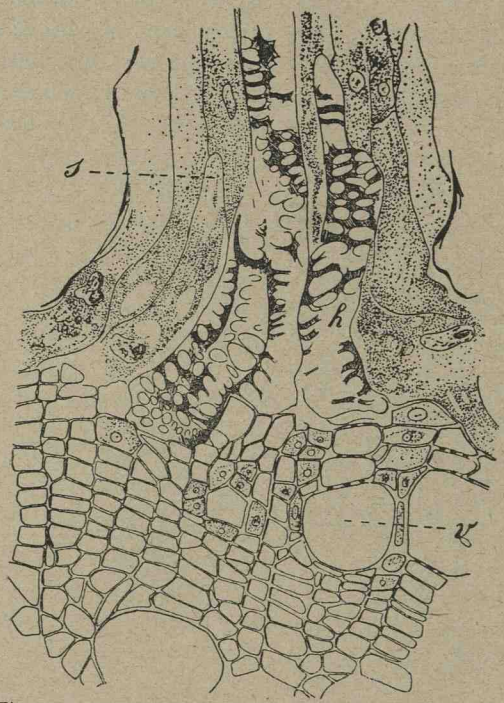


Fig. 547. — Détail de la figure 535 : on voit le suçoir arrivé au contact du bois secondaire venir appliquer ses hydrocytes (*h*) aux éléments, trachéides et vaisseaux de l'hôte ; sur les côtés les filaments suçoirs à noyaux hypertrophiés.

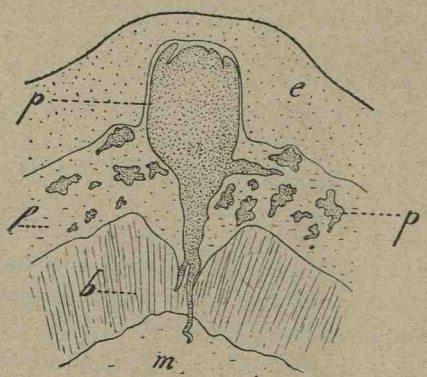


Fig. 548. — *Pilostyles* dans les tissus d'une Légumineuse ; *p*, bourgeon floral prêt à crever l'écorce ; sa base a poussé des cordons à travers le bois de l'hôte vers la moelle (*m*). *p*, cordons du parasite dans le liber. (D'après Endriss.)

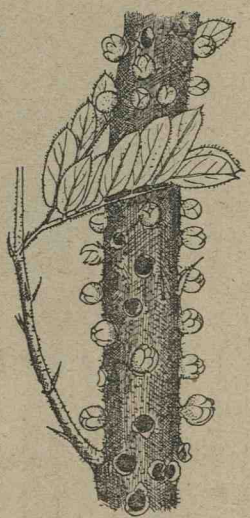


Fig. 549. — Rameau d'un *Mimosa* du Paraguay, hypertrophié par la présence d'un parasite de la famille des Rafflésiacées (*Pilostyles* sp.) On voit les fleurs du parasite percer l'écorce et venir fleurir à la lumière.

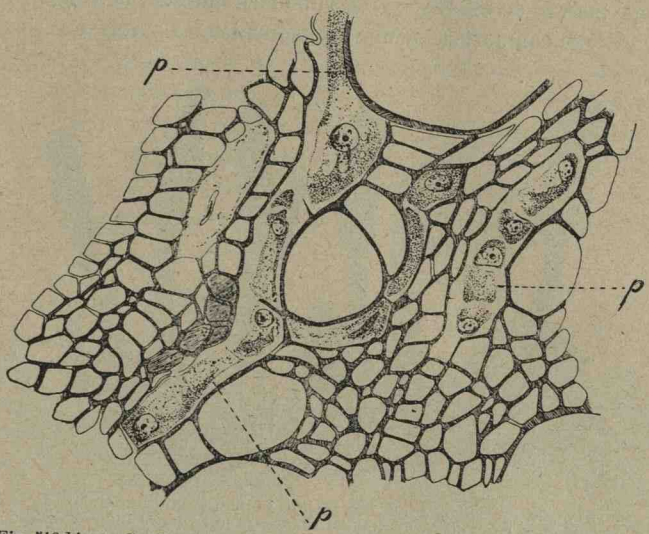


Fig. 549 *bis.* — Section à travers une racine envahie par le parasite *Brugmansia* sp.; on voit que le parasite qui a pénétré dans le bois, n'est plus représenté que par des filaments qui percent les cellules vivantes ou mortes (*p*).

l'absence de tubes criblés dans le suçoir indique l'absence de vrai parasitisme. Il semble que le Gui ne prend à son hôte que la sève brute, les sels en solution. Mais d'autres Loranthacées en perdant leurs limbes deviennent réellement parasites. Les semences du *Viscum album* ne germent qu'à la lumière; mais dès que le suçoir qui est formé ici par la base de la tige est constitué, la croissance ultérieure peut se faire dans l'obscurité. Ce suçoir arrivé au contact du bois cesse de s'allonger; par une zone d'allongement qui se déplace en concordance avec le cambium de l'hôte, cet organe semble s'enfoncer dans le bois alors qu'il ne fait que suivre sa croissance. Il se produit bientôt des ramifications du suçoir qui cheminent parallèlement à la surface de l'assise cambiale de l'hôte.

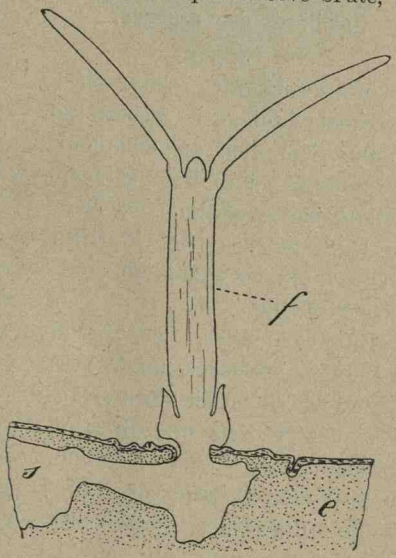


Fig. 550. — Plantule du *Viscum album* (1re année). *f*, hypocotyle; *s*, rhizome, suçoir; *e*, écorce de l'hôte.

De la face interne de ces espèces de rhizomes naissent des suçoirs secondaires qui se comportent comme le premier. Ces végétaux implantés

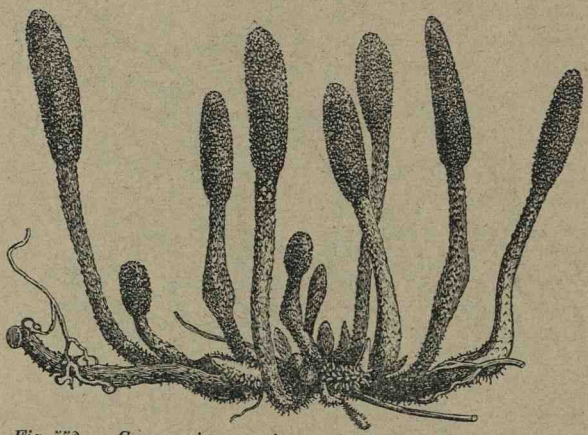


Fig. 552. — *Cynomorium coccineum*, implanté sur une racine de *Salsola* ; on voit à gauche les filaments avec leurs disques suçoirs. Plante méditerranéenne parasite sur les Salsolacées.

autour des branches peuvent se diriger dans tous les sens vu l'absence de géotropisme de leurs rameaux.

Equilibres des organes.

On a vu dans les paragraphes précédents dans quelle mesure les organes dépendent, soit dans leur morphologie, soit dans leur situation, des conditions extérieures telles qu'elles sont fournies par les multiples agents qui sollicitent la plante.

En particulier, le végétal oriente ses membres, tantôt vers la verticale, il est dit alors *orthotrope*, tantôt dans une direction perpendiculaire à cette direction, on le nomme *plagéotrope*. Lorsqu'il est orthotrope, l'organe est ordinairement construit sur le type radiaire : tige principale,

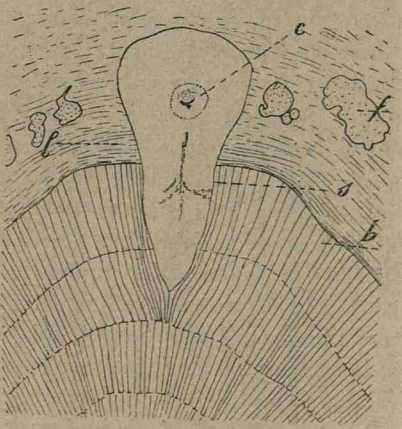


Fig. 553. — Section dans une tige attaquée par le gui (*Viscum album*). *b*, bois de l'hôte ; *c*, portion de rhizome cordon qui a produit un suçoir dont on voit (ligne foncée) les hydrocytes aller se raccorder au bois de l'hôte ; *l*, liber de l'hôte ; *f*, cordon du *Viscum* en section transversale.

racines. Cependant, on connaît beaucoup de tiges qui, tout en étant orthotropes, ont une structure bilatérale. Nous avons vu que cette structure est souvent dépendante de la lumière. Beaucoup de plantes des campos, et des landes ensoleillées ont cette disposition des tiges ailées (*Baccharis*, *Genista*, etc.). De même la situation plagéotrope ne détermine pas nécessairement une structure bilatérale comme celle des feuilles. Beaucoup de rhizomes qui croissent horizontalement ont néanmoins une structure radiaire. Cependant il arrive que dans cette situation

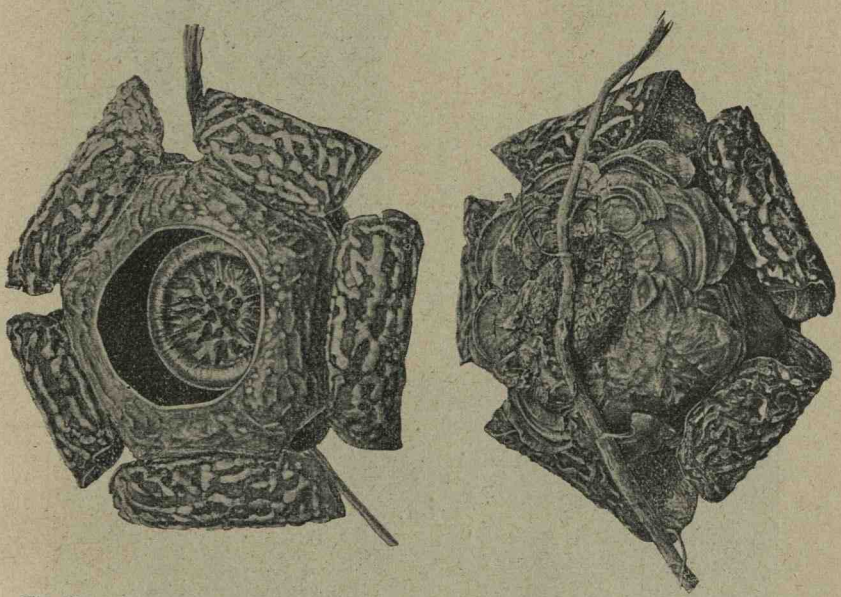


Fig. 551. — *Rafflesia Schadenbergiana*. Enorme Rafflésiacée qui hors de la racine de l'hôte a poussé son bourgeon floral qui s'est étalé à la lumière. Comparez avec *fig.* 549 qui représente un type moins massif. (D'après Hieronymus.)

les axes se développent différemment du côté supérieur que du côté inférieur. Ainsi des branches horizontales de beaucoup de nos arbres manifestent le phénomène appelé *hypo* et *épixylie* [1].

C'est tantôt le côté inférieur qui s'accroît plus fortement, tantôt le côté supérieur, ce qui détermine l'excentricité des couches ligneuses. Nous avons vu dans un exemple tiré de la croissance du tronc que cette excentricité peut être produite par des tractions ou des compressions.

Dans le Lierre (*Hedera Helix*) le côté éclairé ne produit pas de racines ; dans le *Caulerpa prolifera* les rhizoïdes naissent également du

[1] Précédemment : hypo et épinastie.

côté assombri. On peut, chez beaucoup de plantes, renverser à volonté l'ordonnance des appareils sur des axes dorsiventraux.

Dans l'obscurité, les tiges s'allongent beaucoup, s'étiolent, les feuilles restent rudimentaires. Si ce phénomène se prolonge, les axes ou les pétioles deviennent excessivement allongés. Ceci amène à la longue un épuisement des réserves; mais cette propriété permet aux plantes en-

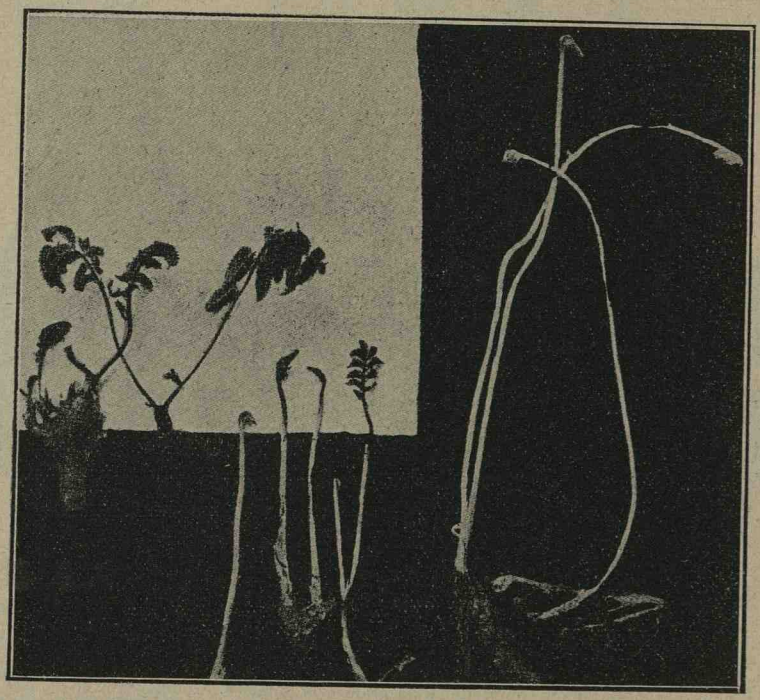


Fig. 555. — *Sanguisorba canadensis*, cultivés à diverses profondeurs et à l'obscurité. La partie souterraine du pétiole est dressée; la partie aérienne se courbe en dehors. A l'obscurité le limbe reste petit et infléchi sur le pétiole (photo ou mieux scotomorphose). Les longs pétioles produits à l'obscurité (étiolement) retombent dans tous les sens, mais leur limbe reste courbé vers la face interne du pétiole (autropisme). (D'après MASSART.)

fouies de sortir de la profondeur. Ainsi dans le *Cyclamen rotundifolium* nous avons vu parfois les pétioles sortir de terre d'une profondeur de plus d'un mètre alors que lorsque le tubercule est un peu au-dessous du sol ces pétioles ne dépassent guère 5 à 10 cm. La lumière agit ici comme inhibition. Grâce à cette propriété et au géotropisme négatif les feuilles des plantes souterraines sont amenées à la lumière. D'autre part, comme dans l'obscurité les limbes restent ordinairement courts et peu

développés, ils ne commencent à s'étaler que dans la lumière. Souvent les feuilles développées à l'obscurité ont leur limbe rudimentaire recourbé en crochet. Lorsque la jeune feuille naît sur le point végétatif elle est droite; nous avons vu comment, par un phénomène d'autonastie, c'est-à-dire d'inégale croissance sous la dépendance de causes internes les différentes parties se replient sur elles-mêmes ou comment le limbe

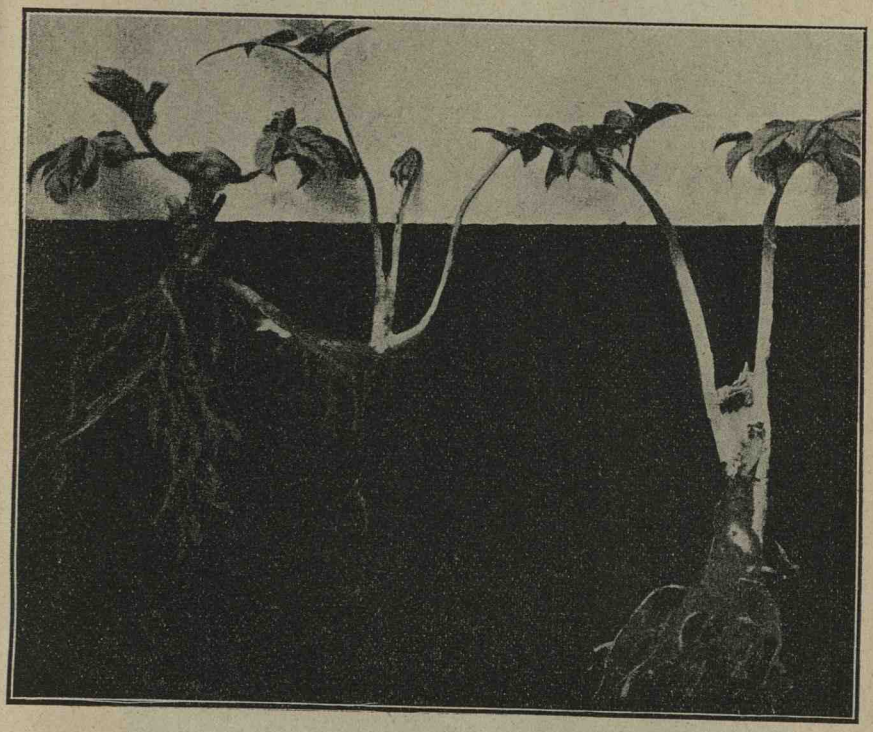


Fig. 556. — *Ægopodium Podragaria* cultivé à divers profondeurs. La partie enterrée du pétiole est dressée ; la partie aérienne se recourbe en dehors par exonastie.
(D'après MASSART.)

s'enroule en cornet, tantôt la face supérieure étant extérieure, tantôt le contraire. Plus tard, lorsque le pétiole apparaît, il se courbe vers le sommet de la tige par un phénomène appelé *endonastie*, ce qui constitue un appareil élastique au moyen duquel la feuille perce la terre pour sortir à la lumière. Dès que la feuille est éclairée elle se redresse. Très souvent même, après un séjour prolongé à l'obscurité, le limbe ne se relève pas. *(Ranunculus Ficaria, Sanguisorba canadensis, Pteridium aquilinum) (fig. 555)*. Beaucoup de feuilles ont ainsi leur limbe replié

sur la face supérieure de leur pétiole par hyponastie, c'est-à-dire par une courbure autonome effectuée au cours du développement par le pétiole. On connaît de nombreuses variantes d'autonasties. Les unes sont manifestées au cours de l'évolution ontogénique, les autres sont seulement

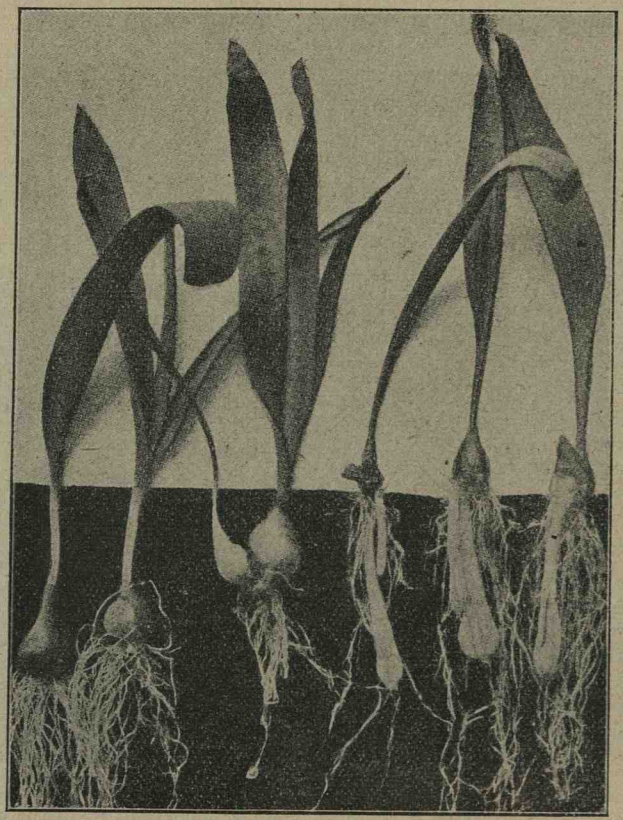


Fig. 557. — Tulipes cultivées à diverses profondeurs. La portion souterraine des feuilles est chlorotique, dressée, enroulée, étroite. La partie aérienne est verte, inclinée en dehors, plane, élargie. Les individus superficiels font un nouveau bulbe, qui est poussé vers le bas par son pédicule. (D'après MASSART.)

potentielles. La position horizontale de beaucoup de limbes de feuilles est due soit à un plagéo-géotropisme soit à un plagéo-héliotropisme. Parfois, lorsqu'on supprime ou égalise ces deux causes, la feuille se courbe d'une manière inattendue par épinastie. Ainsi dans les feuilles de *Coleus* qui, soustraits à l'action de la pesanteur par le clinostat, dans l'obscurité, se recourbent par une flexion de leur base dont la face

supérieure présente un accroissement accéléré : nous ignorons le plus souvent les constellations internes qui déterminent ces nasties variées selon les organes et selon les facteurs accessoires qui les modifient.

On a appelé *exonastie* le phénomène par lequel les feuilles s'écartent

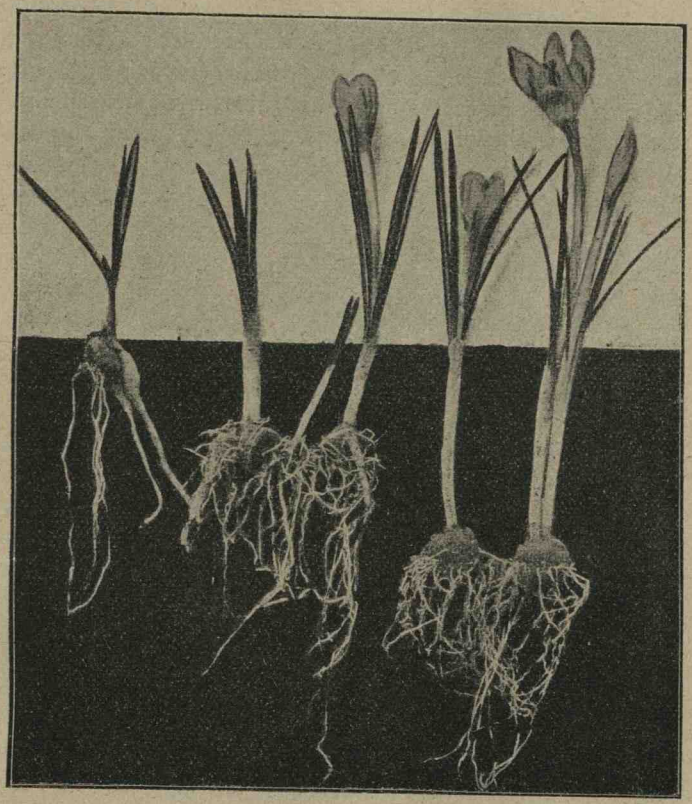


Fig. 558. — *Crocus* cultivés à diverses profondeurs. Le tubercule produit d'abord trois écailles engainantes — qui deviendront plus longues à l'obscurité qu'à la lumière — puis des feuilles. Les plantes mises trop haut produisent des racines épaisses, dont la contraction abaisse le tubercule. (D'après MASSART.)

les unes des autres lors de l'épanouissement des bourgeons ou de la sortie des bourgeons de terre dans le cas des plantes à tiges souterraines. Cette nastie est ici déterminée par la lumière; on a également reconnu que la présence de la chlorophylle crée le tonus nécessaire à cette nastie. Ainsi dans les types figurés *(Sanguisorba, Aegopodium) (fig. 555, 556)* il est peu probable que, en se recourbant, les feuilles

aient perdu leur géotropisme négatif. En effet, on a montré pour l'*Ornithogalum umbellatum* que l'exonastie est plus grande si on transporte cette plante sur le clinostat, où les actions du géotropisme s'équilibrant il n'y a pas d'inhibition au nastisme. Nous avons déjà cité un semblable compromis entre les racines secondaires et la racine principale.

Dans la vie ordinaire, le *Circæa intermedia* produit à la germination une pousse dressée orthotrope et des pousses latérales plagéotropes, dont les entre-nœuds sont allongés et qui se terminent par une espèce de tubercule en massue. La croissance de ces rhizomes s'arrête en automne; au printemps, les extrémités se dressent et produisent une pousse

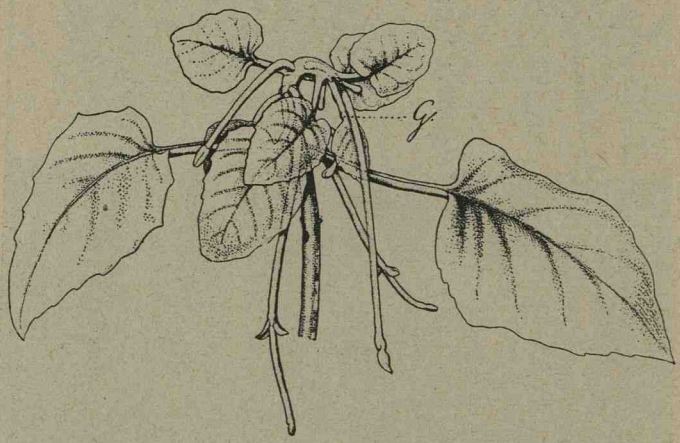


Fig. 559. — *Circæa intermedia.* — Bouture faite en octobre: les bourgeons inférieurs ont été enlevés, alors les pousses latérales supérieures et l'axe principal *G* sont devenus des stolons catagéotropiques.

(D'après Gœbel.)

aérienne. On peut ici, comme chez les Conifères déjà étudiés, induire une pousse qui serait devenue stolon à se développer en tige aérienne dressée simplement en enlevant la tige feuillée. Si on prend comme bouture le sommet d'une tige feuillée dressée en automne, on voit que son sommet se courbe et tend vers le sol, tandis que de l'aisselle des feuilles les bourgeons produisent, au lieu de ramifications normales, des pousses catagéotropiques qui iront s'enfouir dans la terre. Une expérience semblable est figurée p. 542 *(fig. 559)*.

Chaque plante établit ainsi un équilibre mutuel de ses divers organes, qui sont rarement en conflit de préséance.

Lorsqu'une plante à bulbe ou rhizome est mise à ras de terre, elle tend à se remettre au niveau normal.

Chez l'*Adoxa Moschatellina*, à la lumière, les premiers rhizomes

sont catagéotropes; dans la terre ils deviennent plagéotropes. Ceci amène la plante au niveau utile. Nous avons figuré les rhizomes descendants de plantes amenées près de la surface *(fig. 408, 409)*. Dans les *Crocus* le niveau est atteint par des racines charnues qui, en se contractant, attirent le tubercule dans la terre *(fig. 558)*. La Tulipe fait un nouveau bulbe qui est poussé vers le bas par son pédicule (v. *fig. 558)*.

Dans les phénomènes de régénération cités plus haut, nous assistons aussi à la disparition d'une inhibition corrélative *(fig. 417, 563)*. Les feuilles du *Torenia asiatica* qui, détachées de l'axe, poussent des bourgeons et des inflorescences nous montrent que, si dans l'état habituel ces appareils naissent en d'autres points *(fig. 561)*, c'est en vertu des dépendances mutuelles: inhibition en ce qui concerne le pouvoir prolifèrant des limbes à développement limité, lorsqu'ils sont attachés à l'axe, excitation à la floraison amenée avec l'âge vers le sommet de la plante où s'atténue l'activité végétative.

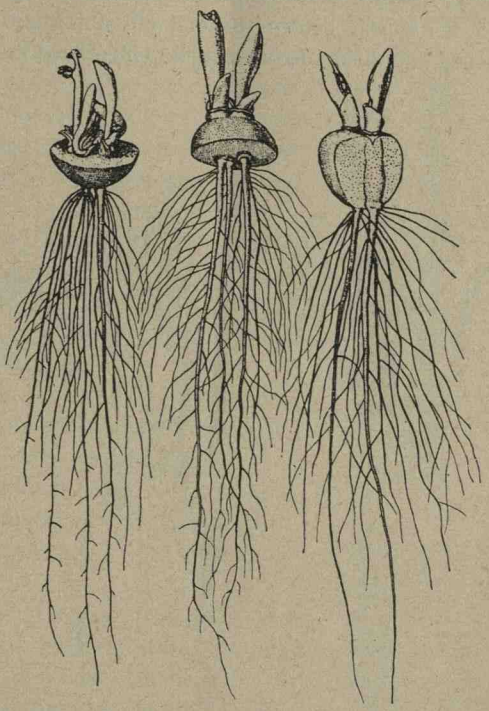


Fig. 560. — *Corydalis solida.* Polarité des tubercules: à gauche deux moitiés de tubercules, à gauche l'inférieure, à droite la supérieure; la première a produit des pousses sur sa face de section, tandis que sur cette face la seconde a donné naissance à des racines; ces productions adventives se font près du système conducteur. — A droite une section longitudinale; il s'est produit à l'extérieur du cylindre central un épaississement qui porte à sa base des racines. (D'après Gœbel.)

De même lorsque les branches des *Picea excelsa* ou des *Fagus* touchent terre et s'enracinent, leur extrémité mieux nourrie se relève et prend une direction anagéotropique. Plus encore, la portion de la branche qui va de l'arbre au point d'enracinement est mince, tandis qu'à partir de cette zone la branche s'épaissit fortement, forme un tronc épais qui, se relevant, simule un axe indépendant.

On voit un phénomène semblable se passer sur les branches de

l'*Abies pectinata* attaquées par une Urédinée; l'excitation produite par le champignon provoque une croissance activée, la branche s'épaissit, échappe à l'action inhibitoire du reste de la plante et prend comme dans le cas précédent un géotropisme négatif. On voit ainsi que l'accélération de croissance a déterminé un nouveau tonus géotropique *(fig. 443)*.

On appelle *polarité* un état physiologique qui fait qu'une plante présente une différence essentielle entre base et sommet. L'exemple le plus connu est celui des branches de *Salix*, qui, détachées, produisent, suspendues dans une atmosphère humide, des racines du côté morphologiquement basilaire et des bourgeons du côté morphologiquement supérieur. On n'a pu, jusqu'à présent, intervertir cette polarité. En renversant ces tiges on diminue seulement cette polarité, on ne la supprime pas.

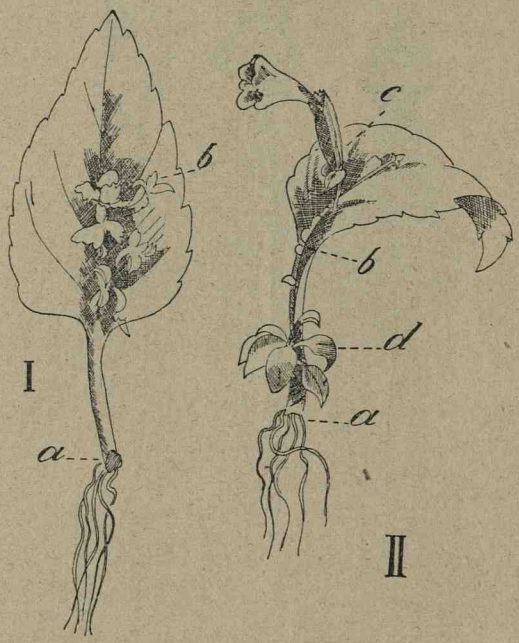


Fig. 561. — *Torenia asiatica*, feuilles détachées qui prolifèrent sur leur pétiole; *II*, fleur naissant en épiphylle. On voit la polarité se marquer par l'apparition des racines à la base. (D'après WINKLER.)

Tandis qu'il paraît que la polarité de quelques Siphonées et en particulier des *Bryopsis* peut être renversée, il semble certain que les *Caulerpa* conservent avec persistance leur polarité morphologique; même le mouvement du plasma a dans ces Siphonées une direction qui n'a pu être modifiée. Il y a donc dans les organismes des conditions de dépendance réciproque qui font que chaque organe, chaque partie d'organe est fonction de l'ensemble auquel il est attaché et que la valeur de cette fonction est variable.

L'intensité de croissance causée par la direction que prennent les sucs détermine souvent la prédominance des axes principaux sur les latéraux. Mais il est facile de montrer qu'on peut, par des moyens divers, modifier le tonus d'excitation ou d'inhibition. La suppression du som-

met fait disparaître la subordination d'une branche latérale; mais chez les *Circæa* il suffit d'assombrir la pousse terminale pour voir bientôt une pousse latérale se développer en axe anagéotropique; parfois un simple arrêt de croissance, dû à un pansement de plâtre qui emprisonne le sommet de la racine, suffit pour déterminer dans une racine secondaire un géotropisme positif.

Dans le *Phœnix dactylifera* (dattier) figuré page 229, la suppression du sommet a eu pour conséquence l'apparition d'un nouvel équilibre. Le tronc qui, habituellement, chez les Palmiers, ne se ramifie pas a poussé des branches qui se sont disposées en une couronne symétrique si vigoureuse, grâce à l'activité de leurs points végétatifs et de celle de leur photosynthèse, que l'ancien tronc, incapable de s'épaissir corrélativement (absence de structure secondaire) ne peut suffire à soutenir ce monstre; on voit qu'il a fallu l'étayer par un échafaudage.

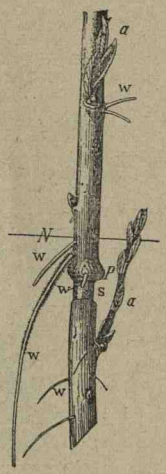


Fig. 562. — Bouture de saule (*Salix*), dans l'eau jusqu'à la ligne *N*; *w*, racines, *a*, pousses. Par l'annellation il s'est formé deux pôles; la portion au-dessus de l'annellation comprend au sommet le pôle cauligène, à la base le pôle rhizogène; il en est de même pour le segment au-dessous de l'annellation. On voit aussi sur cette figure le bourrelet de la sève descendante (*P*).
(D'après SACHS.)

Chez beaucoup de végétaux, les premières feuilles sont autrement construites ou disposées que les feuilles suivantes. Cela va même souvent si loin que les deux stades, le juvénile et l'adulte, ne se ressemblent guère. On voit ceci chez les Conifères *(Cryptomeria, Cypressus*, etc.), les *Eucalyptus*, les *Paulownia*, les *Juglans*, etc.

Les feuilles juvéniles des *Eucalyptus* sont sessiles et opposées, tandis que les feuilles tardives sont pétiolées alternes et à limbe disposé dans la verticale; chez les *Paulownia*, les jeunes feuilles sont dentées et portent des poils particuliers; celles du *Juglans* sont également à folioles dentées. Nous avons vu plus haut le Lierre avec ses deux phases. Par boutures on peut maintenir indéfiniment le stade juvénile des Conifères *(Cryptomeria elegans*, forme juvénile du *Cryptomeria japonica; Retinospora*, formes juvéniles des Cupressinées) qui prennent alors un aspect si étrange que les systématiciens ont de la peine à reconnaître les arbres adultes qui ont conservé ce caractère juvénile.

Si l'on vient à rabattre un arbre on favorise l'éclosion des pousses adventives qui le plus souvent portent des feuilles juvéniles. Cet ensemble de faits nous avertit combien il faut être prudent en abordant l'étude des causes qui déterminent la morphologie végétale, tant des causes externes que des causes internes pouvant créer ou modifier un tonus.

Parmi les morphoses sous la dépendance de causes internes de corrélations, aucunes ne sont plus captivantes que celles qui accompagnent les phénomènes de la reproduction dont on va s'occuper dans les chapitres suivants.

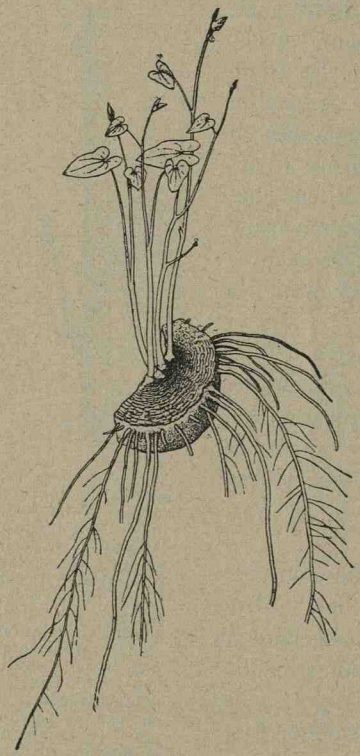


Fig. 363. — *Dioscorea sinuata.* Polarité. — Section faite dans un tubercule ; les nouvelles pousses se sont formées sur le bord interne, les racines sur le bord externe. (D'après GŒBEL.)

Parmi les phénomènes naturels qui dépendent le plus clairement d'équilibres il faut citer ceux qu'on range dans la *périodicité.*

Nous avons déjà vu à plusieurs reprises (p. 403) que la succession des phases d'un végétal, le cycle individuel de la germination à la dissémination, n'est pas absolument imposé. On peut, par l'intervention de facteurs hors de saison ou par des traumatismes, interrompre l'ordre habituel. La *feuillaison*, floraison et *défeuillaison* sont dans les contrées à saisons marquées souvent réalisées à des époques déterminées. Mais on a vu que le repos hivernal peut être raccourci (p. 393). Il l'est d'ailleurs dans la nature même, selon les circonstances (v. *Phénologie).*

Dans nos squares (Genève) les Platanes éclairés la nuit par des puissantes lampes à arc continuent ordinairement leur végétation jusqu'à la fin décembre dans la portion de l'arbre éclairée. De même par l'éclairage artificiel on arrive à prolonger la végétation des *Fagus sylvatica* (Hêtre). Les Cerisiers transportés sous les Tropiques ont parfois perdu leur périodicité et sont devenus « sempervirens ». Ainsi les Peupliers dans le Midi. Mais chez presque tous, si on peut modifier le rythme on n'arrive pas à le supprimer. Nos arbres à feuilles caduques dans l'hémisphère sud (Argentine) restent de leur type mais, avec les saisons inversées, se conforment aux saisons ; de même les arbres de l'hémisphère austral transportés à Madère ou Lisbonne fleurissent à la saison qui

correspond par le climat à celle de leur patrie. Le rythme est donné par le jeu naturel des phénomènes et leur succession (v. p. 392). Il est comparable à une réaction inhibée par l'accumulation des produits de la réaction. Il y a donc à la périodicité des causes internes et des causes externes. Chaque périodicité dépend aussi de la nature propre du végétal considéré (spécificité).

CHAPITRE VIII

REPRODUCTION

La condition essentielle de la permanence de la vie, c'est la *reproduction*. Chez les êtres supérieurs cette phase de la vie est limitée à une certaine période et à un seul procès physiologique, la *fécondation*. Mais, à côté de ce mode particulier de la reproduction, il existe, dans le règne végétal, un grand nombre de modes de multiplication dont la signification biologique et physiologique est variée.

Multiplication par division.

Chez les *unicellulaires* ce mode de multiplication par division est souvent exclusif.

Ainsi dans les Bactéries où la cellule après s'être allongée semble se fractionner comme si le bâtonnet se brisait en deux morceaux. Cette multiplication pouvant se répéter toutes les demi-heures, on conçoit combien peut être active l'augmentation en nombre dans ces êtres inférieurs (v. *fig.*

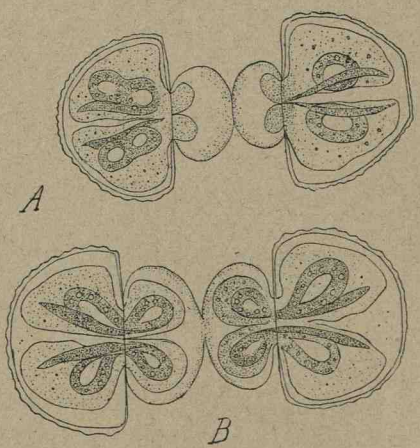


Fig. 564. — *Cosmarium Botrytis*. Division cellulaire. (D'après De Bary.)

C'est également le mode de multiplication de beaucoup de végétaux inférieurs aquatiques : les Desmidiées et les Conjuguées en général, les Diatomacées, beaucoup de Chlorophycées filamenteuses (*Hormococcus*, *Bumilleria*, etc.). Mais chez toutes ces dernières plantes le phénomène se complique; ce n'est pas à proprement parler d'une scissiparité qu'il s'agit, c'est en réalité la disparition de l'ancienne cellule qui est

remplacée par deux descendants; ceux-ci n'ont pu naître qu'après division du noyau par caryocinèse (Diatomées, Conjuguées), après la répartition de la masse protoplasmique et la division des chromatophores. Une partie de la membrane doit naître de nouveau. Dans les *Cosmarium (fig. 564)*, après que le noyau s'est divisé, le protoplasme

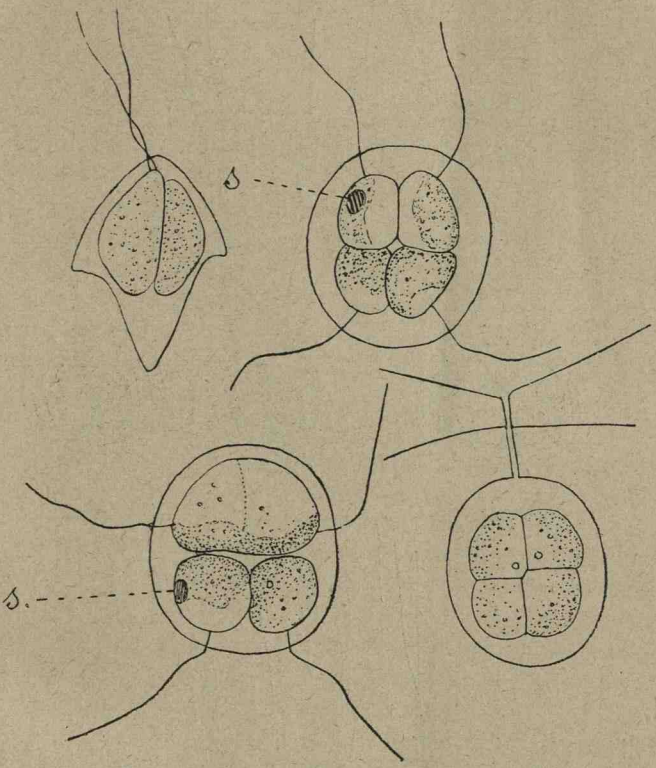


Fig. 563. — *Brachiomonas submarina* (Volvocinée). *A*, individu en voie de division, les deux cils attachés à l'une des moitiés protoplasmiques; *B-D. Eudorina elegans; B*, cellules en voie de division, *s*, stigma; les cils sont régulièrement répartis; *C*, phase moins avancée; *D*, division d'une cellule pendant que les cils sont encore actifs.

a fait hernie; dans l'anastomose une ligne de séparation est apparue; puis chaque rudiment s'est accru pour reconstituer la cellule. On voit bien, dans ce cas, que la division de la cellule n'est pas qu'une simple fragmentation. Dans le phénomène de la multiplication il s'agit, en premier lieu, de distribuer aux deux descendants ce qui constitue l'être en puissance, les éléments déterminants. Ceux-ci étant dans les nouvelles cellules, noyaux, chromatophores, microsomes plasmiques, elles peuvent,

à la façon d'un cristal blessé, régénérer leur forme définitive. Cela es tout évident chez les Diatomacées.

Enfin, lorsqu'il s'agit de la division d'une Algue unicellulaire ciliée il y a caryocinèse du noyau, division du chromatophore, tandis que l

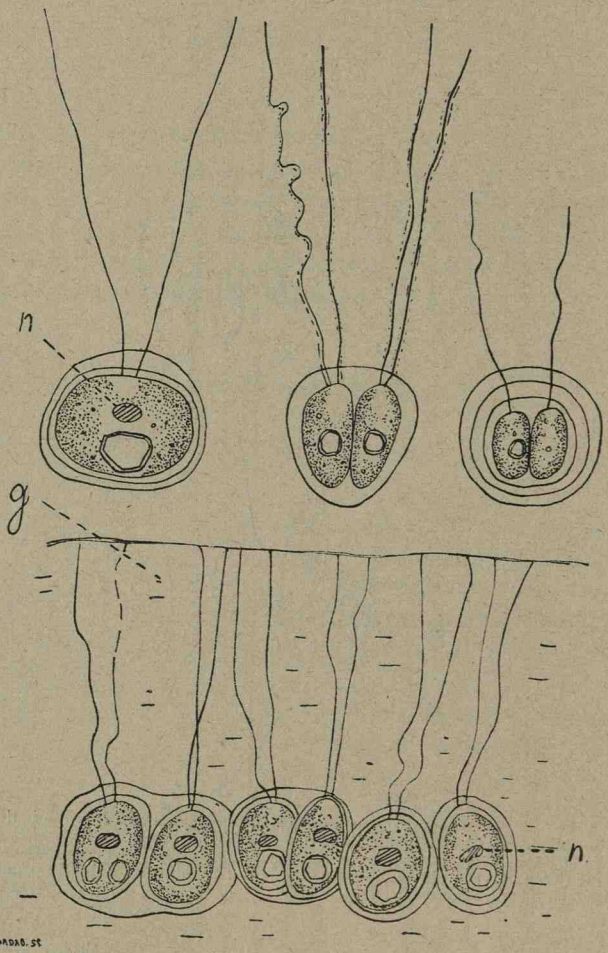


Fig. 566. — Division dans une Algue Volvocinée *Tetraspora gelatinosa* divers états de division *A-B-C; Stapfia cylindrica.*

plus souvent le pyrénoïde, dans l'une des moitiés, naît de nouveau. Il en est de même de ce point auquel on attribue une fonction visuelle, le *stigma*, qui se reforme dans l'une des moitiés, tandis qu'il persiste dans l'autre. Parfois, l'un des cils est dévolu à l'une des moitiés, et il faut

qu'un nouveau cil sorte régénéré dans l'autre moitié *(fig. 565)*. Ces exemples nous montrent que dans l'état définitif on trouve manifestés des organes dont la raison d'être n'est pas en eux-mêmes mais dans la mosaïque, ou combinaison, des parties essentielles, noyau, plasma, plastides *(fig. 564-565)*.

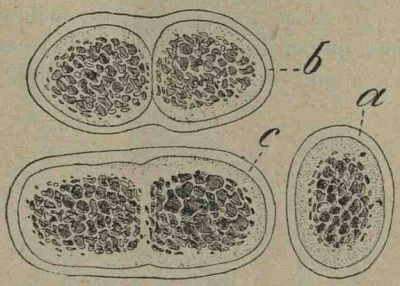


Fig. 567. — *Chroococcus turgidus*; *a*, cellule isolée entourée par une membrane un peu gélifiée; au centre une vacuolisation alvéolaire (corps central) dans laquelle s'accumulent des réserves (amidon soluble-glycogène). C'est ce corps qui a parfois été considéré comme noyau; *b*, cellule divisée; *c*, la cellule s'est allongée, de la périphérie à l'équateur a pénétré un plasma homogène qui est le premier indice du cloisonnement; plus tard, de la membrane partira un diaphragme qui découpera cette cloison de plasma homogène.

Par analogie, lorsque par exemple dans la multiplication d'une Chroococcacée *(Chroococcus turgidus) (fig. 567)* on ne peut constater de caryocinèse ou une répartition consistant essentiellement en un réarrangement de la mosaïque essentielle, il n'y a pas lieu de douter que dans leur division il ne s'agisse également d'un phénomène compliqué, d'une division indirecte. Il est très probable que la nucléine est diffuse dans le plasma et que préalablement à la segmentation elle est également distribuée. Sans nul doute il en est de même dans les Schizomycètes (Bactéries) quand même on n'a pu jusqu'à présent constater d'une manière certaine comment se fait cette division indirecte. Pas plus ici que dans toute division cellulaire, il ne peut s'agir de scissiparité, de véritable fragmentation. Cette dernière ne peut exister que dans les organismes pluricellulaires.

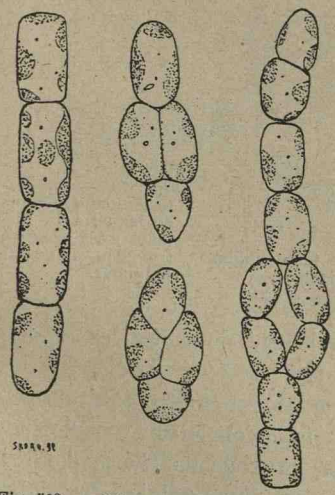


Fig. 568. — Désarticulation d'un filament de *Bumilleria sicula* (Conferroïdée), désarticulation des cellules.

Aussi lorsque dans un filament bactérien il y a désarticulation, celle-ci ne consiste qu'en un décollement de cellules ou de complexes de cellules *(fig. 568)*. Cette désarticulation s'observe souvent chez les Algues filamenteuses (Zygnémacées, *Hormidium*) *(fig. 568, 569)*. Il ne s'agit ici que d'une libération d'individus qui étaient précédemment unis en

une colonie. Chez ces plantes où il n'y a le plus souvent aucune différenciation en sommet et en base, la désarticulation va jusqu'à la cellule unique isolée.

De même, lorsque dans une colonie de Protococcacées chaque cellule peut quitter la colonie et recommencer un nouveau développement, il n'y a que désarticulation de germes provisoirement réunis *(fig. 571)*.

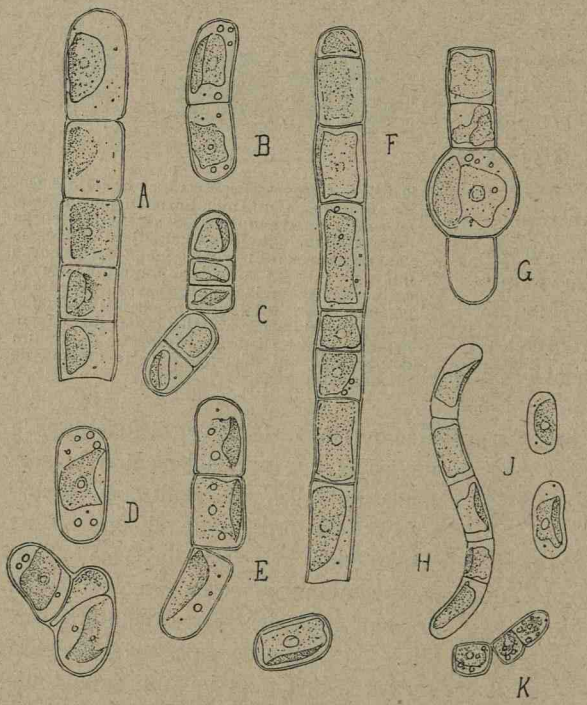


Fig. 569. — *Hormococcus flaccidus; A-K*, divers stades filamenteux. plus ou moins en désarticulation; *s*, cellules isolées.

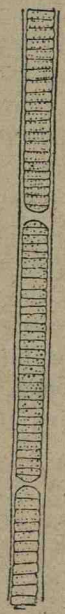


Fig. 570. — Oscillatoriée, dans la gaine de laquelle le filament s'est brisé en tronçons d'inégale longueur.

Cette pulvérisation du thalle jusqu'à l'isolement de toutes les cellules n'est cependant pas générale chez les plantes inférieures. Déjà chez les *Oscillatoria*, dont cependant les cellules paraissent toutes équivalentes, la multiplication, en nature, n'atteint, autant qu'on le sait, jamais jusqu'à la cellule isolée. Le filament se divise en tronçons *(hormogonies)* inégaux qui sont désarticulés par le collapsus d'une cellule intercalaire *(fig. 570)*. La raison n'en peut être cherchée dans le fait que chacune des cellules ne contiendrait pas la mosaïque élémentaire, puisque chaque cellule peut se subdiviser et devenir ainsi l'ancêtre d'une nouvelle hormogonie. Il ne peut s'agir ici que de la nécessité, pour cette plante, lorsque

dans une seule cellule ne se sont pas accumulées les réserves nécessaires, de partir avec un capital d'entretien suffisant.

On sait que les Lichens sont des associations de végétaux incolores filamenteux, les Champignons-Lichens, et de cellules chlorophylliennes appartenant tantôt aux Algues vertes, tantôt aux Schizophycées (Algues bleues). A côté d'une multiplication par spores dont il sera parlé plus loin et qui est la même que pour les Champignons Ascomycètes, il y a une multiplication par des espèces de boutures ou bourgeons. Mais tandis qu'avec le premier mode, l'élément incolore de cette association seul est reproduit et que, autant qu'on le sait, seul il est incapable d'un développement prolongé s'il ne vient pas à rencontrer accidentellement la cellule verte nécessaire et qu'on appelle *gonidie (fig. 572)*, les corpuscules qui résultent d'une espèce de désagrégation du thalle qui devient pulvérulent,

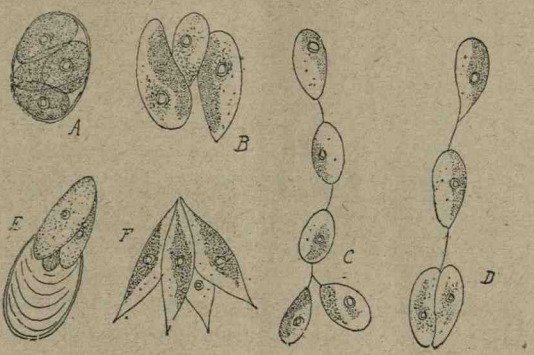


Fig. 571. — Colonies de Protococcacées dont chaque cellule est susceptible de désarticulation : *Scenedesmus acutus.*

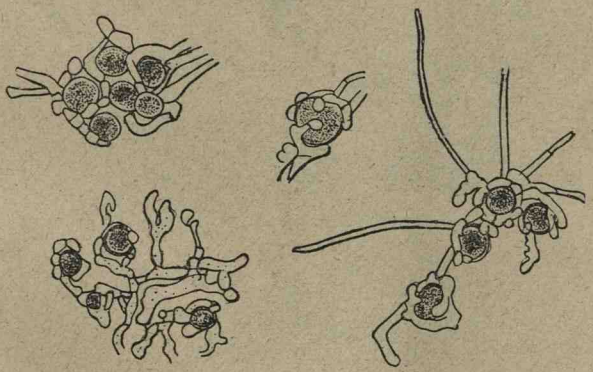


Fig. 572. — Sorédies de Lichen, poudre vert-de-gris qu'on trouve crevant souvent la peau du lichen et constituées par l'association de quelques filaments du Champignon-Lichen et de quelques Algues-gonidies (dessinées en foncé).

ces corpuscules contiennent les deux éléments nécessaires au développement du Lichen.

Chez ces Lichens la désagrégation du thalle est très commune.

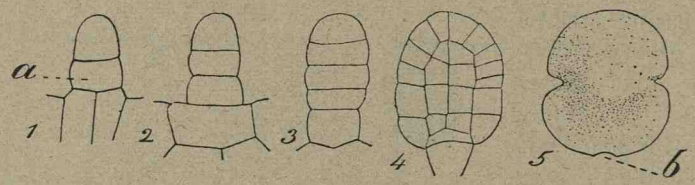


Fig. 573. — Origine des propagules dans les *Marchantia polymorpha*. Ce sont des poils modifiés sur lesquels on peut bien constater l'application de la règle du cloisonnement (v. p. 150, 151); 5, propagule en forme de lentille à un grossissement beaucoup plus faible que les *fig. 1-4;* en *b*, le point d'attache qui correspondait à la cellule *a*, de la *fig. 1.* (CAMPBELL.)

Presque chaque espèce de Lichen foliacé peut se résoudre en petits granules. Il est vrai que la formation de ces propagules qu'on appelle *sorédies* est préparée par un procédé particulier. Ces quelques filaments du



Fig. 574. — Régénération des Fougères par bulbilles.
(D'après v. WETTSTEIN.)

Lichen contiennent donc en puissance tous les caractères du Lichen adulte, dont les caractères, néanmoins, pour être manifestés, nécessitent l'excitation, la présence de l'Algue ou de la Cyanophycée emprisonnée *(fig. 572).*

Dans les *propagules* de Bryophytes (Mousses et Hépatiques) nous avons aussi des appareils de multiplication qui ne peuvent être considérés comme un simple fractionnement du végétal, car leur formation est initiée par un phénomène de croissance qui est particulier. Parfois même se forment des appareils spéciaux nommés conceptales dans lesquels ces propagules naissent et se développent *(fig. 573)*.

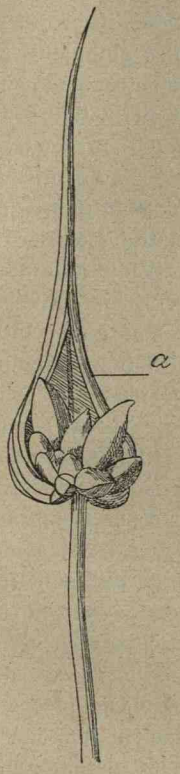


Fig. 575. — Allium vineale, Bulbilles (bourgeons à feuilles renflées) remplaçant les fleurs; *a*, bractée, feuille engainante de l'inflorescence (spathe).

Chez les Ptéridophytes et les Spermaphytes la multiplication végétative se fait par des *bulbilles*, sortes de bourgeons à feuilles imbriquées autour d'un axe plus ou moins renflé et contenant l'un ou l'autre des réserves abondantes.

Ces bulbilles naissent tantôt à l'aisselle des feuilles aux dépens du bourgeon axillaire *(Ficaria)*, tantôt ils remplacent les fleurs dans l'inflorescence du *Poa bulbosa* ou de l'*Allium vineale (fig. 575)*, du *Polygonum viviparum*, etc. Souvent ce sont des bourgeons formés à l'aisselle des feuilles charnues des bulbes de Monocotylédonées *(fig. 412)*. Enfin sur les feuilles elles-mêmes (Fougères, *Asplenium bulbiferum*, *Cardamine pratensis) (fig. 574)*.

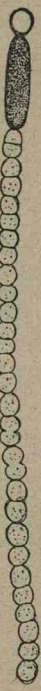


Fig. 576. — Cylindrospermum macrospermum. Arthrospore, pénultième cellule d'un filament toruleux.

Ce sont là des formations adventives qui procèdent tantôt de la marge de la fronde, tantôt même du sommet de cette dernière. Elles nous permettent de montrer que malgré sa spécialisation la feuille n'a pas perdu son pouvoir de prolifération et que l'ensemble peut sortir des cellules superficielles (épidermiques) après même qu'elles ont servi à d'autres fonctions.

Chez d'autres, la plante se désarticule, les rameaux se détachent et vont prendre racine plus loin (rameau des *Mamillaria*, rosettes des *Sempervivum*, etc., etc.). Beaucoup de plantes aquatiques détachent des branches de leur point d'insertion; ceci a lieu parce que des animaux

ont rongé leur base, tantôt parce que la pourriture a ramolli l'axe du rameau au point d'attache avec la tige plus ou moins desséchée à la fin de la période de végétation *(Ceratophyllum, Potamogeton, Utricularia)*.

Dans le *Potamogeton pectinatus* ce sont les troisième et quatrième entrenœuds d'une génération qui se renflent en tubercules globuleux au sommet desquels les entrenœuds suivants, qui deviendront la tige dressée, restent à l'état de bourgeons.

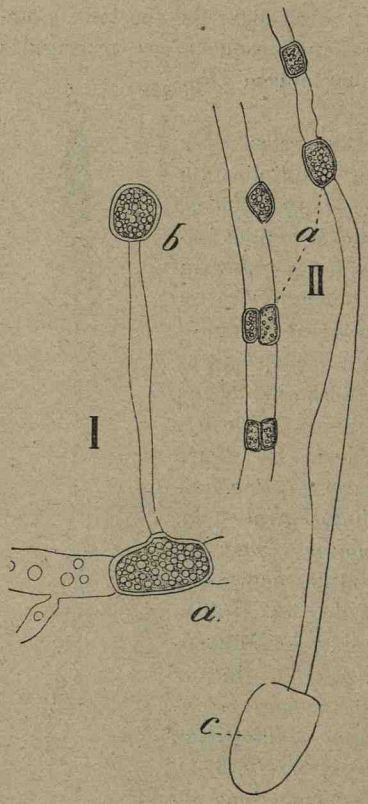


Fig. 577. — *Mucor racemosus*. Formation des chlamydospores. Sur le parcours des filaments normalement non cloisonnés le plasma s'est accumulé. Tout autour une membrane ferme apparait qui isole les chlamydospores. Le reste du filament se détruisant, ces *gemmes* s'isolent. I, *a*. chlamydospores sur le parcours du filament, *b*, au bout d'une ramification. II, id. *a*, chlamydospores, *c*, sporange.

A cette catégorie d'appareils de multiplication qui ne sont guère que des appareils végétatifs modifiés et remplis de réserves, il faut adjoindre les *arthrospores* des Schizophycées-Nostocacées qui ne sont autre chose que des cellules qui sur le parcours du filament *(Nostoc)* ou en un point déterminé, c'est-à-dire sous la cellule terminale, se renflent, accumulant en elles de la nucléine et finissent par s'entourer d'une membrane solide (v. *fig. 576)*; les *chlamydospores* des Champignons sont ou des cellules du même type que les arthrospores des Schizophytes, ou comme chez les Mucoracées, des concentrations protoplasmiques sur le parcours du filament siphoné et autour desquelles s'est dessinée une membrane ferme, tandis que des deux côtés le filament s'appauvrissait (v. *fig. 577*) ; les *hypnospores* et *hypnocystes* des Algues *(fig. 578)* se forment par un procédé analogue. Dans les hypnospores on a une contraction du plasma à l'intérieur d'une cellule tandis qu'autour de celui-ci se constitue une membrane épaissie; les hypnocystes sont simplement des cellules qui fonctionnent comme arthrospores.

Sur le parcours d'une chaîne de Nostocacée, certaines cellules grossissent ; des réserves tant hydrocarbonées qu'albumineuses s'y accu-

mulent, tandis que les cellules voisines s'appauvrissent; finalement cette cellule particulière se désarticule *(fig. 576)*. Dans les Algues-Chétopho-

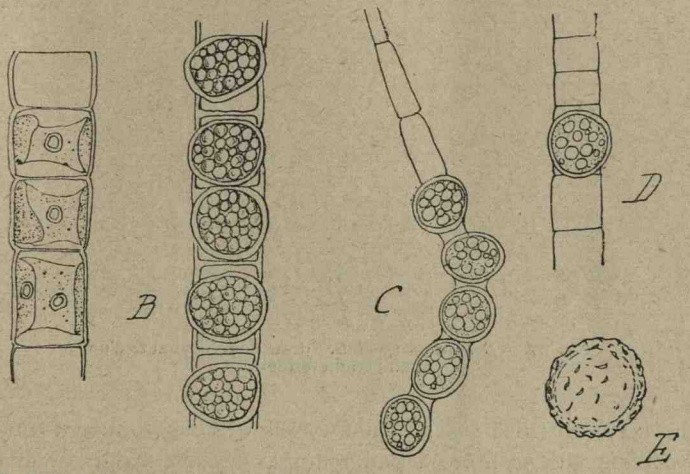


Fig. 578. — Hypnospores, c'est-à-dire cellules gorgées de nourritures (réserves) qui en se libérant seront le point de départ d'une nouvelle génération. *A. Ulothrix* sp., filament normal; *B* production d'hypnospores; *C* et *D*, hypnocystes de l'Algue *Stigeoclonium*; *E*, hypnocystes de l'*Apiocystis* (Palmellacée). (En partie d'après Gay.)

racées, sur le parcours du filament, certaines cellules épaississent leurs membranes et se comportent de même *(Draparnaldia, Stigeoclonium) (fig. 578)*.

Multiplication par bourgeonnement.

Le bourgeonnement cellulaire est encore un mode de dissémination; il a été étudié en ce qui concerne les levures; un grand nombre de Champignons peuvent, lorsque les conditions sont favorables dans des milieux nutritifs peu aérés, passer par cet état et se multiplier abondamment (*Dematium*, Ustilaginées) *(fig. 580)*.

Il consiste essentiellement en une prolifération de la cellule par laquelle une portion de la membrane est poussée en hernie. Plus tard il se fait au niveau inférieur de cette dernière une séparation.

Dans les *conidies* nous avons un bourgeonnement spécialisé et varié selon chaque genre ou chaque espèce de Champignon *(fig. 581)*.

Mais ici la cellule issue de ce bourgeonnement ne reproduit pas généralement un nouveau bourgeon; elle est bientôt désarticulée. C'est

le filament qui, au même point, continue ce même bourgeonnement. C'est le cas ordinaire du développement basipète. Mais dans le *Cladosporium herbarum* (Champignon) le conidiophore cesse de s'allonger dès que la

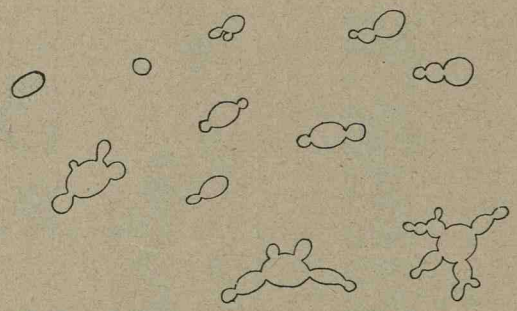


Fig. 579. — *Dematium Chodati.* Forme bourgeonnante d'un Champignon ferment.

conidie a été articulée à son sommet. Celle-ci bourgeonne en une nouvelle conidie qui prolifère à son tour; le développement est donc ici basifuge. Ces conidies sont le plus souvent formées sur des supports

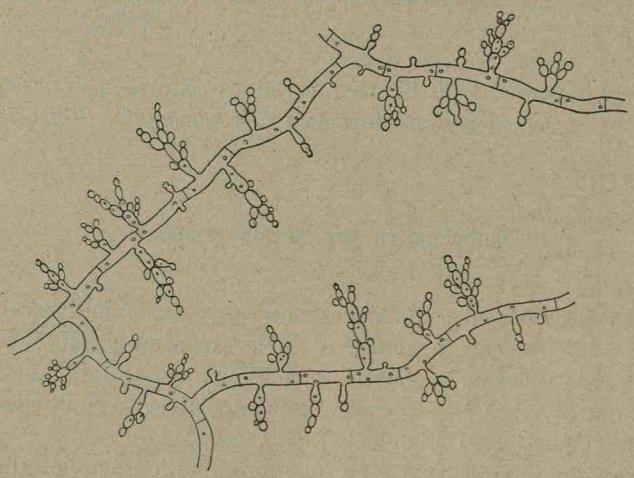


Fig. 580. — *Dematium Chodati.* Filament qui porte des rameaux courts terminés par des conidies.

spécialisés; si ce n'est pas le cas on les nomme *oïdium*, le plus souvent le conidiophore se dresse au-dessus du substratum qui sert de nourriture au champignon et porte un grand nombre de bourgeons qui se désar-

ticulent avec facilité et qui, emportés par les courants d'air, sont remplacés par d'autres issus d'un bourgeonnement continu du sommet du conidiophore *(fig. 581, fig. 536)*.

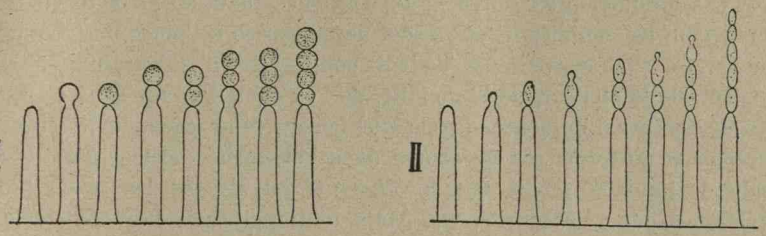


Fig. 581. — Formation des conidies dans les Champignons I, du type *Penicillum;* le sommet du filament bourgeonne ; le bourgeon isolé est la conidie. Ceci se répétant il y a formation de chaînettes de conidies· II, du type *Cladosporium*. (Zopf.)

Chacun de ces modes de multiplication est déterminé, en partie, par les conditions extérieures. Ainsi la désarticulation des *Hormococcus* est favorisée par les milieux liquides; celle des Zygnémacées se fait lorsque

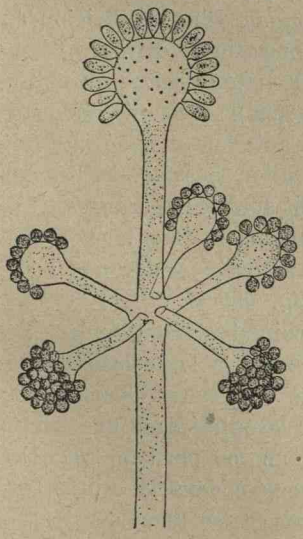


Fig. 583. — Mucorinée à conidies. Espèce de *Cuninghamella.* Le conidiophore porte des ramifications verticillées et terminées en tête renflée hors desquelles bourgeonnent les conidies. (Dessin de A. Lendner.)

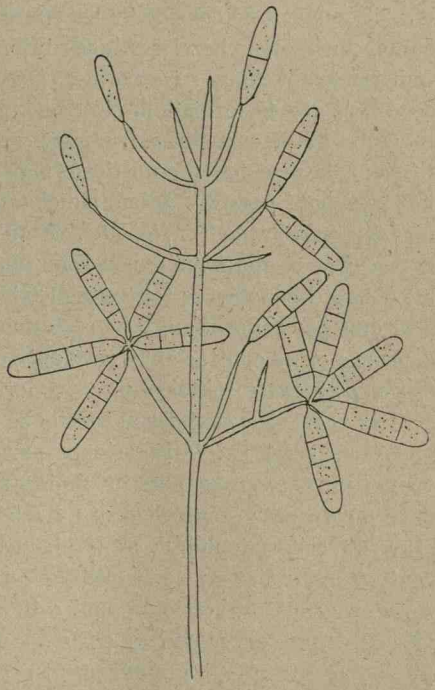


Fig. 584. — Conidiophore d'un *Hyphomyces* sp., petite moisissure; les conidies se cloisonnent et deviennent pluricellulaires.

les filaments ont atteint une certaine longueur, ou pendant une insolation très vive. Le bourgeonnement des Champignons à l'état de levure s'obtient par l'anaérobiose partielle. L'humidité et la diminution favorisent la production des sorédies des Lichens. Quant aux conditions qui concernent les conidies, elles varient d'une espèce à l'autre de Champignons. Ce sont souvent des actions combinées du substratum, de la lumière, de la chaleur, de l'humidité, de l'oxygène. Il faut dans chaque cas déterminer l'influence de chaque facteur. Par exemple le *Mucor racemosus* ne forme pas de spores dans l'obscurité (Mucorinées) sur matières liquides, tandis que le *Thamnidium elegans* les produit de préférence dans l'obscurité, etc. Mais tout ceci varie beaucoup selon l'état de nutrition du végétal en culture.

Multiplication par spores et zoospores.

On ne sait s'il faut considérer les spores comme zoospores modifiées ou s'il convient de considérer les spores comme une formation indépendante. Au moins chez les Algues inférieures on peut saisir le lien qui unit ces productions : *zoospores*, *spores*, *autospores*. La caractéristique de cette sorte de formation, c'est que, quoique au début, la division du noyau et du plasma soit suivie par un cloisonnement, ce dernier n'aboutit pas à la production d'un tissu, mais que les parois issues du phragmoplaste sont fugaces; autour de chaque plasma se forme *de novo* une nouvelle membrane (v. *fig. 58)*, ce qu'on a autrefois nommé *multiplication libre* et que nous appellerons multiplication *sporangiale*. Les cellules dans lesquelles se fait cette division sont appelées *sporanges*. Il se peut que, par rénovation, il ne se forme qu'une spore dans le sporange; le plasma en se contractant s'enveloppe d'une nouvelle membrane *(monospore, diplospore, tétraspore, pléospore) (fig. 590 et 58)*.

Les zoospores sont des appareils de dissémination primitifs dans lesquels on distingue : 1° l'enveloppe parfois réduite à l'ectoplasma (zoospores nues) souvent plus ou moins gélifiée (zoospores chlamydées); 2° le noyau situé généralement au centre de la cellule dans une échancrure du chromatophore ; 3° le plasma ; 4° une ou plusieurs vacuoles contractiles à l'avant de la cellule ou dispersées dans la cellule; ces dernières sont des vésicules qui, alternativement, se remplissent et se vident; 5° un ou plusieurs chromatophores munis d'un ou plusieurs pyrénoïdes; 6° un cil, prolongement protoplasmique *(Botrydium*, Myxomycètes); deux cils (beaucoup de Chlorophycées(*(fig. 586)*; quatre cils *(Carteria, Ulothrix) (fig. 585)*; une couronne de cils au-dessous

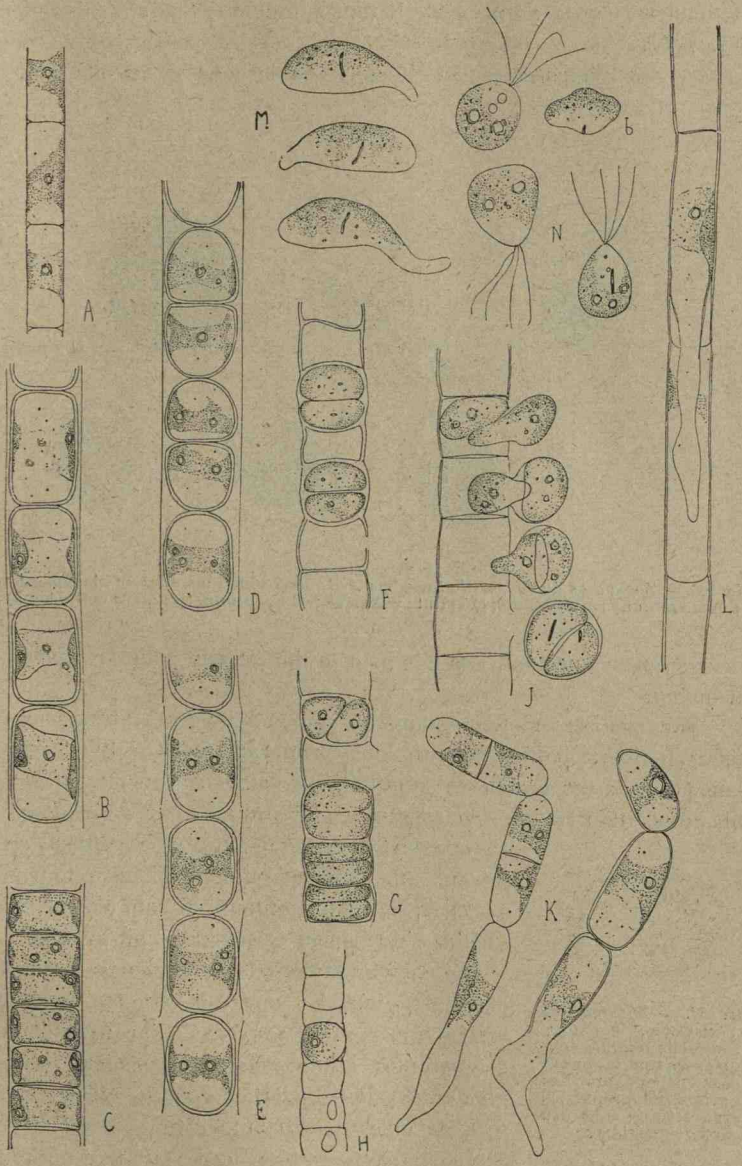


Fig. 585. — *Ulothrix zonata*. *A*, filament mince à cellules allongées; *B*, gros filament passant au stade *Hormospora* par gélification des cloisons; *C*, filament normal; *D-E*, stades à parois gélifiées préparant à la désarticulation; *F*, filament dont les cellules produisent chacune deux zoospores, la plupart des cellules sont déjà vidées; *G*, id.: *H*, filament dont les cellules émettent une zoospore. on voit en bas l'orifice par lequel la zoospore est sortie; *I*, stades successifs dans l'émission de la vésicule renfermant deux zoospores, on voit cette vésicule poussée à travers l'orifice, devant la cellule inférieure, les deux zoospores encore enfermées dans la vésicule; *N*, zoospores. *b*, en section optique; le trait noir est le stigma; *K*, jeune filament en désarticulation; *L*, filament; *M*, germination de la zoospore.

du sommet *(Oedogonium;* des cils tout autour de la cellule *(Vaucheria) (fig. 587).*

Chez les Flagellées et les Phéophycées en général, les cils sont dis-

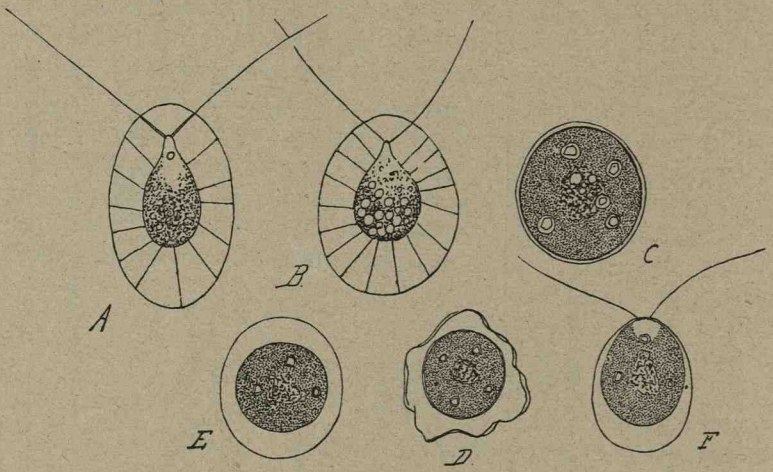


Fig. 586. — Zoospores du *Sphœrella lacustris. A-B,* deux individus dont le plasma est réuni à la membrane par des filets; *C,* cellule enkystée ; *E-E,* germination de la cellule enkystée.

posés asymétriquement. Les cils sont ordinairement sous la dépendance du noyau.

Ces zoospores naissent comme les spores dans des sporanges et sont mises en liberté par la rupture de la membrane de la cellule mère. La translation de ces zoospores se fait très certainement au moyen des cils qui, ainsi qu'on a pu s'en assurer en diminuant leur activité par un abaissement de la température, se meuvent en décrivant une spirale qui tend à faire tourner le corps de la cellule autour de son axe et comme l'hélice d'un bateau à vapeur le fait avancer.

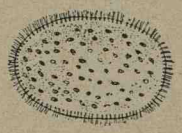


Fig. 587. — Zoospore de *Vaucheria;* de nombreux cils géminés sont disposés tout autour et sont dépendants des noyaux nombreux; les granulations sont des chromo-plastides.

Le chemin parcouru par ces corps mobiles varie de 0,05 mm. à 1 mm. à la seconde. Leur mouvement apparent est souvent de l'ordre de l'aiguille des minutes d'une montre. Cependant, dans ce mouvement de translation les plus agiles couvrent à la seconde une distance égale à deux ou trois fois le diamètre de leur corps, alors qu'un homme au pas ne fait dans le même temps que la moitié de sa longueur. Dans ces conditions, on conçoit qu'à notre point de vue leurs migrations sont excessivement lentes.

On peut par l'augmentation de la concentration du milieu de culture

empêcher la sortie de ces zoospores hors du sporange ; dans la cellule mère où elles se forment elles deviennent alors des spores *(Ulothrix)* et sont le point de départ de la nouvelle plante. Ainsi dans les *Chlorosphœra*, les *Pediastrum*, etc. Chez beaucoup de Protococcacées, plantes unicellulaires dont la cellule n'est plus sphérique, mais est différenciée et de forme variable, non seulement il n'y a plus de zoospores, mais les spores germent déjà dans le sporange (cellule mère) et y prennent les caractères qui sont ceux de la plante adulte (exemple : *Oocystis* ou *Chodatella*) *(fig. 415)*. Parfois les spores ne s'arrondissent plus, mais, continuant à croître, elles glissent les unes sur les autres et atteignent déjà dans le sporange la forme adulte *(Scenedesmus* sp.*) (fig. 588)*. Nous avons appelé ces spores à germination hâtive *autospores*. Cette production se fait surtout chez les Protococcacées du *plancton* [1]. Grâce à ce raccourcissement de la période embryonnaire les Protococcacées du plancton se trouvent, dès leur sortie du sporange, revêtues d'une membrane solide et même armées d'une membrane ferme couverte de protubérances ou de piquants *(fig. 488, 489, 415)*.

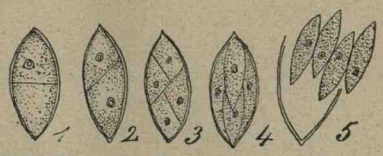


Fig. 588. — *Scenedesmus acutus. 1*, division du contenu de la cellule ; 2, la paroi de séparation est devenue oblique, *3*, il s'est fait un nouveau cloisonnement perpendiculaire à la paroi devenue oblique ; *4*, les cellules se sont allongées dans la cellule mère dont elles prennent la forme allongée ; *5*, la cellule mère a rompu sa membrane et les cellules filles sortent.

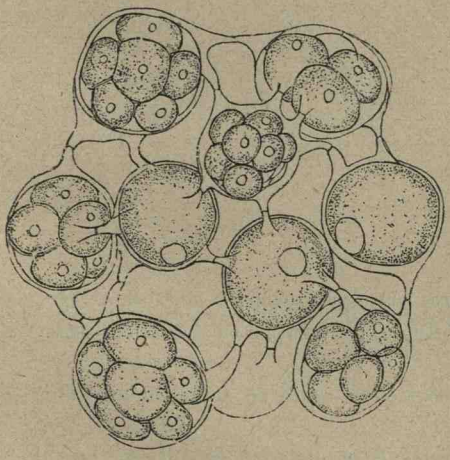


Fig. 589. — *Cœlastrum reticulatum.* Cénobe dont les cellules ont des membranes munies d'appendices par lesquels elles tiennent les unes aux autres. Dans plusieurs le contenu s'est transformé en spores qui vont prendre la structure de la cellule mère.

Le nombre des spores dans le sporange chez les plantes inférieures est variable. Ainsi, dans les Champignons du groupe des Mucorinées, il y a tantôt un grand nombre de spores, tantôt un plus petit nombre, parfois une seule *(Thamnidium)*. Il est aisé dans ce groupe des Mucoracées de voir la réduction du

[1] On nomme plancton l'association des êtres microscopiques suspendus dans les eaux.

nombre des spores se faire progressivement. Ainsi dans le genre *Circinella* il y a à côté de gros sporanges à spores nombreuses des sporanges latéraux à spores peu nombreuses ou à spore unique *(fig. 590)*.

Mais chez les Algues Rhodophycées, qui sont dépourvues de zoospores, le nombre des spores dans le sporange est constant; il n'y en a

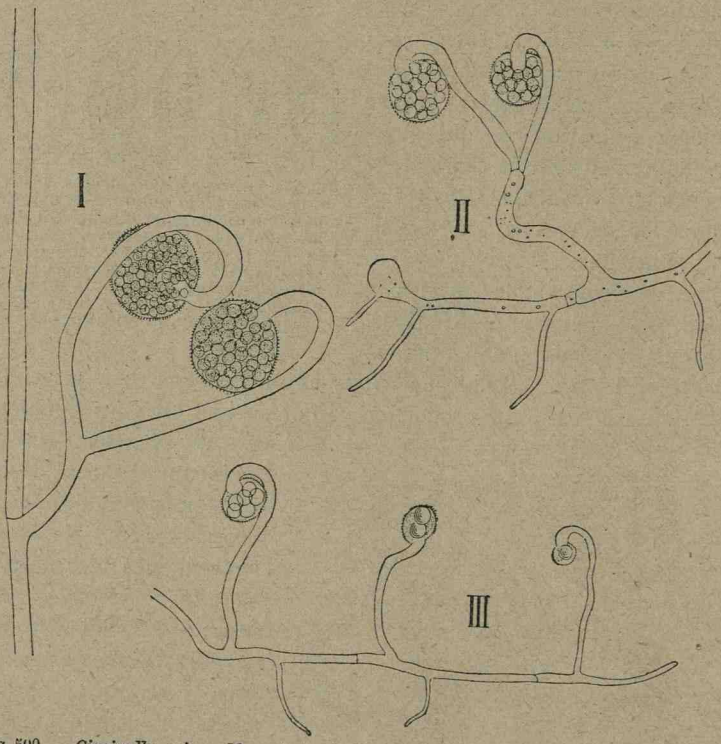


Fig. 590. — *Circinella minor*. Mucorinée; I, filament portant deux branches courbées et terminées par un sporange plurisporé; II, Id. à spores moins nombreuses; III, réduction du nombre de spores (8, 2, 1). (D'après un dessin de LENDNER.)

que quatre, disposées tantôt en tétraèdre tantôt en série linéaire *(tétrasporange) (fig. 592)*.

Ces tétrasporanges ont la même valeur que ceux dont il sera question chez les Archidiophytes. C'est pendant leur formation que se fait la réduction chromatique.

On a homologué cette production avec celle qui s'observe dans le sporange, en forme de massue, des Champignons Ascomycètes (v. *fig. 592 bis)*. Il y a cette différence biologique que ce plasma résiduel sert plus tard en gonflant à favoriser l'éjaculation des spores. Il y a donc une raison biologique à conserver du plasma dans l'asque. Dans les Cham-

pignons Ascomycètes, tout le plasma n'est pas distribué aux spores. Ces dernières sont comme découpées dans le plasma de l'*asque*, une partie du plasma n'étant pas utilisée pour la production des 8 spores (sporange) (v. *fig. 59)*. Mais n'oublions pas que chez ces Ascomycètes, le plasma résiduel est utilisé au moment de la dissémination pour faciliter l'éjaculation des spores! En outre, la formation des spores chez ces Champignons Ascomycètes est précédée directement d'une caryogamie qui a lieu dans le sporange nommé asque (voir *fig. 638*) et qui est suivie immédiatement de la réduction. Chez les Rhodophycées (Algues rouges), il s'agit d'une véritable segmentation par laquelle tout le contenu est, par une double bipartition, réparti en 4 masses (tétraspores à 12 chromosomes), dont chacune s'entoure d'une membrane spéciale.

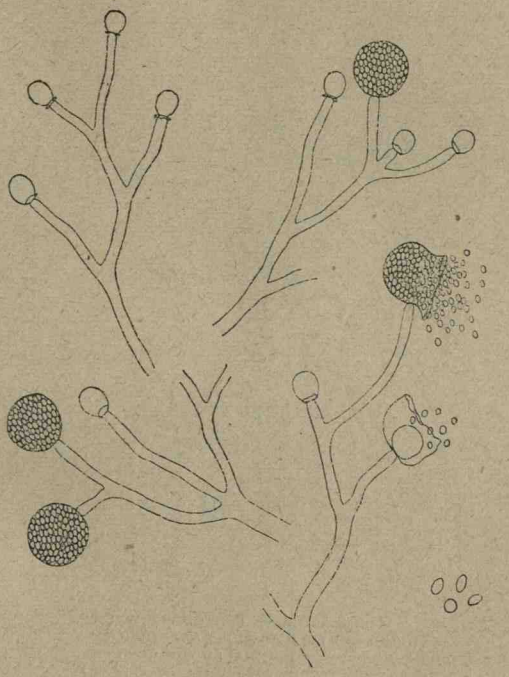


Fig. 591. — ***Mucor Prainii.*** Filaments portant des sporanges remplis de spores; à droite un sporange qui a crevé sa membrane et qui laisse sortir les spores, plus bas la membrane du sporange entoure encore le sommet renflé du filament support (columelle). On voit en haut à gauche plusieurs columelles dont le sporange a éclaté.

L'homologie de toutes ces sortes de spores est donc encore en partie enveloppée d'obscurité. Mais l'étude du noyau, en particulier de sa valeur au point de vue du nombre des chromosomes qu'il contient amène peu à peu à l'établissement de phases caractérisées cytologiquement par le doublement ou la réduction du nombre des chromosomes.

Chez les plantes inférieures, Thallophytes, des mêmes apparences de dissémination, conidie, spore peuvent avoir, au point de vue de la cytologie des valeurs différentes : la conidie d'un Hyménomycète a la valeur d'une tétraspore, et la spore d'une Mucorinée avoir une valeur différente selon que sa formation a été ou non précédée du phénomène

de l'amphimixie. Cela ne peut être expliqué que par l'examen de chaque type qui, dans son mode de vie, se trouve adapté à des conditions (parasitisme, vie aquatique ou terrestre, changement d'hôtes, etc., etc.) auxquelles correspondent des complications biologiques qui paraissent obscurcir l'unité fondamentale de l'alternance des phases n et 2 n (haploïques et diploïques).

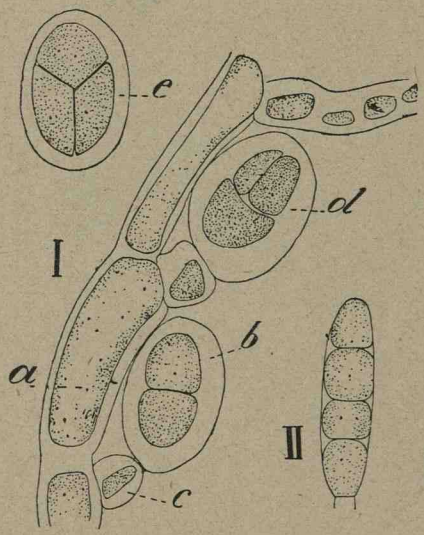


Fig. 592. — Tétrasporanges des Algues rouges. I, *Callithamnium*; *a*, filament; *b*, sporange dans lequel sont 4 spores dont on ne voit que deux, les autres étant recouvertes par celles-ci: *c*, cellule-socle du tétrasporange; *d*, autre tétrasporange; *e*, disposition tétraédrique des spores. II, *Corallina*, tétrasporange à spores superposées.

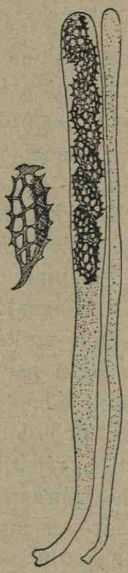


Fig. 592 *bis.* — Sporange (asque) du *Pezziza aurantiaca*. Ici tout le contenu n'est pas utilisé pour la formation des spores; celles-ci ont leur paroi munie de crêtes crochues au moyen desquelles elles se retiennent mutuellement; à gauche une spore plus fortement grossie.

Origine des spores chez les Archidiophytes et sporophyte des Bryophytes.

Il y a entre les Thallophytes de tous groupes (Algues, Champignons, Lichens) et les Bryophytes (Mousses et Hépatiques), Ptéridophytes (Fougères, Prêles, etc), et Phanérogames une différence essentielle qui est la suivante. Chez les Thallophytes, lorsqu'il y a formation de spores en plus grand nombre que quatre, cela provient d'une division libre poussée plus loin qu'une double bipartition du contenu de la cellule

mère. Chez les Archidiophytes (Bryophytes, Ptéridophytes, Spermaphytes) les soi-disant sporanges des auteurs sont en réalité des appareils compliqués pluricellulaires contenant un grand nombre de sporanges primitifs. En effet, l'homologue du tétrasporange des Thallophytes, c'est la cellule mère des spores dans les Archidiophytes *(fig. 593)*, ou par exemple, la cellule mère des grains de pollen dans les Spermaphytes.

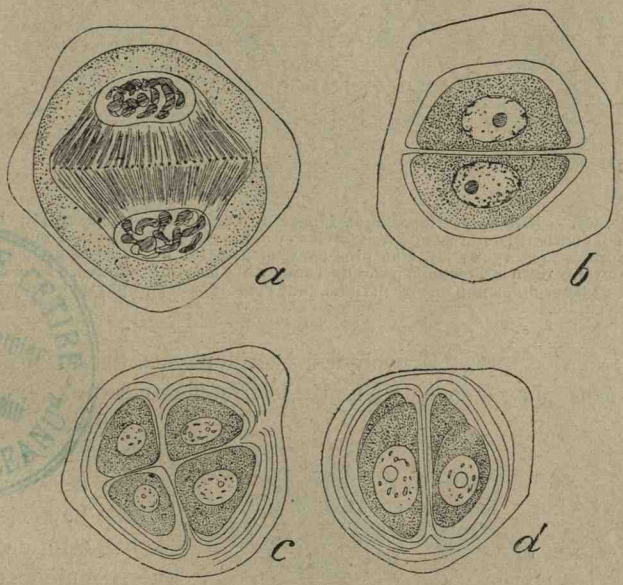


Fig. 593. — Formation des tétraspores dans le tétrasporange (cellule mère des spores) dans l'anthère de l'*Allium ursinum*: *a*, division du noyau de la cellule mère; *b*, deux cellules filles qui se diviseront: *c*, tétraspores formées; *d*, stade plus avancé; on voit les membranes gélifiées des cloisonnements. Chaque tétraspore (grain de pollen) s'entourera d'une membrane propre.

Nous appellerons *archidie* chaque conceptale renfermant des groupes de *tétrasporanges* dans les Archégoniates ou Archésporées.

Le tissu dont dérivent les tétrasporanges est appelé *archéspore;* ce tissu comprend des cellules fertiles et des cellules stériles.

Chez ces plantes, Bryophytes (Mousses), Ptéridophytes (Fougères, Equisétacées et Lycopodiacées), Spermaphytes (Gymnospermes et Angiospermes), l'évolution individuelle se divise en deux stages : l'un qui est dit *sporophyte* et qui porte les archidies et par conséquent les tétrasporanges, l'autre qui est appelé *gamétophyte* et qui porte les appareils sexués et par conséquent l'*œuf* et les *spermatozoïdes* (gamète femelle et gamète mâle). Le plus souvent l'antithèse de ces deux états est frappant,

on dit alors qu'il y a *alternance des générations*. La génération sexuée (sporophyte) produit, au moyen des spores, la génération sexuée (gamé-

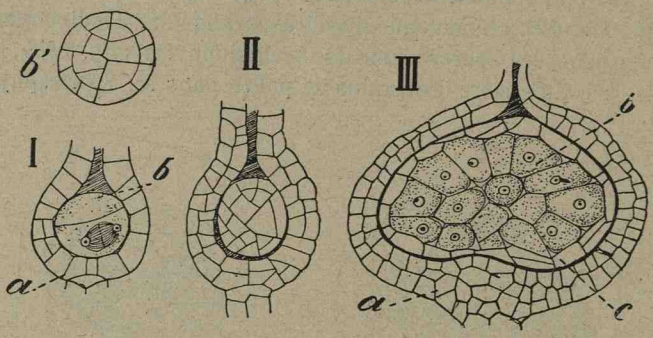


Fig. 594. — *Riccia* sp. (Hépatique). I, base de l'archégone (appareil femelle) qui contient l'œuf fécondé déjà divisé en deux; II, *b*, division de l'œuf pour former l'embryon; III, état plus avancé; *a*, paroi de l'ancien archégone devenu tissu protecteur; paroi de l'embryon; *b*. cellules mères, c'est-à-dire tétrasporanges non encore divisés. Tout l'embryon (sporophyte) est devenu archidie.
(CAMPBELL.)

tophyte) et vice versa (Bryophytes, Ptéridophytes, Spermaphytes).

Ces deux phases sont de plus caractérisées par ce fait que le noyau des cellules du gamétophyte lors de leur mitose montre *n* chromosomes (Phase haploïque), tandis que celui des cellules du sporophyte en montre dans les mêmes stades un nombre double soit 2 *n* (Phase diploïque) (voir Réduction chromatique).

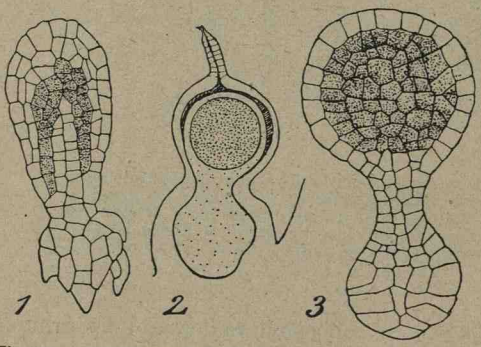


Fig. 595. — Développement de l'embryon (sporophyte) des Hépatiques : l'embryon s'est différencié en un suçoir pied et en une archidie. Dans cette dernière on distingue la paroi, puis le tissu sporifère (groupes de tétrasporanges) et, au centre, un tissu stérile la columelle (*Notothylas orbicularis*); 2, développement de l'embryon dans l'archégone dont on voit, au sommet, le col. Cet embryon pousse un pied (suçoir) dans le tissu de la plante sexuée (*Targionia hypophylla*); 3, autre embryon différencié en pied et en archidie; l'intérieur est formé de cellules fertiles (tétrasporanges) *Sphærocarpus terrestris*.
(D'après CAMPBELL.)

Ce phénomène est d'une importance capitale dans l'établissement des homologies et est l'une des bases actuelles de la théorie de l'hérédité.

Chez les Bryophytes Hépatiques, l'archidie comprend parfois tantôt toute la plante (sporophyte) sporogène (*Riccia*) (*fig. 594*); tantôt l'archidie est supportée par un pied, mais quelques cel-

lules de l'archéspore ne se subdivisent pas, ne deviennent pas des tétrasporanges et se transforment en cellules stériles spéciales, les *élatères*.

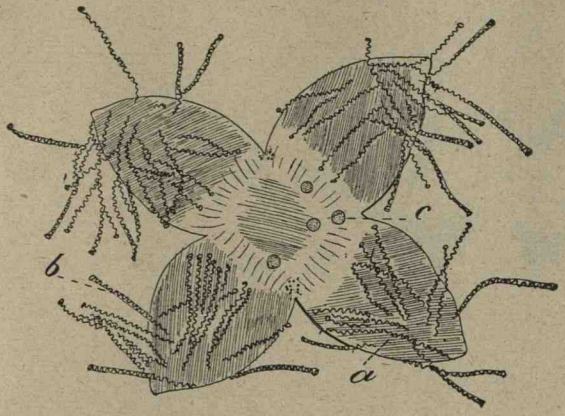


Fig. 596. — *Frullania dilatata* (Hépatique). Capsule ouverte (archidie) en 4 valves portant les cellules stériles, élatères. Au milieu quelques spores.

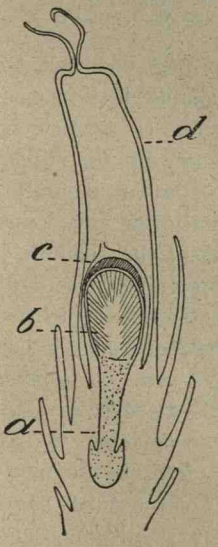


Fig. 597. — Sommet d'une Hépatique (*Jungermannia bicuspidata*) terminé par un archégone *c*, dans lequel s'est développé l'embryon; le pied se prolonge en suçoir (*a*); *b*, archidie (capsule dans laquelle on voit des lignes rayonnantes, élatères); *d*) involucre.
(D'après Gœbel.)

Ce sont des cellules qui fonctionnant comme ressorts par leurs mouvements hygroscopiques contribuent à la déhiscence des archidies et à la dissémination des spores *(fig. 598)*.

Chez les Mousses l'archidie supportée par un pédicelle devient très compliquée.

Nous ne pouvons ici donner qu'un seul exemple choisi parmi les plus caractéristiques. Sur la tige feuillée qui portait les organes sexués (gamétophyte) s'est formé dans l'appareil femelle, l'archégone, le jeune sporophyte *(embryon)* (v. *fig. 599, 600)*. En s'allongeant il rompt l'enveloppe de l'archégone dans lequel il s'était tout d'abord développé et soulève ce dernier, qui, en forme

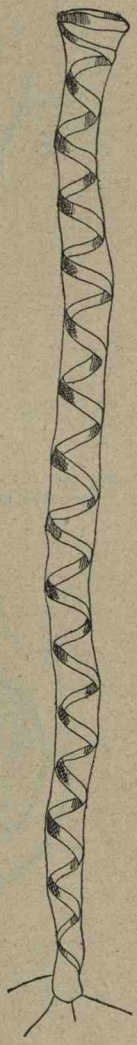


Fig. 598. — Elatère du *Frullania dilatata*.

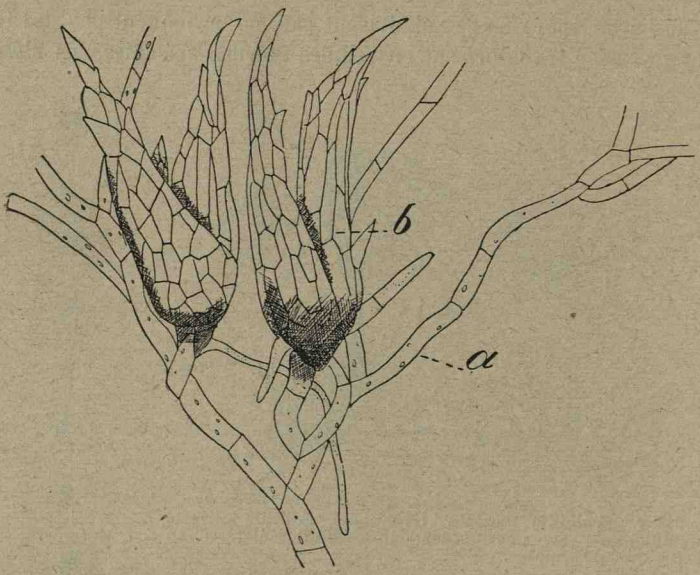


Fig. 599 — *Phascum serratum ; a*, Protonema, plante algoïde, premier état des mousses, sur les filaments duquel se sont formés les bourgeons feuillés *b*

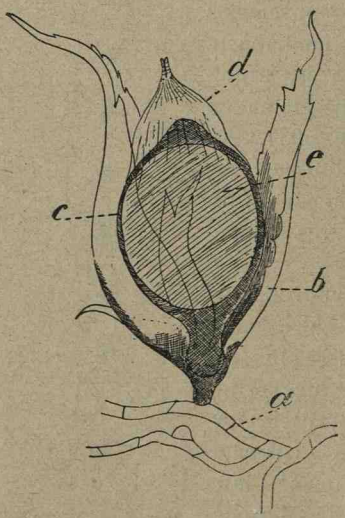


Fig. 600. — *Phascum serratum ; a*, premier stade du gamétophyte filamenteux algoïde (protonema) sur lequel s'est développée la plante feuillée (ici rudimentaire) ; *b*, feuille ; *d*, archégone devenu coiffe ; à son sommet, le col de l'archégone ; l'embryon est différencié en archidie et en pied suçoir ; *c*, paroi de l'archidie ; *e*, tissu sporogène.

de capuchon, protège le sommet de l'embryon en voie de développement *(fig. 601)*. Bientôt ce dernier, non seulement s'allonge en un support, la *seta*, mais se dilate au sommet, en un corps turbiniforme ou capsulaire, la *capsule*. Cette dernière est une archidie compliquée, c'est-à-dire un appareil contenant des tétrasporanges. Elle comprend sous la coiffe deux articles, l'*urne* et l'*opercule (fig. 602, 605)*. Ce dernier est un couvercle qui se détache circulairement et laisse à nu le sommet de l'archidie, qui est occupé par un système de dents conniventes en un cône, le *péristome*. Cette archidie est portée par la seta, qui, à sa base, est cylindrique et fonctionne comme support puis devient, plus haut, rubanée et tordue. Ceci lui donne une grande flexibilité mais aussi une

grande élasticité. Lorsque le vent pousse cet appareil de côté, il revient en un mouvement brusque à sa position, ce qui secoue la capsule et son contenu.

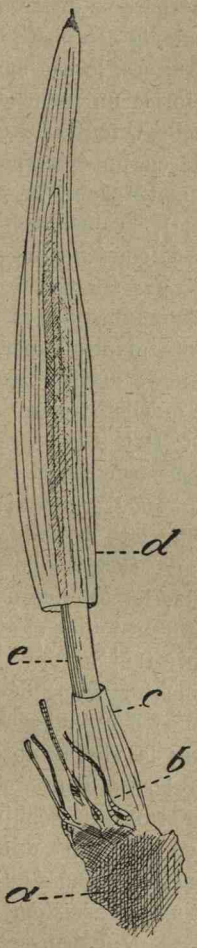


Fig. 601. *Barbula muralis* *a*, sommet du gamétophyte; *b*, archégones non fécondés; *c*, base de l'archégone fécondé qui a été rompu transversalement en deux; *e*, embryon; *d*, partie supérieure de l'archégone devenue la coiffe (*calyptra*).

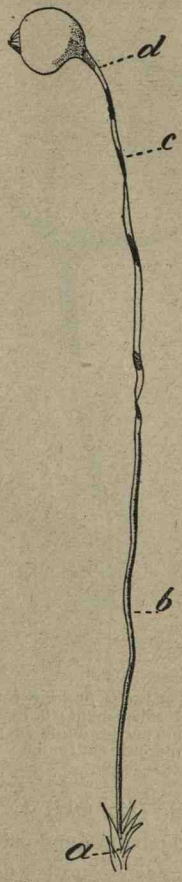


Fig. 602. — *Philonotis fontana*; *a*, sommet du gamétophyte; *b*, seta dans sa partie cylindrique; *c*, seta aplatie dans sa moitié supérieure tordue; capsule arrondie; à son sommet le cône des dents du péristome.

Dans chaque capsule de Mousse on constate qu'au début, si on examine une section transversale dans la partie terminale de l'embryon qui

deviendra l'archidie (capsule), il se fait une différenciation, de la périphérie vers le centre, en un tissu central, l'*endothecium*, et un tissu périphérique, l'*exothecium (fig. 604)*. Ce dernier devient plurisérié et constitue l'enveloppe; l'endothecium ou archéspore se différencie en cellules stériles qui forment une colonne centrale, la *columelle*, et un tissu périphérique fertile, l'ensemble des *tétrasporanges*, le sac sporifère. Ce tissu fertile forme un manchon traversé par la columelle. Quant à l'exothécium, il se différencie en un épiderme (souvent muni de stomates dans la partie basilaire de l'urne), en quelques assises hypodermiques de soutien puis en un tissu lacuneux qui, par ses fonctions, correspond au mésophylle et aux palissades des feuilles des plantes supérieures; enfin les dernières assises recouvrent le tissu fertile qu'elles isolent et tapissent complètement. Il y a une grande analogie entre cette structure et celle des anthères (v. *fig. 606)*. Pendant que, dans l'urne, se fait cette division du travail, sous l'opercule, se fait une différenciation analogue; les cellules de l'endothécium y demeurent toutes stériles puis se désorganisent; tout autour, la dernière couche d'amphithécium développe sur ces membranes des épaississements caractéristiques; la vitalité de ces cellules disparaît de bonne heure et très souvent les membranes se déchirent en une lame péricline interne et une lame péricline externe *(fig. 609)*. Ce sont ces membranes desséchées qui, découpées en forme de dents dans cette couche, constituent le *péristome*. L'opercule se détache parce que les assises intermédiaires se détruisent et que sur une ligne circulaire (l'*anneau*) les cellules étant préparées pour la rupture il y a déhiscence *(fig. 605, 609)*. Les dents du péristome jusqu'alors conniventes peuvent, par le temps sec, se rejeter en arrière et permettre l'émission des spores. Parfois ces dents sont unies par leur base en une sorte de cheminée surmontée d'un système de dents spiralées; chez d'autres l'assise du péristome ne se fend pas complètement mais seulement latéralement, ce qui fait apparaître des fentes par lesquelles les spores pourront être disséminées peu à peu (système du sablier) *(fig. 605)*.

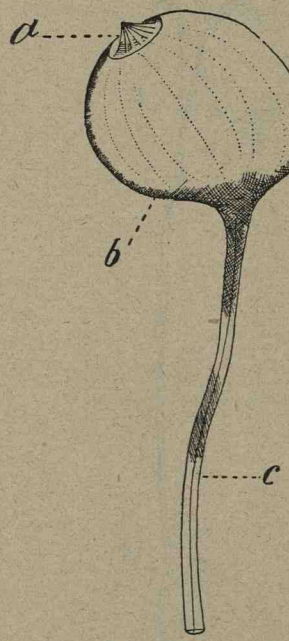


Fig. 603. — *Philonotis fontana* à un plus fort grossissement; *b, urne*; *a*, cône formé par les dents du péristome; l'opercule est tombé.

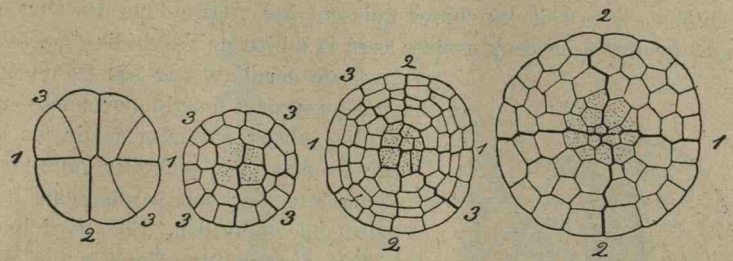


Fig. 604. — ***Phascum cuspidatum***, Schémas montrant la différenciation de l'embryon Les cellules du centre (pointillé) appartiennent à l'endothecium qui formera à sa périphérie le tissu sporogène, tandis que la couche externe constituera l'amphitecium. (D'après KIENITZ-GERLOF.)

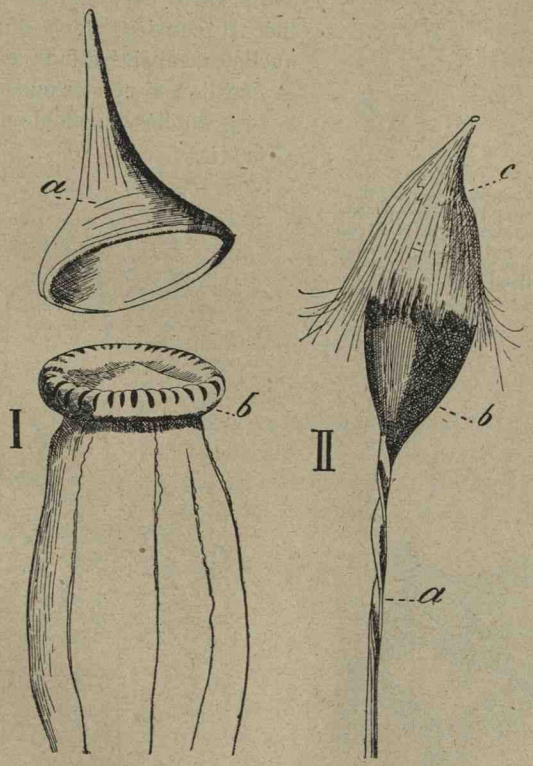


Fig. 605. — I, sommet de la capsule de la mousse ; l'urne est terminée par un péristome en forme de sceau dont les dents ne se sont pas détachées sinon latéralement en formant des fentes en boutonnières par lesquelles les spores pourront être disséminées ; II, vue du sommet de l'embryon ; *a*, seta tordue, élastique ; b, urne ; *c*, coiffe. Lorsque la coiffe est tombée, l'opercule *a*, de la figure à gauche se détache et laisse à nu le péristome (Polytrichacée).

Quoi qu'il en soit, les spores naissent par quatre dans des tétrasporanges groupées en deux assises vers le milieu de l'archidie *(fig. 600)*.

Cette dernière, par ses tissus périphériques, peut fonctionner comme une feuille, laisser entrer et sortir les gaz par les stomates, assimiler l'anhydride carbonique par son parenchyme lacuneux chlorophyllien. Elle participe à la fois de la nature d'une feuille et de la nature d'une archidie *(fig. 606)*.

On ne peut traiter utilement des archidies des plantes supérieures sans avoir parlé des organes de la sexualité. Il convient donc d'intercaler ici quelques considérations générales sur la question si mystérieuse et cependant si bien étudiée du phénomène de l'*amphimixie*.

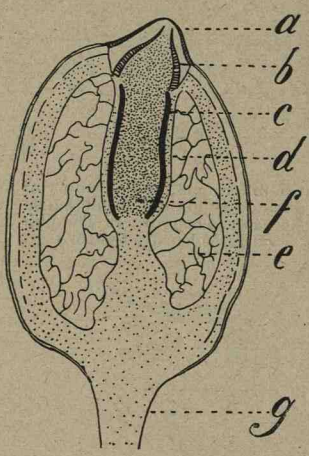


Fig. 606. — *Philonotis*. Section longitudinale dans l'archidie précédente ; *g*, sommet de la seta ; *a*, opercule ; *b*, péristome ; *c*, tissu sporifère ; *d*, sac entourant le tissu sporifère ; *e*, tissu lacuneux chlorophyllien ; *f*, columelle.

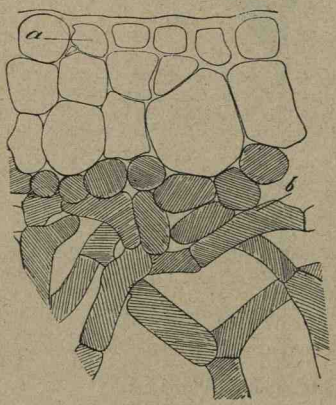


Fig. 607. — *Id.* Section transversale dans la périphérie de l'urne ; *a*, épiderme superposé à deux assises de la paroi ; *b*, tissu lacuneux chlorophyllien.

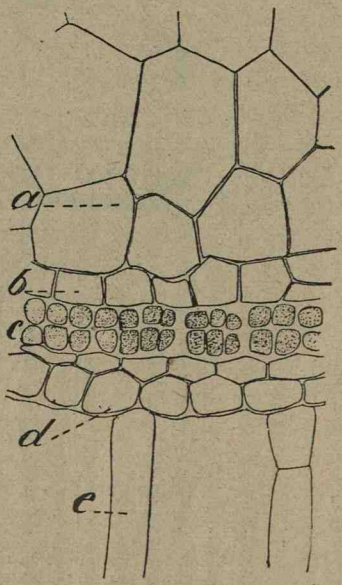


Fig. 608. — *Philonotis*. Section transversale à la limite du sac sporifère ; *a*, columelle ; *b*, sac interne ; *c*, tissu sporifère à tétrasporanges ; *d*, sac sporifère externe ; *e*, cellules chlorophylliennes du tissu lacuneux.

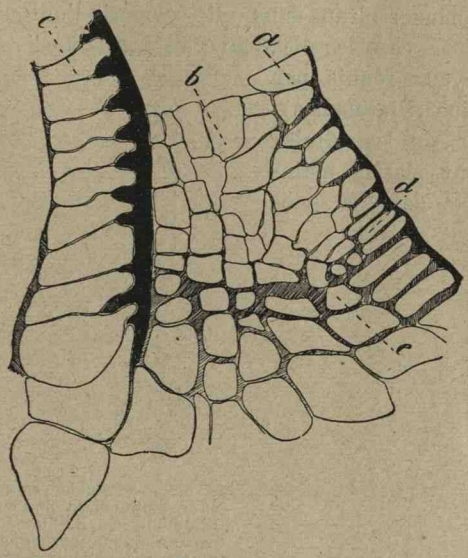


Fig. 609. — Section longitudinale passant entre les points *b* et *c* de la capsule *fig* 606 et comprenant la région située entre la surface de l'opercule et le péristome; *a*, cellules de l'épiderme de l'opercule; *b*, parenchyme qui disparaîtra; *c*, couche où les parois des cellules inégalement épaissies formeront les dents du péristome; la péricline externe dessinée en noir se détachera des anticlines et de la péricline interne. Transversalement s'est développé un tissu à parois épaisses (*e*) au-dessus duquel se fera la rupture de l'opercule par la ligne de déhiscence.

Amphimixie, gamètes et gamétanges.

L'amphimixie consiste, si on ne considère que la morphologie, dans l'union des protoplastes de deux cellules. Il faut cependant bien se garder

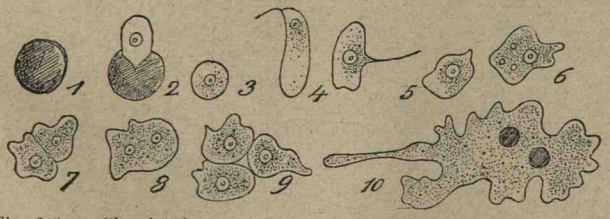


Fig. 610. — *Chondrioderma difforme*. *1*, spore du Myxomycète; *2*, germination de la spore; *3*, cellule nue, uninucléée; *4*, zoospore à un cil; *5-6*, amibes, c'est à dire petites gouttes de plasma à mouvement métabolique; *7-8*, union et fusion de deux myxamibes, les deux noyaux restent distincts; *9*, trois myxamibes qui vont fusionner leurs plasmas; *10*, plasmode, c'est-à-dire réunion d'un plus grand nombre de myxamibes, représenté à un plus faible grossissement. On voit le processus que ces plasmodes émettent et au moyen desquels ils rampent.

(D'après Cienkowski.)

de considérer comme rentrant dans cette catégorie l'union des zoospores ou de cellules nues chez les Myxomycètes par laquelle se forment des colonies de noyaux réunis par un plasma unique (Plasmodies). Dans ce dernier cas, les cellules réunies par leur plasma maintiennent distincts dans ce substratum les noyaux des zoospores ou des amides primitifs. Dans la suite, cette masse protoplasmique plurinucléée, se nourrissant par l'absorption et la digestion de la nourriture capturée, les noyaux se multiplient par division (*fig. 610*). Les grands plasmodes des Myxomy-

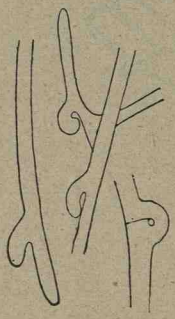


Fig. 611. — Fusion de cellules dans un champignon des charpentes, le *Merulius lacrymans*; on voit que finalement il s'établit une boucle.

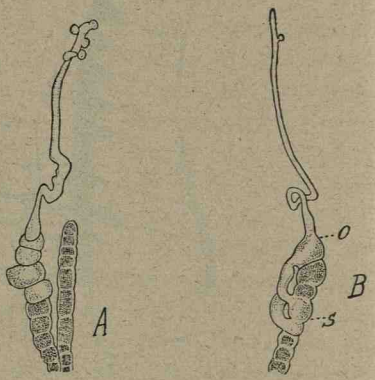


Fig. 612. — *Polyides rotundus.* Fécondation et développement de l'œuf dans une Algue Rhodophycée. *A*, filament femelle terminé par un oogone (carpogone) prolongé en un filament récepteur, le trichogyne. Au sommet de ce dernier se sont fixées quelques cellules mâles (spermaties) dont l'une enverra son noyau se souder au noyau de l'œuf *B*, à ce stade la fécondation est faite et de l'oogone sort un filament (filament parasite) qui s'est uni à la cellule auxiliaire *S*. (BORNET.)

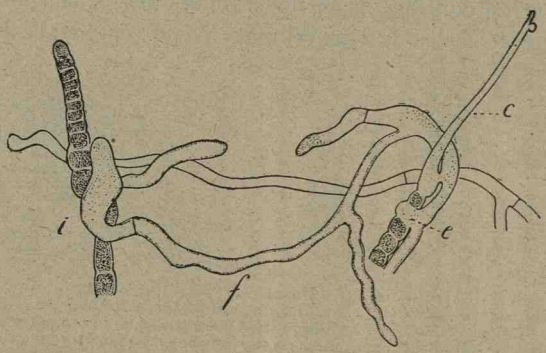


Fig. 613. — Etat plus avancé, *c*, trichogyne ; on voit les filaments parasitants s'unir à la cellule auxiliaire *e* puis, de là proliférer pour s'anastomoser plus loin avec des cellules du filament auxiliaire *i*. (D'après BORNET et THURET.)

cètes sont donc au début des associations, puis un substratum vivant dans lequel se répartissent les noyaux. Il ne s'agit pas non plus d'une fécondation dans les fusions qu'opèrent les filaments issus de l'œuf des Rhodophycées en s'unissant par des anastomoses *(fig. 604-605)* avec des cellules voisines ou avec d'autres filaments.

Il ne s'agit ici que d'un phénomène de parasitisme par lequel des cellules insuffisamment nourries s'unissent au plasma de cellules voisines. Mais dans aucun des cas il n'y a de fusion réelle, car le phénomène de l'*amphimixie* consiste non seulement dans l'union de protoplastes mais bien plus dans l'union des noyaux. Si l'on ne veut pas tomber dans un byzantinisme biologique injustifiable, on appellera *amphimixie* tous les cas où protoplasma s'unit à protoplasma, noyau à noyau.

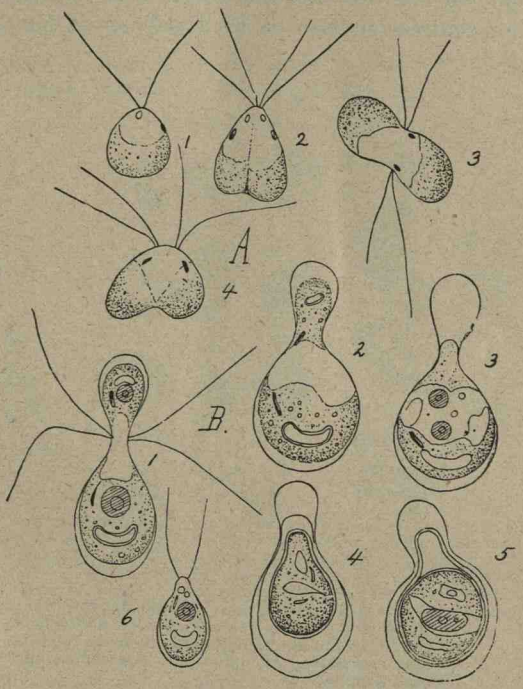


Fig. 614. — *A*, Fusion de deux isogamètes du *Monostroma bullosum*. *B*, *Chlamydomonas Monadina*, conjugaison, 1, le microgamète s'est uni par son extrémité au macrogamète; il y a soudure des deux membranes et conjugaison progressive; en *3* les deux noyaux ne se sont pas encore fusionnés mais déjà les plasmas se sont unis en une zygote qui s'entourera d'une membrane *(4-5)*; *6*. microgamète.

Il faut, en essayant de pénétrer plus avant dans le mystère de la fécondation, se défaire des préjugés que souvent le biologiste apporte de ses premiers débuts, alors qu'il n'était familiarisé qu'avec le phénomène de la fécondation chez les animaux ou les plantes supérieures. On remarquera alors que la sexualité quand elle s'exprime par l'amphimixie constitue un tournant dans l'histoire de l'être. Chez les plantes inférieures, Thallophytes, l'œuf fécondé passe ordinairement par un temps de repos. Chez les Bryophytes et les Ptéridophytes cependant, l'amphimixie est suivie immédiatement du développement d'une plante qui diffère beaucoup de celle sur laquelle s'est opérée la fécondation. Les

plantes supérieures, Spermaphytes, n'ont plus guère conservé que le stade asexué ou tout au moins les deux phases tendent ici à se confondre; mais même chez ces végétaux, très souvent, l'apparition de l'amphimixie coïncide avec le déclin de l'appareil sur lequel se sont formées les cellules gamètes. Ainsi la fécondation ou même la floraison opérée, des Palmiers qui ont mis cent ans à atteindre leur croissance meurent; dans l'Inde des contrées entières où les Bambous se sont mis à fleurir *une même*

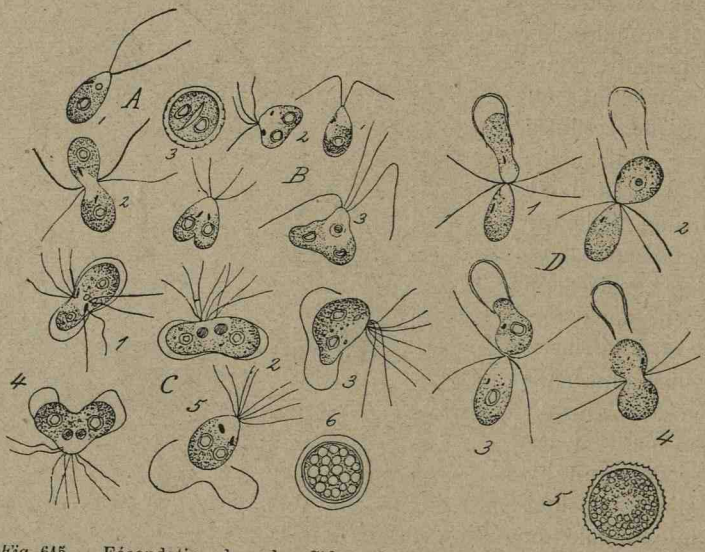


Fig. 615. — Fécondation dans les *Chlamydomonas*. *A*, *Chlamydomonas Rheinhardi*, fusion des gamètes nus; *B*, *Chl. Kuteinikowi*, id., *3*, zygote; *C*, *Ch. multifilis*, *1-6*, fusion des gamètes chlamydés et rejet des membranes (*5*); *6*, zygote; *D*, *Chl reticulata*, *1-4*, union des isogamètes après rejet de la membrane de chaque gamète. (D'après GOROSCHANKINE.)

année se dénudent par disparition des tiges qui ont terminé leur cycle évolutif.

L'origine morphologique des éléments sexués ou gamètes est très évidente chez les Algues Chlorophycées et les Rhodophycées. En particulier chez les Volvocinées, on voit que les gamètes des *Chlamydomonas*, des *Gonium* et des *Pandorina* ne sont, *morphologiquement parlant*, que des zoospores réduites ou modifiées. Qu'il en est bien ainsi, même au point de vue de la physiologie, cela est démontré par la facilité avec laquelle les isogamètes des Algues filamenteuses, *Ulothrix*, et de certains *Tetraspora* passent de l'état de gamètes à l'état de microzoospores capables de se développer sans fécondation; la sexualité y est donc facultative. Chez les *Chlamydomonas* (Volvocinées) il est intéressant de voir par quels degrés insensibles sont reliés les divers stades de l'isoga-

mie et de l'hétérogamie. Lorsque les deux cellules qui s'unissent (gamètes) sont *morphologiquement* égales on parle d'*isogamie* et d'*isogamètes;* dans l'*hétérogamie* les gamètes sont morphologiquement inégaux *(fig. 614, 617)*. Ainsi dans quelques espèces l'identité morphologique apparente est absolue; dans d'autres il y a un gamète plus gros qui est considéré comme femelle ; ce gamète s'arrêtant plus vite, accentue le caractère femelle. Puis un gamète plus petit se soude par son bec au bec du plus gros, le contenu de l'un se déverse dans l'autre ; on appelle *conjugaison* ce mode de fusion par union des membranes en un canal au travers duquel peut s'établir la communication *(fig. 614, B* et *fig. 620, 620 bis)*.

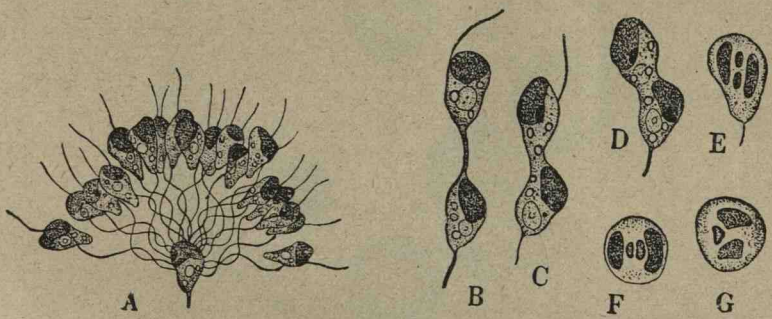


Fig. 616. — Fécondation dans l'*Ectocarpus siliquosus*. Algue brune marine. *A*, ici tous les gamètes sont morphologiquement égaux ; mais une différenciation physiologique s'étant opérée, l'un des gamètes, celui d'en bas, perd sa motilité : on le considère comme femelle. Les autres sont attirés vers lui en vertu d'un chimiotropisme particulier ; on les voit s'agiter tout autour ; *B-G*, union des deux gamètes de la plante précédente ; *E-F-G*, fusion des noyaux, les chromatophores sont en gris. (D'après Berthold et Oltmans.)

Nous avons même en culture une espèce de ce genre qui présente selon les circonstances les modes de multiplication suivants : zoospores; gamètes, isogamie, hétérogamie, conjugaison.

Dans cette série des Volvocinées on constate un degré de complication plus avancé. Ainsi, chez les *Eudorina* certaines cellules des colonies à 32 cellules restent indivises et même se développent et accumulent des réserves, pendant que dans d'autres cellules, il se fait une active division qui aboutit à la production de 16 petites cellules également biciliées. La cellule ciliée restée indivise grossit, elle est nommée *macrogamète;* les produits de la segmentation des cellules décrites sont les *microgamètes* ou *spermatozoïdes* (anthérozoïdes). Chacun de ces gamètes mâles est pauvre en plasma. De l'union du spermatozoïde et du gamète femelle résulte la *zygote*. On appelle en effet *zygote* tout produit de l'amphimixie, c'est-à-dire le résultat de la fusion des gamètes. Il faut remarquer que dans ce genre *Eudorina* la cellule femelle est encore bici-

liée. Elle conserve donc le caractère zoospore. Chez les *Volvox*, qui sont voisins du genre précédent, de bonne heure la cellule qui devient femelle perd ses cils, s'arrondit, est dépourvue par conséquent de mobilité; on l'appelle *oosphère;* dans cette oosphère immobile viendra pénétrer l'anthérozoïde, le *spermatozoïde* mobile. Celui-ci ne diffère morphologique-

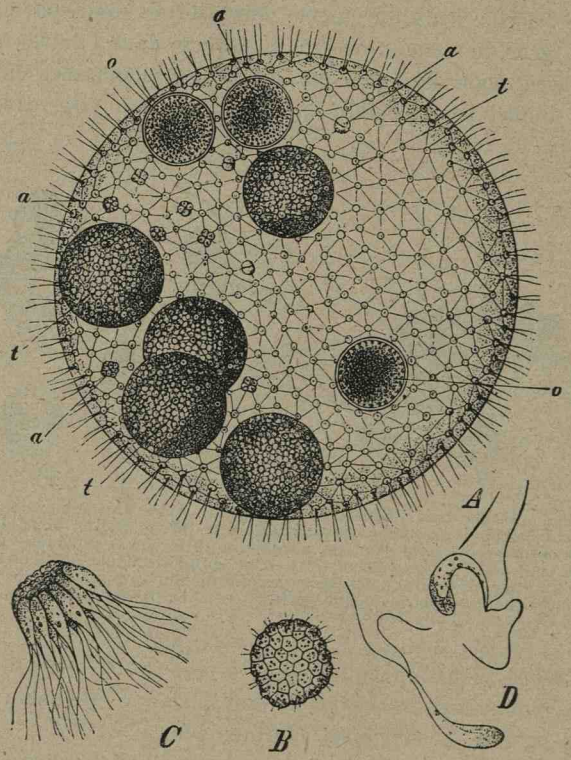


Fig. 617. — *Volvox aureus. A*, colonie avec trois œufs qui viennent d'être fécondés (*o*)„ et de jeunes colonies *t*, *t*; *a*, début d'un faisceau de gamètes mâles. *B*, représente les stades figurés en *a*, c'est-à-dire colonie de spermatozoïdes; *C*, id., vue de profil; *D*, spermatozoïdes isolés. (D'après KLEIN.)

ment de celle-là que parce qu'il résulte d'une division répétée, dans une cellule peu nourrie. Le mode de division par lequel se forment les spermatozoïdes est le même que celui par lequel débutent les nouveaux thalles qui se forment à partir des cellules ordinaires. Mais les cellules du thalle mâle sont beaucoup plus petites et plus ou moins dépourvues de chlorophylle. Elles sont donc incapables d'un développement ultérieur *(fig. 617)*.

Enfin constatons qu'il existe des colonies de *Volvox* dans lesquelles ne naissent que des gamètes mâles et d'autres où l'on n'observe que des gamètes femelles. Puis on remarque que dans certaines colonies finalement bisexuées il ne se forme tout d'abord que des gamètes mâles qui émigrent hors de leur propre colonie et vont féconder les oosphères d'autres colonies; il y a donc fécondation croisée; les œufs de ces colonies bisexuées naissent ou se développent plus tardivement que les gamètes mâles. Ceci revient à dire que l'on peut avoir chez ces Algues Volvocinées, si inférieures que je les considère comme situées à la base du système des plantes vertes, l'isogamie facultative, l'isogamie, l'hétérogamie peu accentuée, la conjugaison, enfin l'hétérogamie avec spermatozoïdes et oosphères. Lorsque se constituent des colonies permanentes (*Volvox*), ces dernières, qui sont maintenant des plantes pluricellulaires, des individus par conséquent, présentent en outre les complications de sexualité qu'on rencontre chez les plantes supérieures (dichogamie).

En effet, puisque l'une des colonies est mâle et l'autre femelle, nous avons ce qui a été appelé l'*unisexualité;* d'autres colonies sont, il est vrai, hermaphrodites si l'on considère l'ensemble de leur évolution, mais physiologiquement unisexuées, puisque les temps auxquels mûrissent les gamètes des deux sortes sont différents. On dit alors que ces colonies sont *dichogames.*

Dans la *dichogamie* nous avons un hermaphroditisme morphologique avec impossibilité de fécondation directe parce que la maturité des éléments sexuels, gamètes mâles et gamètes femelles, se fait en des temps différents. La fécondation est donc forcément croisée. Il est d'une importance capitale de constater que chez les Algues les plus simples les modes de fécondation qui s'observent chez les plantes supérieures sont tout aussi marqués et tout aussi différenciés. Ces divers modes nous paraîtront par conséquent comme quelque chose de primitif, de possible dans toutes les séries, même les plus élevées.

Il faut dès maintenant insister sur ce qui paraît essentiel dans l'amphimixie. Dans le cas de l'union d'hétérogamètes on saisit bien qu'il ne peut s'agir d'associer en une zygote deux plasmas égaux puisque le spermatozoïde ou microgamète a son plasma réduit souvent à une zone minime. Au contraire l'équivalence des noyaux est certaine. Dans toute amphimixie il s'agit essentiellement, sinon absolument, d'une union de noyaux. C'est cette fusion nucléaire qui a reçu le nom de *caryogamie.* Toute fusion de noyaux pourra donc être considérée comme une mixie. Elle pourra ne pas se traduire extérieurement par des morphoses rappelant une sexualité différenciée morphologiquement, mais elle nous apparaîtra toujours (au moins dans tous les cas étudiés jusqu'à présent) comme le point de départ d'un nouvel équilibre, précédant ordinairement

un développement particulier. C'est ce qu'on verra dans les pages qui suivent.

Le degré le plus inférieur semble être fourni par la *caryogamie* telle qu'on la constate chez les Protophytes flagellées alliées aux Myxomycètes.

Dans les *Trichomastix* on voit que le noyau s'étant divisé *(fig. 618, 1-6)*, chacun des noyaux se divise pour fournir un macronucléus et un micronucléus ; ces derniers dégénèrent : les deux noyaux restants se rapprochent et s'unissent. Cette fécondation s'étant effectuée dans une

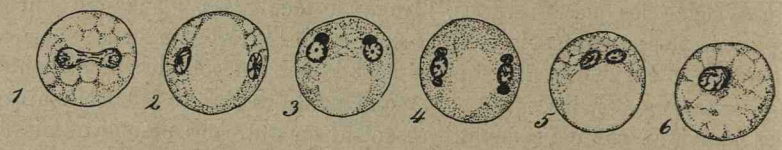


Fig. 618. — Autogamie dans la cellule du Protophyte *Trichomastix lacertæ*. *1*, division du noyau ; *2*, les deux noyaux séparés par une grosse vacuole ; *3*, division des noyaux avec élimination de micronucléus (*4*, id.) ; *5*, *6*, caryogamie. (D'après PROWAZEK.)

seule cellule reçoit le nom d'*autogamie (fig. 618)*. C'est aussi ce qu'on observe chez plusieurs Champignons (v. *fig. 638)*. Dans le phénomène nommé *pédogamie* il s'agit de l'union des protoplastes et des noyaux de cellules voisines, qu'on peut considérer comme cellules sœurs. Ainsi dans la conjugaison de certains *Spirogyra*, etc. *(fig. 619)*.

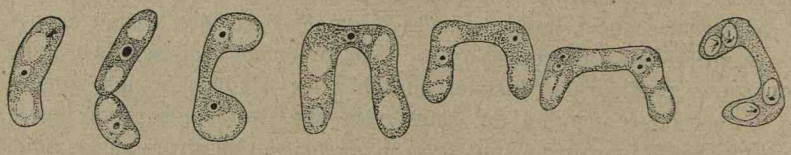


Fig. 619. — Pédogamie dans un *Saccharomyces* (*S. octosporus*) ; *1*, cellule végétative ; *2*, division de cette cellule ; *3*, *4*, conjugaison et caryogamie ; *5*, *6*, division du noyau ; *7*, formation des spores. (D'après GUILLERMOND.)

Dans une seule espèce de ce même genre on peut saisir tous les passages qui lient la pédogamie à la xénogamie, c'est-à-dire à la fécondation entre cellules de filaments distincts *(fig. 620)*. Dans cette curieuse espèce la différence sexuelle se traduit surtout par la tendance de la cellule femelle à se renfler. Chacune des cellules produit un bec comme si elles allaient s'unir par une anastomose. Dans d'autres cas l'une des cellules produit un processus plus marqué. Une perforation s'établit soit à la hauteur des deux becs soit au niveau des deux cellules. Dans d'autres cas, les cellules qui s'unissent appartiennent à des filaments voisins et leur contact produit des processus par lesquels s'effectue l'anastomose. Parfois une même cellule femelle attire des cellules mâles

de valeur différente *(fig. 620, 5)*. On saisit chez cette plante combien variables sont les équilibres sexuels dans un même végétal.

Chez quelques levures *(Saccharomyces)* la pédogamie *(fig. 619)* se

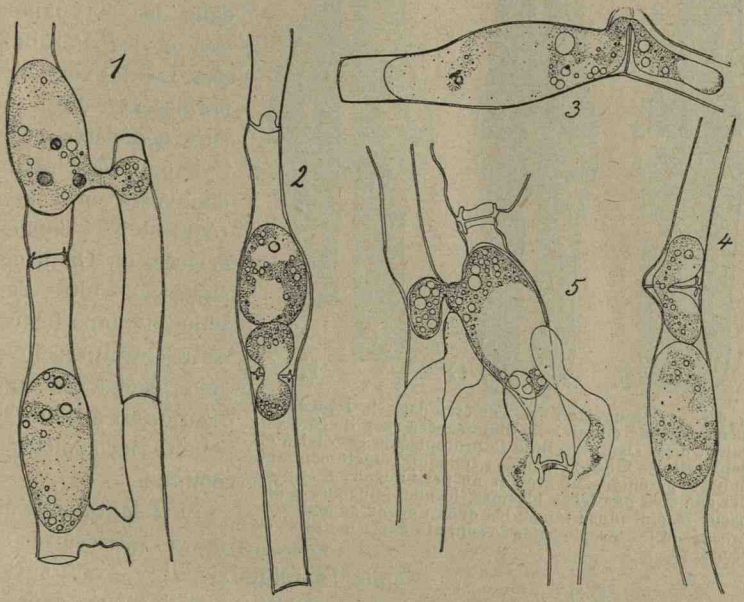


Fig. 620. — Conjugaison chez un *Spirogyra*. *1*, deux filaments se sont anastomosés, conjugaison ordinaire, en haut fusion, en bas zygote ; 2, pédogamie directe avec perforation de la cloison en son milieu ; *3* et *4*, pédogamie avec formation de becs, la cellule mâle est en train de déverser son plasma dans la cellule femelle ; *5*, conjugaison entre filaments voisins, la cellule au-dessous de l'oosphère produit des processus copulateurs ; l'autre filament de même ; *4*, pédogamie, la cellule mâle encore engagée dans le canal.

marque de la façon suivante : La cellule se divise, puis les deux cellules filles s'anastomosent par un bec un peu semblable à celui que forment les *Spirogyra*, et de cette union résulte un double sac dans lequel se fera la caryogamie qui précédera la production de 4 ou 8 spores.

Jusqu'à présent on n'a constaté aucune sexualité parfaitement certaine chez les Myxomycètes, ni chez les Schizophytes (Bactériacées et Cyanophycées). Je rappelle que l'on ne con-

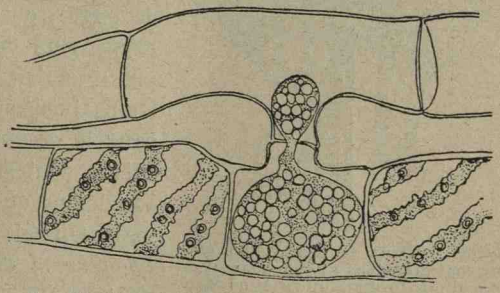


Fig. 620 *bis.* — Conjugaison habituelle des *Spirogyra*.

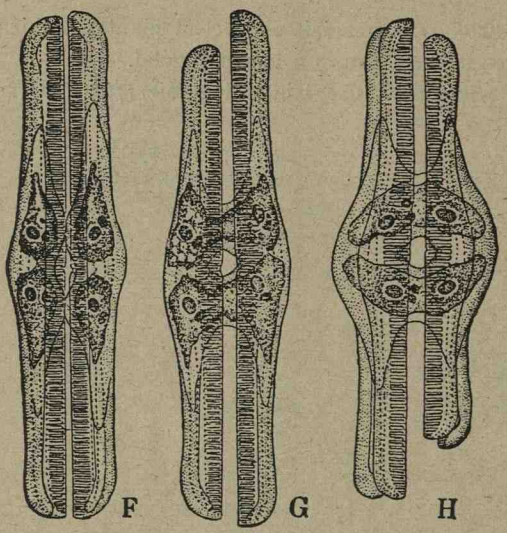


Fig. 621. — Conjugaison des gamètes dans le *Rhopalodia gibba*. *F*, deux cellules de Diatomacées vues du côté valvaire ; dans chaque cellule le protoplasma est divisé en deux cellules filles ou gamètes ; chaque gamète contient, outre le pyrénoïde, un gros et un petit noyau ; *G*, fusion des gamètes par leurs plasmas, le micro-nucléus a disparu ; *H*, état plus avancé, les deux noyaux se sont rapprochés et les deux zygotes se sont allongées en forme de croissant.

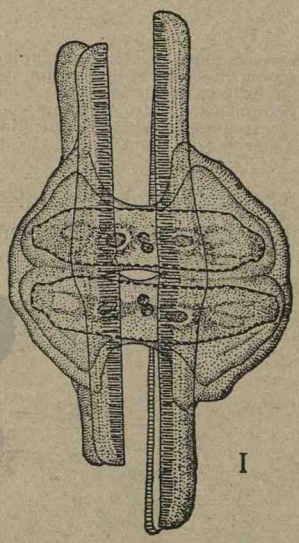


Fig. 622. — Deux jeunes zygotes qui se sont allongées et commencent à prendre la forme adulte ; les noyaux sont maintenant en contact. La fécondation définitive a donc été différée. (D'après KLEBAHN.)

naissait aucune sexualité chez les Flagellées. Elle est maintenant certainement observée dans les Trypanosomes et les Péridiniacées. Les Myxomycètes paraissent être des êtres dégénérés et les Cyanophycées des Rhodophycées en voie de régression et d'amoindrissement. On a constaté, par contre, l'amphimixie dans tous les autres groupes du règne végétal. Sa signification est aujourd'hui encore incomplètement connue.

Pendant longtemps on a pu croire que dans l'amphimixie, il y avait surtout une nécessité physiologique, sans laquelle, à la longue, les végétaux comme les animaux ne pourraient persister. Actuellement, on connaît cependant beaucoup de végétaux qui se sont conservés indéfiniment, des races améliorées qu'on a pu maintenir indéfiniment, sans aucune fécondation. Ainsi les races du *Solanum tuberosum* (Pomme de terre), chez lesquelles il ne se fait même plus de floraison, la Canne à sucre, qu'on a multipliée depuis un temps immémorial par boutures, donc sans le secours des graines. Ces dernières sont si rares qu'on a prétendu longtemps qu'elles ne se formaient jamais. On sait maintenant que parfois le *Saccharum officinarum* graine cependant.

On a également multiplié indéfini-

ment par boutures, c'est-à-dire par branches détachées qui prennent racine, des arbres comme le *Salix babylonica*. Des cultures prolongées

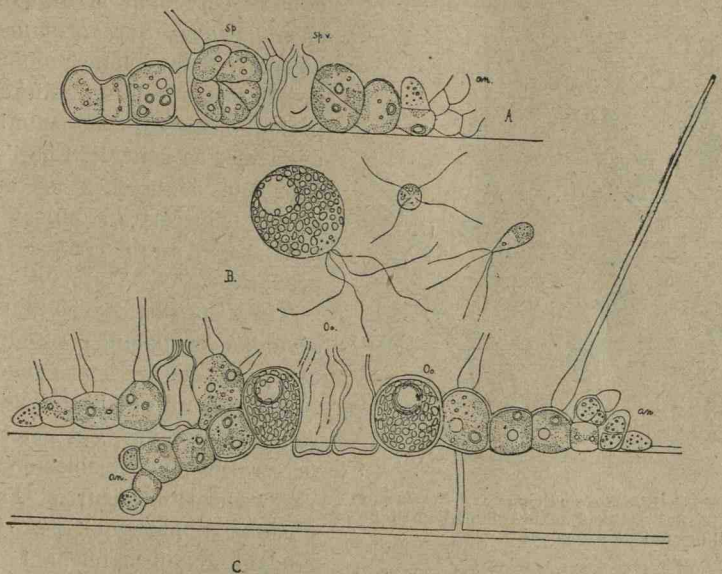


Fig. 623. — *Aphanochæte repens.* Algue Chétophoracée hétérogame. *A.* filament rampant sur une autre Algue, différencié en cellules centrales (zoosporanges sp.) dont deux sont vides; une autre contient les zoospores; *an*, cellules périphériques appauvries (anthéridie) vidées *B*, filament ramifié; *Oo*, oogones, dont deux sont vides: *an*, anthéridies. — On voit, au-dessus d'un des oogones vides, l'oosphère 4-ciliée approchée par deux gamètes mâles. Ici zoospores et gamètes sont quadriciliés. (D'après Huber.)

de Protococcacées pendant plusieurs années (18 ans) ont permis d'observer une succession innombrable de générations sans aucune sexualité.

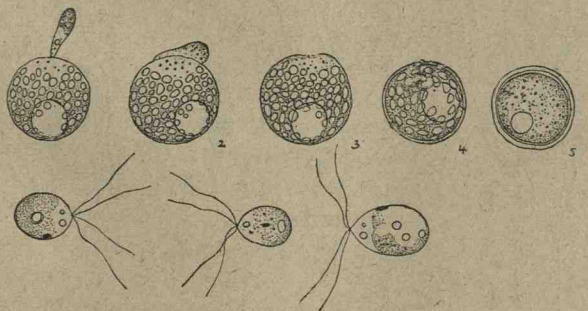


Fig. 624 — Id. Fécondation, c'est-à-dire fusion du spermatozoïde, le gamète mâle, avec l'oosphère (macrogamète). *1*, oosphère atteinte par le bec de l'anthérozoïde (spermatozoïde); *2*, ce dernier est couché sur la tache hyaline; *3*, fusion; *4-5*, zygote. — Au-dessous, 3 zoospores.

Dans les laboratoires de fermentation des milliers de générations de levures ont été obtenues sans l'intervention d'aucune amphimixie (on connaît cependant la sexualité chez quelques *Saccharomyces*, levures). Il faut donc renoncer à cette idée que la sexualité est partout nécessaire au maintien de la race en général. Elle l'est sans nul doute chez les animaux supérieurs, puisqu'ils n'ont pas d'autre mode de reproduction.

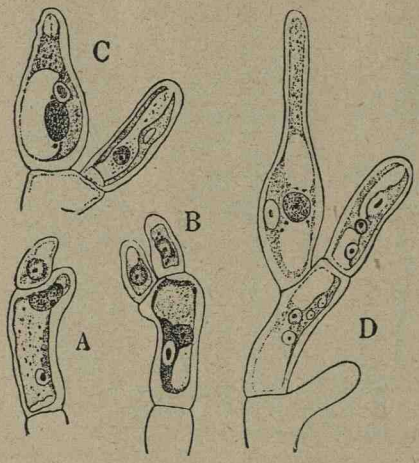


Fig. 625. — *Coleochœte pulvinaris. A-B*, aux sommets, des cellules mâles, homologues aux cellules femelles oogones *C*, *D*.

On a ensuite, considérant la sexualité comme une chose donnée, pensé que les deux gamètes résulteraient d'une modification acquise avec l'âge. Ces gamètes ne seraient plus capables de développement ultérieur si l'amphimixie n'intervenait pas. Cependant, on sait maintenant que, même chez les plantes et les animaux supérieurs, les tissus qui engen-

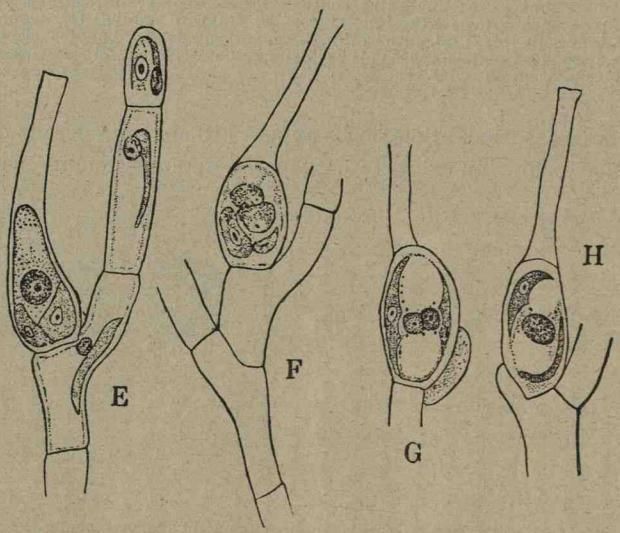


Fig. 626. — *Coleochœte pulvinaris. E*, oogone ouvert au sommet de son col, au fond, le noyau. *F*, fécondation : le noyau mâle repose sur le noyau femelle. *G*, union des deux noyaux sexués. *H*, zygote formée couronnée encore par le col de l'oogone. (Chlorophycée).
(D'après OLTMANS.)

drent les gamètes sont de ceux qui ont conservé le caractère embryonnaire. La modification qui les caractérise ne saurait donc être considérée comme une altération, comme une usure.

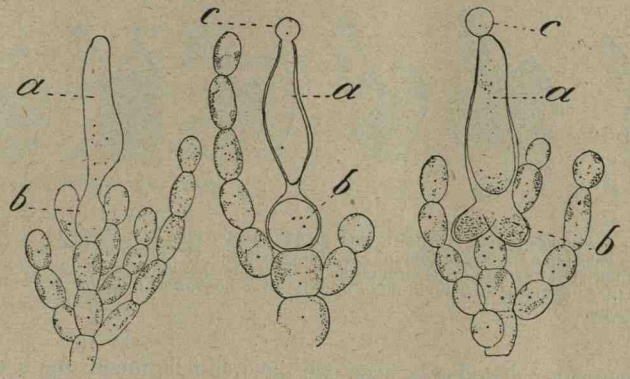


Fig. 627. — *Batrachospermum moniliforme. 1,* oogone surmonté d'un col nommé trichogyne ; 2, au sommet du trichogyne s'est soudé un gamète mâle *c* : la fécondation opérée l'oogone bourgeonne en produisant les filaments sporogènes *b*.

L'exemple des plantes inférieures *(Ulothrix, Sporodinia)* chez lesquelles l'amphimixie peut être provoquée montre que dans la reproduction sexuelle il s'agit d'un autre équilibre que celui de l'état végétatif mis en jeu par d'autres circonstances. En général, ce qui entrave la vie végétative favorise la vie sexuelle lorsqu'un état particulier a été atteint. Mais il s'en faut de beaucoup que chez les différentes plantes les mêmes causes produisent les mêmes effets.

Ainsi dans le *Torenia asiatica* il suffit de détacher des boutures pour voir tous les yeux (bourgeons) se développer en fleurs, au lieu de donner des ramifications. Il s'agit évidemment ici de troubles apportés dans la nutrition qui provoquent ce changement de développement. On peut même parfois provoquer l'apparition d'une fleur épiphylle, c'est-à-dire insérée sur le limbe, en détachant une feuille dont on se sert comme bouture.

L'expérience suivante est particulièrement intéerssante : Knight supposait que l'absence de floraison des variétés précoces de la Pomme de terre dépendait de l'excessif développement pris

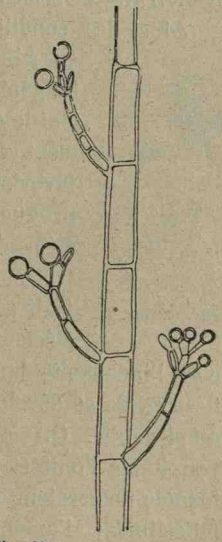


Fig. 628. — *Chantransia chalybœa* portant des rameaux terminés par des monospores homologues aux spermaties (gamète mâle) et aux oogones (gamètes femelles) des *Batrachospermum*. (D'après Rabenhorst.)

par les tubercules et leur formation hors de saison. Lorsque les jeunes plantes avaient atteint 4 pouces, on enlevait la terre au moyen d'un cou-

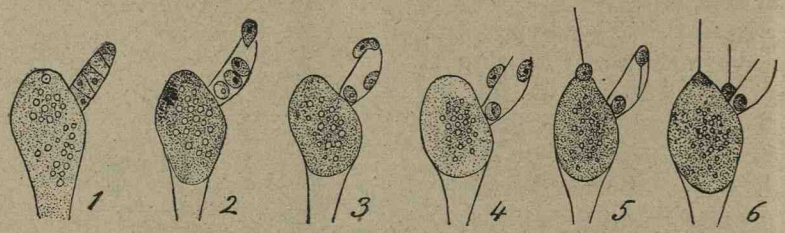


Fig. 629. — *Monoblepharis brachyandra*; *1*, oogone portant une branche mâle dont le contenu est divisé transversalement; 2, différenciation et émission des gamètes mâles; *3*, l'oosphère s'est arrondie, du sommet de l'anthéridie sort un gamète qui rampe; *4*, stade plus avancé; *5*, union du gamète mâle unicilié avec l'oosphère; *6*, id.; *7*, zygote sortant de l'oogone. (D'après LAGERHEIM.)

rant d'eau pour dénuder la base des tiges de telle façon que les racines seules restaient enfoncées dans le sol. Les rhizomes étant maintenant à la surface, ils ne produisirent plus de tubercules et bientôt apparurent fleurs et finalement fruits et semences.

Ainsi les conditions qui, en général, prolongent ou facilitent le développement végétatif ne favorisent pas la production des éléments sexuels. On sait que le trait saillant des éléments sexuels, c'est l'incapacité dans laquelle ils sont de se développer sans amphimixie. On avait donc pensé que l'œuf et le spermatozoïde ne seraient que des demi-cellules; l'amphimixie en réunissant deux moitiés inégales reconstituerait la cellule normale. Cette idée que les gamètes ne sont que des demi-cellules se trouvait fortifiée par l'observation que, par exemple, dans le genre

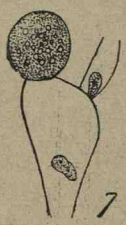


Fig. 630 *bis.* Id.

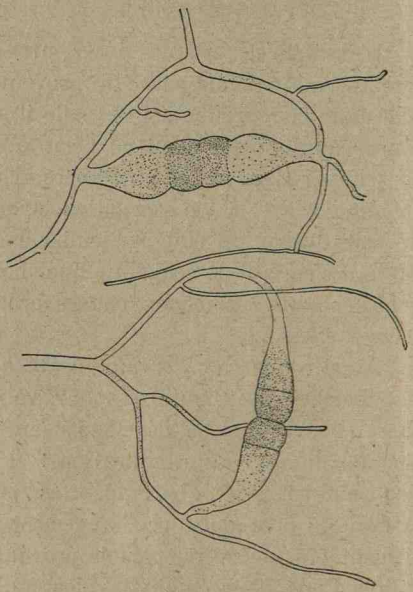


Fig. 631. — Deux branches progamètes qui ont découpé à leur sommet les cellules gamètes qui vont se fusionner (*Sporodinia grandis*).

d'Algue *Ulothrix* les zoospores ordinaires sont quadriciliées, les gamètes biciliés ; mais on pouvait objecter à cette théorie que dans la Siphonée Botrydium, le gamète est bicilié, la zoospore uniciliée. Cependant l'homologie des gamètes et de la zoospore n'est pas à mettre en doute. Dans le genre *Aphanochaete* il est bien évident que les gamètes ne sont que des zoospores extrêmes, le gamète femelle une zoospore excessive, le gamète mâle une zoospore appauvrie. Chez les Algues où le gamète femelle est arrondi et immobile, il est cependant facile de montrer partout qu'il est homologue à une zoospore ou au gamète mâle *(Coleochaete, Oedogonium)*; par l'exemple de l'*Aphanochaete* si voisin des Coleochétacées, cette homologie ne peut être mise en doute *(fig. 623-626)*.

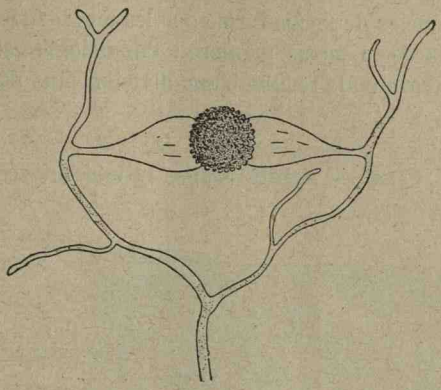


Fig. 632. — Id. Zygote formée qui s'est entourée d'une membrane verruqueuse

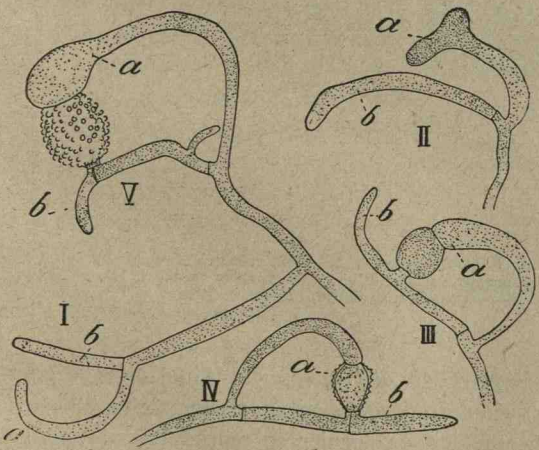


Fig. 632 *bis.* — *Zygorhynchus* : I, branche qui porte les rameaux progamètes mâle (*b*) et femelle *a* ; II, état plus avancé, *a*, progamète renflé qui va s'unir au progamète mâle *b*. — III, il y a eu fusion et la zygote est maintenant formée. IV et V, zygote à membrane verruqueuse (Mucoracée).

Les cellules qui donnent naissance chez les Coléochétacées aux gamètes mâles sont plus petites mais semblables aux appareils femelles allongés en bouteillle et qu'on appelle oogones; les gamètes mâles sont biciliés comme les zoospores. Dans le genre *Oedogonium*, on voit de petites zoospores émigrer et venir germer en plantules minuscules sur l'oogone. Ces microzoospores qui se fixent par un crampon semblable à celui de la plante nor-

male issue d'une grosse zoospore se subdivisent comme la zoospore normale mais s'arrêtent bientôt dans leur développement; les cellules supérieures de cette plantule donnent maintenant naissance à de petits gamètes de même forme que les macrozoospores et les microzoospores et nés de la même manière : l'homologie est donc complète. Seulement le gamète mâle résulte d'une division plus souvent répétée.

Chez les Algues rouges (Rhodophycées) les gamètes immobiles sont

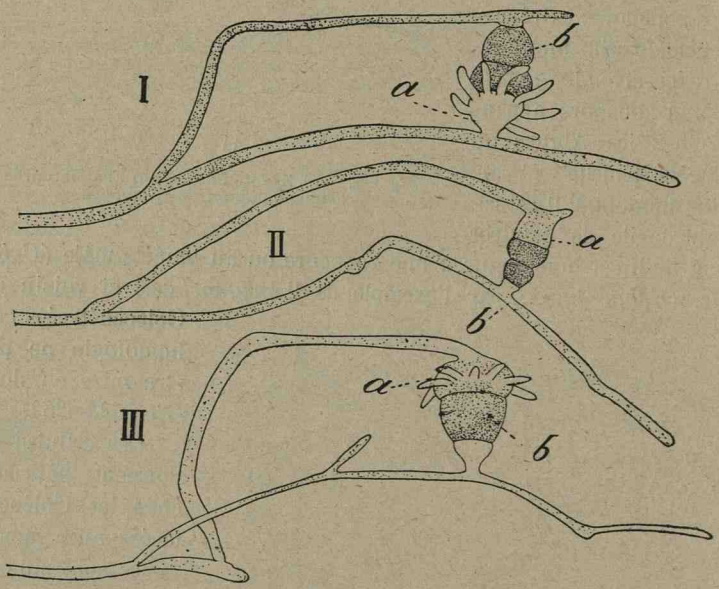


Fig. 633. — Hétérogamie de l'*Absidia spinosa*. II, deux progamètes inégaux sont en train de fusionner; *a*, progamète femelle; *b*, progamète mâle. I, III, de la cellule femelle naissent des processus qui vont entourer la zygote.
(Dessins de A. LENDNER.)

tout aussi évidemment l'équivalent des zoospores. Ainsi dans le genre *Batrachospermum* où au début du développement, s'intercale un état juvénile appelé *Chantransia*, on voit ce dernier se reproduire souvent par *monospores* nées dans un *monosporange (fig. 628)*. Le *Batrachospermum* qui s'implante sur ce protonema *Chantransia* porte deux variétés de monosporanges *Chantransia* et les gamétanges femelles transformés en *oogones* en forme de bouteille. L'homologie est ici évidente *(fig. 627)*.

Cependant il faut se garder de croire qu'il sera possible de trouver partout de semblables homologies entre les appareils de la reproduction

asexuée et les gamètes. Ainsi les *tétrasporanges* des Rhodophycées (Algues rouges) ne sont nullement homologues aux *gamétanges* des mêmes plantes; là le contenu est divisé en 4, ici il n'y a pas de division du contenu.

Quoi qu'il en soit, il est permis de conclure que les gamètes semblent dériver de zoospores par différenciation. Et d'autre part, il faut reconnaître que dans les groupes comme les Rhodophycées où il y a, à côté des gamètes, des sporanges à spores définies (tétrasporanges), ces derniers appareils n'ont aucune analogie avec les gamètes.

Il faut les homologuer aux tétraspores des plantes supérieures ; comme elles, les tétraspores des Algues rouges sont à noyaux réduits (commencement de la phase haploïque).

On a découvert récemment chez plusieurs Algues brunes deux phases, l'une haploïque à éléments sexués, l'autre plus robuste diploïque sans sexualité (Laminariées), d'après Sauvageau.

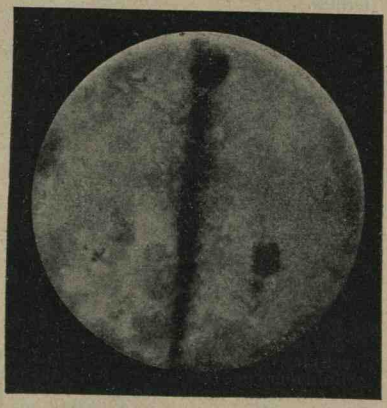


Fig. 634. — Photographie de deux thalles de Mucorinées hétérothalliques qui se sont rencontrés et ont formé des zygotes. Ce qui se voit à la ligne foncée du milieu.

Chez les Champignons, la sexualité se présente avec des caractères assez obscurs. Tandis que l'analogie des Monoblépharidées et des Algues est évidente *(fig. 629, 630)*, chez les Péronosporacées, les autres Phycomycètes, les homologies sont encore embrouillées. C'est peut-être chez les Saprolégniacées que l'on pourrait le plus facilement établir ces ressemblances entre le zoosporange d'*Achlya*, l'oogone multinucléé et la branche plurinucléée de l'anthéridie.

On a aussi chez ces mycètes des conjugaisons semblables à celles des Algues Chlorophycées (Mucorinées, Entomophthoracées) et qui y sont semblablement suivies de zygotes qui, s'entourant d'une membrane solide, constituent des états hibernants, durables, lesquels passent par une période de repos. On appelle de semblables cellules enkystées, hypnospores. On peut ici reconnaître comme chez les Algues déjà décrites des degrés insensibles menant de l'isogamie à l'hétérogamie. Souvent le prétexte à la sexualité est un simple contact de deux branches d'un Champignon siphoné. Alors au point de contact les deux filaments produisent deux processus égaux, les progamètes qui se soudent par leurs

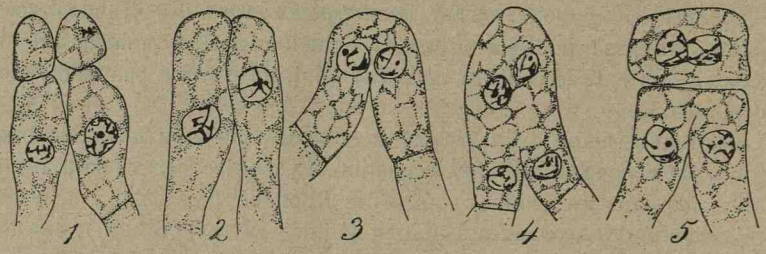


Fig. 635. — Formation des écidiospores dans les Urédinées; *1*, deux filaments avec cellules spéciales stériles, les deux pénultièmes ont chacune un noyau; *2*, les deux cellules (gamètes) se sont approchées; *3*, les cellules sont soudées et désormais le synkarion est constitué; *4*, le synkarion a subi une première division; *5*, la première écidiospore est formée. (D'après CHRISTMAN.)

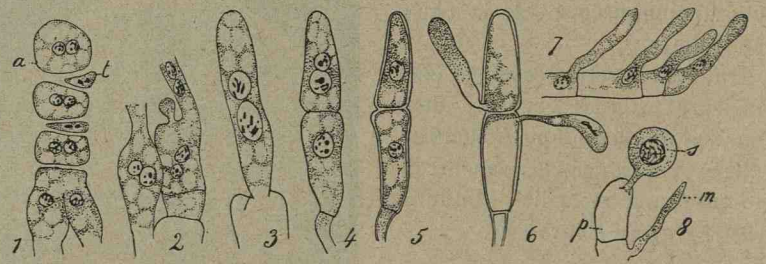


Fig. 636. — Synkarions et caryogamie dans les Urédinées. *1*, formation des écidiospores (α) et des cellules intercalaires (*t*) stériles, la cellule α est disséminée et produit des filaments à cellules munies de synkarions (*fig* 2) qui donnent naissance à des tubes en massue (*3*) cellule mère des téleutocytes (*4*); dans cette dernière le synkarion a disparu dans la cellule inférieure, tandis que dans l'autre la fusion va se faire; *5*, Téleutocytes zygotes; *6*, germination des dites; *7*, baside quadricellulaire d'une téleutocyte et produisant 4 stérigmates dans lesquels se dirige le noyau des cellules correspondantes; *8*, sommet d'une baside; *p*, dernière cellule qui a produit un stérigmate et une conidie; *m*, stérigmate de la troisième cellule de la baside. (D'après BLACKMAN.)

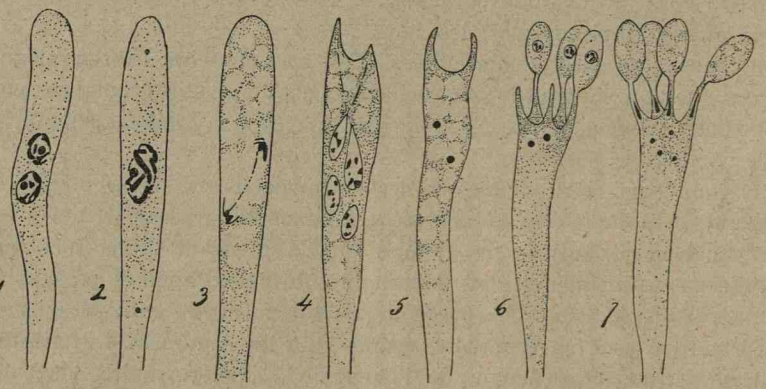


Fig. 637. — Caryogamie dans la baside non cloisonnée d'un Hyménomycète. *1*, baside avec synkarion; *2*, la caryogamie est faite; *3-4*, la division du noyau zygote s'est répétée deux fois; *5-7*, formation des stérigmates et des conidies dans lesquelles vont se rendre les noyaux. (D'après MAIRE.)

extrémités et, croissant, écartent les branches. Finalement se fait la conjugaison après que les progamètes se sont isolés par une cloison du filament qui leur a donné naissance. On peut voir les progamètes se

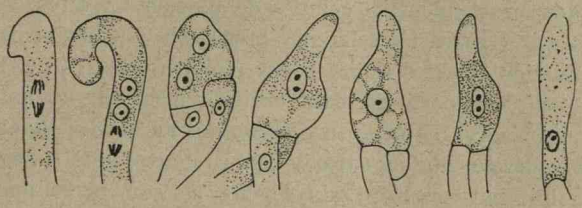


Fig. 638. — Formation de l'asque dans un *Peziza*. *1*, filament qui se recourbe et dans lequel se fait une mitose; *2*, stade plus avancé, seconde mitose; *3*, deux noyaux ont émigré dans le coude et sont séparés des deux autres par une cloison; *4*, caryogamie, les deux noyaux confondus, *5-8*, suite et allongement de la zygote qui va devenir asque. (Voir *fig.* 584.) (D'après DANGEARD.)

différencier au point de vue morphologique comme dans les genres *Zygorhynchus* ou *Absidia*. Mais il faudrait bien se garder de penser que parce que le caractère morphologique est plus apparent la différenciation physiologique serait plus parfaite. Nous connaissons beaucoup de Mucoracées chez lesquelles, sans différenciation morphologique importante, la différenciation physiologique est très marquée et même irréversible. Ce sont ces *Mucor* ou ces *Absidia* (Mucorinées hétérothalliques) qui ont leurs sexes séparés sur des plantes distinctes et lesquelles isolées sont incapables de produire des zygotes tandis que, associées, elles en donnent immédiatement.

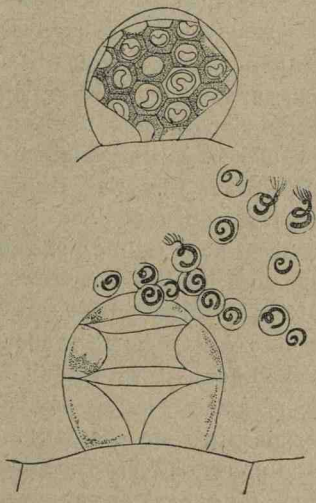


Fig. 639. — Anthéridie d'une Fougère. On voit l'enveloppe qui entoure les cellules mères des spermatozoïdes. II. Emission des cellules mères dans lesquelles se sont différenciés, aux dépens du noyau, les spermatozoïdes, qui sont spiralés et multiciliés.

Dans les Champignons Basidiomycètes il arrive souvent qu'à un stade déterminé deux cellules entrent en anastomose, le noyau d'une des cellules passe dans la voisine. Il n'y a cependant pas caryogamie et les deux noyaux (appelés *synkarion)* dans le développement ultérieur se diviseront par une mitose synchronique. Ainsi les cellules, descendant de cette cellule, auront toutes deux noyaux. Cette coexistence de deux noyaux persiste

(Phase diploïque à synkarion) jusqu'au moment où, dans un appareil spécial, ils effectuent une caryogamie.

On ne connaît pas chez toutes les Basidiomycètes quelle est exactement l'origine du synkarion. Chez les Urédinées il est certain que les deux noyaux proviennent de cellules de filaments voisins, et que leur rapprochement (fausse fécondation) précède la production des cellules de dissémination appelées *écidiospores* (écidiocytes) *(fig. 635)*; on sait aussi que cette écidiocyte germant ordinairement sur un autre végétal que celui qui a servi d'hôte au mycélium qui l'a formée (p. ex. *Berberis vulgaris)* se développant en parasite sur ce nouvel hôte (p. ex. *Triticum sativum)*, finit par produire aux dépens de son mycélium à cellules binucléées, des cellules dans lesquelles le synkarion disparaît par caryogamie. Ces dernières cellules (téleutospores, téleutocytes) sont donc des zygotes; il y a eu une caryogamie différée; elle a été suspendue à partir de l'écidiospore jusqu'au moment de la maturation de la téleutocyte *(fig. 635, 636)*. Ainsi les cellules des téleutospores des Urédinées sont des sortes d'œufs.

A la germination de la téleutospore il y a réduction chromatique et les sporodies (téleutoconidies) sont de nouveau univalentes.

Dans les Basidiomycètes Hyménomycètes, gros Champignons à chapeau, la caryogamie du synkarion se fait dans les cellules *basides* qui, par milliers, tapissent la surface des lames ou des tubes bien connus de ces plantes. Dans les deux cas la caryogamie est suivie d'une division qui aboutit à la production de quatre conidies maintenant uninucléées *(fig. 637)*. Chez les Basidiomycètes et les Protobasidiomycètes des noyaux s'unissent dans l'appareil appelé baside ou mieux dit dans le filament ou la cellule d'où procède la baside. Il est actuellement probable que chez les Basidiomycètes à chapeau (Agaricinées) les conidies des basides peuvent être de sexe différent et produire des mycéliums (filaments) de sexe correspondant. De même que chez les Mucorinées hétérothalliques, il se produit au contact des deux thalles des zygotes (caryogamie), ici au point de rencontre naissent des peridium (pieds terminés par un chapeau) : Phase diploïque (?).

La sexualité des Champignons-Ascomycètes est encore plus compliquée. Cependant, on sait que la production de l'asque, espèce de sporange à 4 ou 8 spores, est immédiatement précédée ou indirectement précédée d'une conjugaison de filaments différenciés ou d'une simple caryogamie. La valeur de ces conjugaisons est encore incertaine *(fig. 638)*.

On ne saurait donner ici de ces phénomènes de l'alternance des phases chez les Thallophytes qu'un résumé bien obscur. Car le mode de vie qui varie selon la phase et en particulier chez les Champignons parasites selon l'hôte permet parfois l'intercalation de formes secondaires

de reproduction, conidies proprement dites, oïdiospores, chlamydospores, etc., dont l'apparence et la durée varient de champignon à champignon.

Au milieu de toutes ces complications, on peut cependant découvrir quelques points fondamentaux : union de deux protoplastes ou au moins de deux noyaux plus ou moins parents, le plus souvent étrangers l'un à l'autre ou comme chez les Urédinées d'une parenté assez éloignée.

Chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, il n'y a plus de zoospores ni d'appareils qui les rappellent; on ne trouve que des tétraspores et des

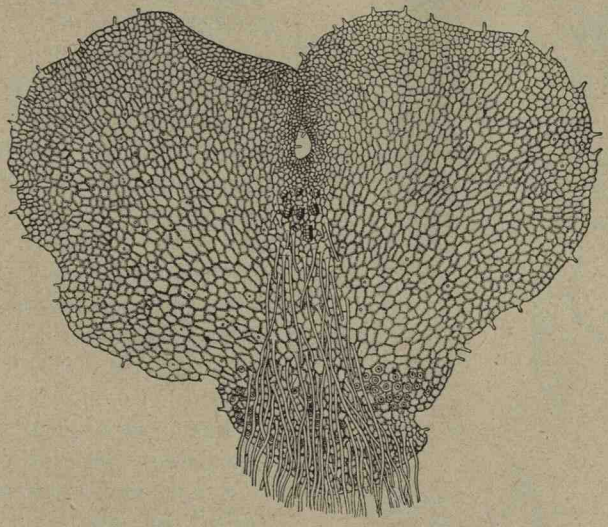


Fig. 640. — Gamétophyte (phase haploïque) de Fougère (Prothalle bisexué), au-dessous de l'échancrure on voit un groupe d'archégones, puis des rhizoïdes: en arrière les anthéridies. — Face inférieure.
(D'après Kny.)

gamètes. On a vu que les premières sont groupées dans des sacs appelés archidies; les gamètes sont contenus dans des sporanges particuliers, les gamétanges mâles ou *anthéridies*, les gamétanges femelles ou *archégones*. Il faut dès maintenant rappeler que les deux modes de reproduction par tétraspores et par gamètes sont localisés sur deux phases distinctes du végétal : le *gamétophyte* (phase haploïque) et le *sporophyte* (phase diploïque).

Le premier est, chez les Fougères, en forme de lame, il est à une seule assise de cellules sauf dans la partie centrale où se forme un coussinet *(fig. 640)*; il porte des anthéridies et des archégones à sa face postérieure. L'anthéridie est un zoosporange arrondi, à enveloppe pluricellu-

laire, dont le contenu est divisé successivement en spores. On y voit chacune des spores s'arrondir, par gélification des cloisonnements provisoires. Dans chacune de ces spores le noyau subit les modifications suivantes : Un corps protoplasmique, extérieur au noyau, considéré par les uns comme centrosome, s'allonge en une bande, c'est le *blépharoplaste;* le noyau lui-même prend une apparence vermiforme. C'est sur cette bande que viennent s'insérer des cils issus évidemment du plasma *(fig. 641-642)*. Lorsque le spermatozoïde est formé, il a ordinairement une forme plus ou moins spiralée; il porte une bande ciliée qui, spiralée elle-même, fait paraître le spermatozoïde comme portant un bouquet de cils *(fig. 643)*.

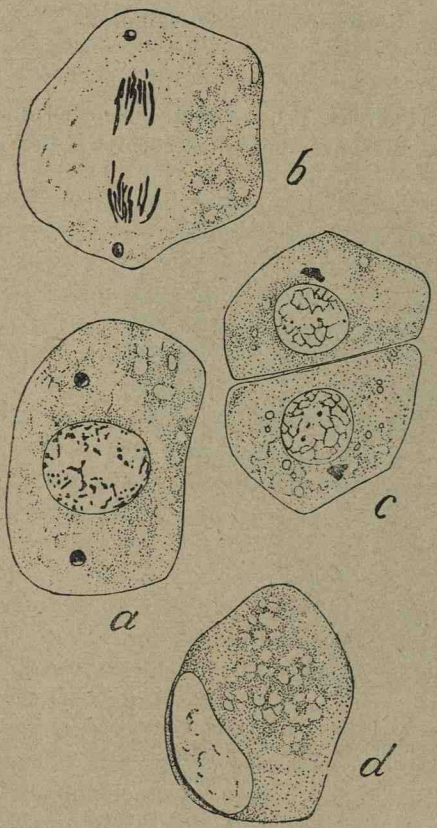


Fig. 641. — Spermatogénèse dans le *Marsilia vestita* (Fougère aquatique, Hydroptéridée); *a*, cellule dans laquelle les deux centres se sont éloignés à une certaine distance du noyau; *b*, caryocinèse qui va aboutir à la formation des deux cellules *spermatides; c*, ces deux spermatides sont formées et à côté de chaque noyau il y a un centre (blépharoplaste) qui s'allonge *(fig. e) fig. d.*

Chez les Bryophytes, le développement du spermatozoïde est analogue, mais il n'y a que deux cils *(fig. 645)*. Quelques Ptéridophytes ont également les spermatozoïdes à deux cils (Lycopodiacées, Sélaginellacées).

Quant aux *archégones*, ils varient peu; une cellule superficielle du prothalle proémine légèrement, se subdivise en deux étages, le *col* et le *ventre;* la cellule supérieure souvent se bombe vers l'extérieur puis se subdivise par des cloisons anticlines; lorsque ce bec est bombé, un cloisonnement intervient qui découpe une cellule interne dite cellule de *canal du col.* L'étage inférieur se subdivise à son tour en deux cellules inégales, la cellule *oosphère* (gamète femelle) et sa cellule sœur, la *cellule de canal du ventre.*

Cet archégone se retrouve sur le prothalle femelle de toutes les Ptéri-

dophytes, et puis aussi chez les Gymnospermes, où il subit quelques modifications, en particulier, le col étant enfoncé dans les tissus, la cellule de canal du col disparaît; mais la cellule de canal du ventre persiste.

Celui des Bryophytes en diffère par l'allongement du col, la pluralité des cellules de canal du col et aussi par son mode de développement (v. *fig. 646*). C'est une des particularités les plus remarquables des Archégoniates (Bryophytes, Ptéridophytes, Gymnospermes) que la persistance dans toutes les séries de cet appareil avec son col, son œuf et sa cellule de canal du ventre.

Plusieurs auteurs ont

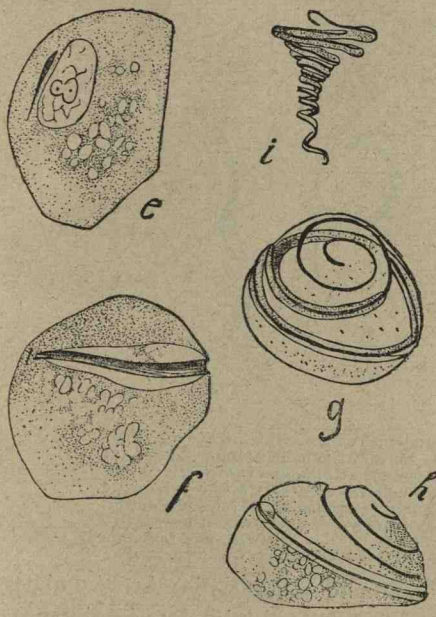


Fig. 642. — Id. suite; *f*, on voit le blépharoplaste devenu une bande concave du côté extérieur et entourant le noyau; *g*, le noyau est devenu allongé vermiforme; tout autour le blépharoplaste forme une bande (noire); *h*, id., *i*, corps du spermatozoïde. (D'après Shaw.)

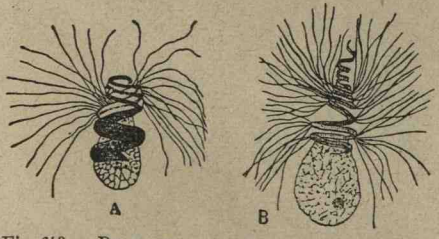


Fig. 643. — Deux spermatozoïdes adultes. *A*, d'une Fougère (Polypodiacée) *Onoclea struthiopteris*; *B*, de *Marsilia vestita*, on voit à l'arrière une vésicule protoplasmique; les cils naissent de la surface du blépharoplaste. (D'après Mottier.)

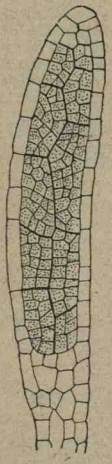


Fig. 644. — Jeune anthéridie de Mousse (*Atrichum*), on voit l'enveloppe unisériée de l'anthéridie; au sommet les cellules dont la gélification fera la déhiscence; le tissu gamétogène est en gris (spermatides). (D'après Müller.)

considéré les cellules de canal du col, la cellule de canal du ventre et l'oosphère comme tout autant d'oosphères en puissance et, par consé-

quent, tout l'intérieur de l'archégone des Bryophytes comme des Ptéridophytes comme l'homologue du tissu gamétogène de l'anthéridie. (Comparez I et III, *fig. 646.)*

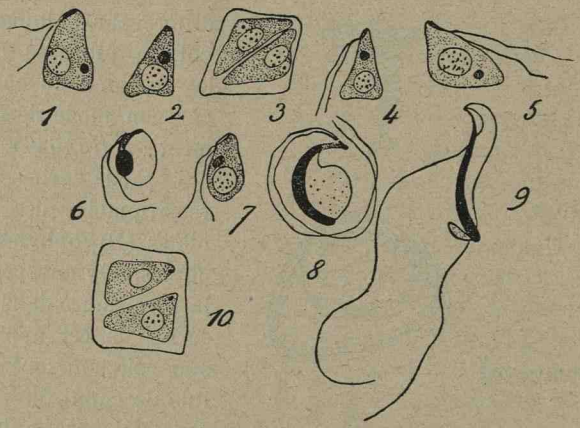


Fig. 645. — Origine et développement du spermatozoïde du *Marchantia polymorpha ; 1.* jeune spermatozoïde, le blépharoplaste est en noir au point d'insertion des deux cils ; 2, id. sans les cils : *3*, cellule mère des spermatides ; on voit les centres situés à l'extérieur du noyau ; *4*, comme *1* ; *5*, id. ; *6. 8. 9.* stades du développement du spermatozoïde bicilié ; *10*, deux jeunes spermatides dont les centrosomes sont déjà au sommet. (D'après Ikeno).

Le spermatozoïde n'est donc le plus souvent chez les Archégoniates qu'une partie de la cellule mère (spermatide) qui lui a donné naissance ;

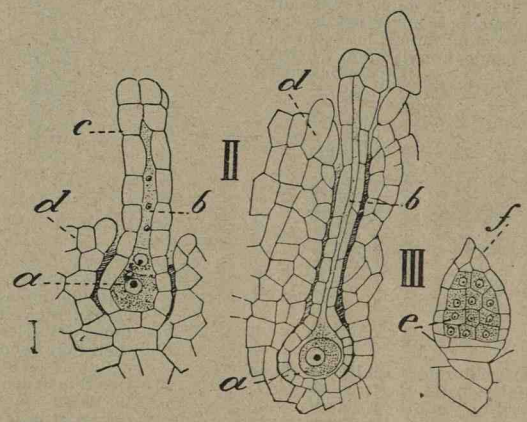


Fig. 646. — Archégone enfoncé dans le thalle ; *d*, tissu du thalle qui s'élève tout autour de l'archégone ; *a*, oosphère ; *b*, cellules du canal du col ; *c*, cellules du col ; II. archégone plus avancé ; les cellules de canal sont dissoutes, l'oosphère s'est arrondie. III, début de la formation de l'anthéridie ; *f*, enveloppe ; *e*, cellules mères des spermatozoïdes (*Riccia*, Hépatique). (Campbell)

on ne saurait par conséquent l'homologuer complètement aux gamètes mâles des Algues, qui sont des cellules entières. Il n'est pas probable que le spermatozoïde puisse être théoriquement dérivé du gamète mâle

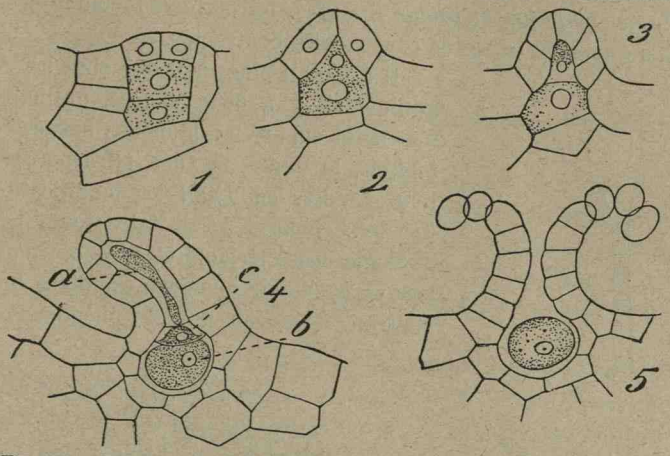


Fig. 647. — Développement de l'archégone sur le prothalle de l'*Osmunda regalis* ; *1*, division en trois étages, le supérieur deviendra le col, la cellule moyenne se divisera une première fois (*fig. 3*) lorsque le col sera formé, puis se séparera une cellule de canal du col; *4*, archégone presque adulte; *a*, cellule de canal du col; *e*, cellule sœur de l'œuf, nommée cellule de canal du ventre; *b*, oosphère; *5*, archégone prêt à être fécondé. la cellule de canal du col et la cellule de canal du ventre sont dissoutes; il y a au fond, l'oosphère, les parois du col sont recourbées vers l'extérieur.

(Sadebeck.)

des Algues. De même l'archégone est un appareil *sui generis* qui n'a, avec l'oogone, que de lointaines affinités. Ce ne serait guère que chez

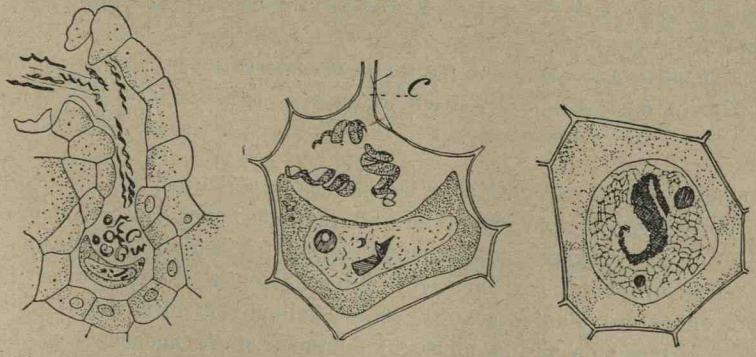


Fig. 648. — Fécondation de l'oosphère d'une Fougère, l'*Onoclea sensibilis* ; *1*, archégone dont le col ouvert attire par chimiotactisme les spermatozoïdes spiralés; on en voit devant l'orifice et d'autres pénétrant jusqu'à l'œuf, en forme de croissant; 2, base de l'archégone ; en *c*, le col comprimé, au-dessous trois spermatozoïdes, dans l'oosphère on voit une portion de spermatozoïde (bande); *3*, oosphère dont le noyau réticulé contient le spermatozoïde et des nucléoles. (D'après Shaw.)

les Fucacées qu'on pourrait trouver une espèce d'homologie. Chez ces plantes, l'oogone se divise en 8 cellules par 3 divisions successives. Mais, ordinairement, un certain nombre de ces cellules ne deviennent pas des œufs mais sont plus ou moins détruites *(Himantalia 1, Pelvetia 2, Ascophyllum 4, Fucus 8 œufs)*, les œufs rudimentaires n'existent plus que sous forme de corpuscules contractés.

Il a été dit plus haut que chez les Archégoniates il y a deux phases, ordinairement nettement séparées : la phase sexuée, *gamétophyte*, la phase asexuée, *tétrasporophyte* à 2 n. Etudier en détail les modifications de ces deux phases serait faire toute la morphologie des Ptéridophytes; nous nous bornerons à choisir quelques exemples qui permettront de comprendre le phénomène mor-

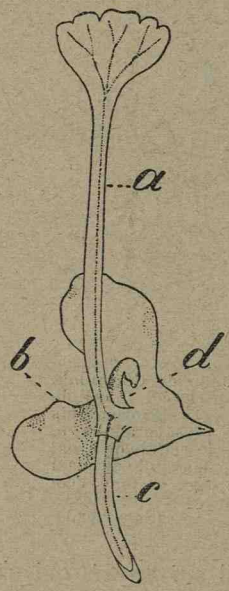


Fig. 649. — Prothalle de *Pteris cretica* qui a produit un embryon; *b*, prothalle en forme de cœur : *a*, première feuille ou cotylédon (*a*) du sporophyte; *c*, racine du même; d, seconde feuille enroulée en crosse née sur la tige rudimentaire.

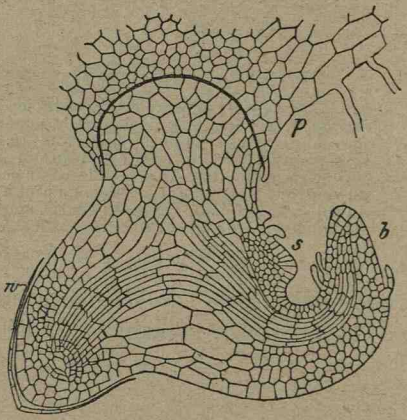


Fig. 650. — Développement de l'embryon d'une Fougère : *p*, prothalle dans lequel s'engage le pied du suçoir; *w*, racine : *b*, cotylédon ; *s*, tige (v. 640). (HOFMEISTER.)

phologique de la sexualité chez les plantes supérieures.

Mais il convient de répéter ici que cette alternance des deux phases, celle à n chromosomes, le gamétophyte, celle à deux n chromosomes, le tétrasporophyte, correspondent dans l'essentiel à ce qui se fait chez toutes les plantes sexuées, tant Thallophytes qu'Archidiophytes. Selon le mode de vie, la phase haploïque à n chromosomes est biologiquement prédominante (Algues vertes, Bryophytes) ou au contraire le stade à 2 n chromosomes le plus essentiel, le plus durable (Diatomacées, Laminariacées, Ptéridophytes, Spermaphytes). Il est

important de bien se rendre compte que cette alternance qui est surtout nucléaire peut s'exprimer par des phases morphologiques d'aspect varié. On trouvera à la fin de ce volume une table exprimant, pour autant qu'on le sait, ces homologies.

L'œuf a été fécondé, c'est-à-dire le spermatozoïde attiré par l'action d'une substance chimique ionisée (v. *fig. 648)* a pénétré par l'archégone dont le col s'est ouvert et il s'est uni à l'œuf.

Dans le schéma *(fig. 649, 650)* on a représenté le lien qui unit les deux phases au début.

L'œuf fécondé se subdivise, donne naissance à un corps pluricellulaire, l'*embryon*. Cet embryon chez les Fougères se différencie de bonne heure en 4 parties; 1° le suçoir par lequel il reste attaché au gamétophyte; 2° le cotylédon ou première feuille; 3° la plumule ou bourgeon terminant la tige rudimentaire *(fig. (649* et *650);* 4° une racine qui a percé la base de l'embryon.

Cette nouvelle plante diffère de la précédente (gamétophyte) en première ligne parce qu'elle est, anatomiquement parlant, beaucoup plus compliquée : la tige portera des feuilles; de cette tige naîtront de vraies racines, tandis que le gamétophyte est un corps cellulaire analogue à une algue prenant l'eau au moyen de poils (rhizoïdes) et dépourvu de vraie tige, de vraies feuilles ou de racines *(fig. 640)*.

Les prothalles ou gamétophytes des Fougères (Ptéridinées) sont hermaphrodites ou unisexués. Les mâles sont plus petits que les femelles. Le transport de l'anthérozoïde se fait par l'intermède de l'eau retenue entre le sol et la lame verte du prothalle.

Ceux des Equisétacées sont unisexués, le prothalle femelle plus grand, le mâle plus petit; ils sont fortement lobés. Dans les *Lycopodium* et les Fougères Ophioglossacées ces prothalles sont tubérisés et non en thalle foliacé; ils sont associés en mycorhizes à des champignons qui pénètrent dans leurs cellules et au moyen desquels ils utilisent l'humus des troncs ou des forêts dans lequel ils végètent. Ce sont des appareils incolores, souterrains, saprophytes. Tous ces gamétophytes naissent à partir de tétraspores *(fig. 540-542)*.

Sporogénèse chez les Ptéridophytes et les Spermaphytes.

Les tétraspores sont renfermés dans les archidies (logettes) qui se forment sur les feuilles. Chez les Fougères et les Equisétacées à la face inférieure et au bord des feuilles, chez les Lycopodinées à la face supérieure des feuilles. Ces archidies sont des excroissances du limbe issues

tantôt à la façon d'un poil, c'est-à-dire à partir d'une cellule épidermique unique (seulement chez les Ptéridinées modernes) *(fig. 651)* ou plus ordinairement à la manière d'un lobe, c'est-à-dire comme une excroissance pluricellulaire *(fig. 652)* (Marattiacées, Ophioglossacées, Equisétacées, Lycopodinées, Spermaphytes). Quelle qu'en soit l'origine on y distingue une enveloppe à une ou plusieurs couches, puis l'*archéspore* qui s'est différenciée en tétrasporanges (cellules mères des spores) et en *cellules transitoires*, homologues aux précédentes mais qui disparaîtront à mesure qu'elles seront absorbées par les tétrasporanges en voie de développement. Dans l'archidie-poil des Filicinées les appareils se développent selon le schéma donné dans les *fig. 651.*

Ce tétrasporange ou cellule mère des spores possède, comme le sporophyte qui lui a donné naissance, un noyau diploïque. La première

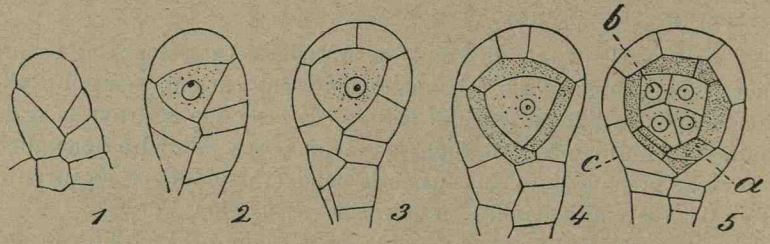


Fig. 651.— Origine et développement de l'archidie-poil d'une Polypodiacée : *1*, au sommet du poil une cellule mère tétraèdrique, qui se divise en détachant tout d'abord un segment externe (*fig. 1*). Les cellules qui entourent maintenant la cellule tétraédrique centrale (archéspore) se multiplient par cloisonnement radial. L'archéspore détache des segments parallèles à sa surface, ce qui produit une assise de cellules stériles (*4-5*). Cette assise se dédouble (*a, 5*) et la cellule sporigène se divise pour produire un nombre variable de tétrasporanges (*5*).

division, qui est appelée fausse mitose ou caryocinèse hétérotypique, se passe ainsi : les chromosomes en nombre double, par exemple 8, à la prophase, s'accolent deux par deux et constituent ce qu'on appelle des chromosomes bivalents. Ces 4 chromosomes bivalents vont se disposer à l'équateur du fuseau à la métaphase (fausse réduction, réduction apparente), alors ils paraissent se dédoubler longitudinalement, tandis qu'en réalité ils se dissocient simplement comme fausse mitose pendant l'anaphase. Quatre vont vers l'un des pôles, quatre vont vers l'autre pour former les deux noyaux *réduits*. A la seconde phase qui, cette fois-ci, est une vraie mitose, ces chromosomes univalents se divisent longitudinalement au cours d'une mitose ordinaire.

Chez les Sélaginelles, qu'on nomme à cause de ce caractère, hétérosporées, on voit qu'il se forme sur la face supérieure des feuilles sporogènes deux sortes d'archidies, la *micrarchidie*, et la *mégarchidie*, chacune isolée à la base du sporophylle correspondant. Tandis que

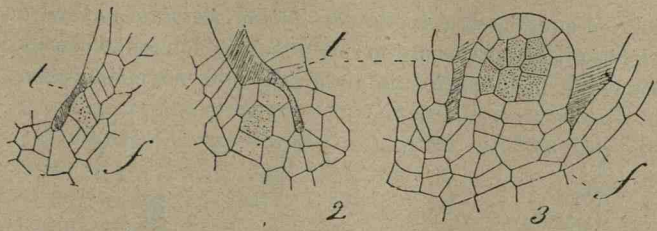


Fig. 652. — Origine de l'archidie dans le *Lycopodium Selago*. Ces sections passent par l'insertion du sporophylle sur la tige *t*; *f*, base du sporophylle; *1*, une cellule épidermique a grossi (en pointillé); *2*, cette cellule s'est divisée en trois étages dont l'intermédiaire deviendra tissu sporifère; *3*, aux dépens de l'étage supérieur s'est fait un épiderme, l'étage intermédiaire a multiplié ses cellules, l'inférieur a constitué un socle. (Bower).

dans la *micrarchidie* tous les tétrasporanges se développent, chez les *mégarchidies* une seule cellule mère (tétrasporange) produit des spores *(fig. 655)*.

On devrait s'attendre à ce que hors de ces tétraspores de *Selaginella* sorte un prothalle à la façon de celui des Filicinées; mais nous assistons ici à une inclusion remarquable du gamétophyte. Déjà dans l'archidie la germination de la tétraspore commence, mais le gamétophyte tout d'abord reste inclus dans la tétraspore. La microtétraspore donne naissance à un prothalle rudimentaire comprenant une seule cellule sur laquelle est insérée une anthéridie paucicellulaire. On comprendra mieux cette réduction si on sait que dans

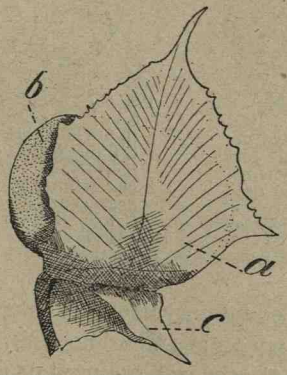


Fig. 653. — Sporophylle du *Lycopodium annotinum*; *a*, limbe; *b*, archidie; *c*, appendice dorsal.

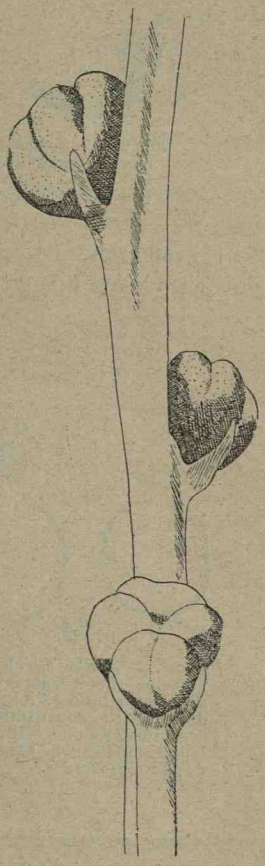


Fig. 654. — *Psilotum triquetrum*; branches portant des feuilles bifurquées rudimentaires et des groupes concrescents d'archidies (3 synarchidies).

les Filicinées aquatiques (*Azolla caroliniana*, *Salvinia natans*, ou *Marsilia salvatrix*), la microspore germe aussi en donnant naissance à un prothalle réduit inclus et à une anthéridie plus ou moins exserte (*fig.*

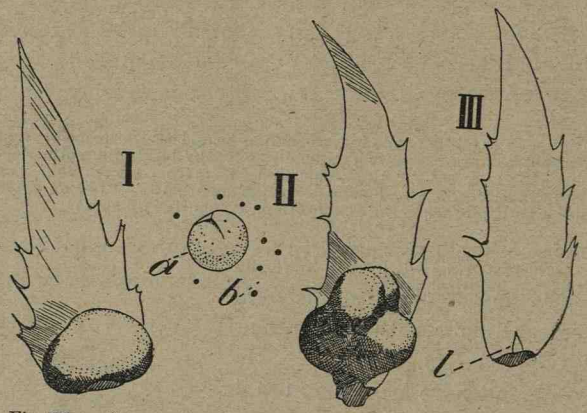


Fig. 655. — *Selaginella selaginoides* ; I, micro-archidie à l'aisselle d'un sporophylle, II, mégarchidie à la base d'un sporophylle, les quatre mégaspores ont donné à l'archidie une apparence bosselée; *a*, mégaspore; *b*, microspore.

656). L'anthéridie est ici représentée par quelques cellules mères de spermatozoïdes et une enveloppe, le prothalle par une cellule support et

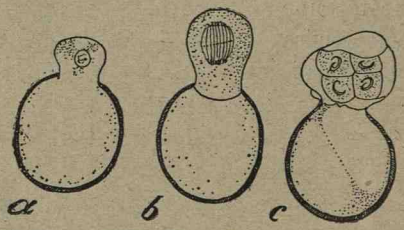


Fig. 656. — *Azolla filiculoides*. Fougère Hydroptéridée (hétérosporée); *a*, microspore qui pousse un tube germinatif court : *b*, division du noyau; *c*, constitution de l'anthéridie qui comprend ici une cellule support, une enveloppe à une couche et quelques cellules mères de spermatozoïdes.

(D'après CAMPBELL.)

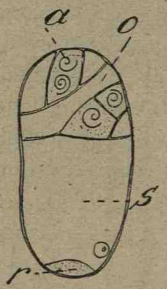


Fig. 657 — *Salvinia natans* ; *r*, cellule prothallienne rhizoïde; *s*, cellule support de l'anthéridie, qui comprend des cellules stériles et des cellules fertiles. Comparez avec le pollen de *Cycas* (microspore).

parfois une petite cellule qui a la valeur d'un rhizoïde. Les petits prothalles unicellulaires terminés par une seule anthéridie sont l'extrême limite de la réduction du prothalle mâle souvent rudimentaire des Filicinées (*fig. 656, 657*).

Une réduction semblable, mais beaucoup moins excessive s'observe lors de la germination de la *mégatétraspore* des *Selaginella*. Celle-ci germe et s'ouvre; mais déjà son contenu s'était divisé en un double tissu prothallien, le gamétophyte. Dans la partie supérieure à la surface se sont formés les archégones : la partie profonde multinucléée ne s'organise en un tissu que plus tardivement. Pour que la fécondation puisse avoir lieu, il faut que microspores et mégaspores germent dans le voisinage l'un de l'autre : la microspore s'étant ouverte, les spermatozoïdes biciliés sont transportés par l'eau vers la mégaspore qui est béante et laisse apercevoir les archégones. Les spermatozoïdes pénètrent dans le col de l'archégone, l'œuf est fécondé et il se développe en un embryon, lequel est poussé par un suspenseur dans le tissu nourricier en voie de développement *(fig. 660-661)*.

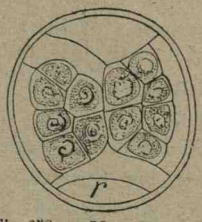


Fig. 658 — *Marsilia salvatrix.* Microspore contenant une cellule prothallienne rhizoïde (*r*) et une double anthéridie dont chaque cellule contient un spermatozoïde. (D'après Campbell.)

Ce qu'il y a de remarquable dans le cas des *Selaginella*, c'est le fait de la germination hâtive de la tétraspore. Cette germination se faisant dans la spore, le prothalle se trouve forcé de se mouler à la tétraspore.

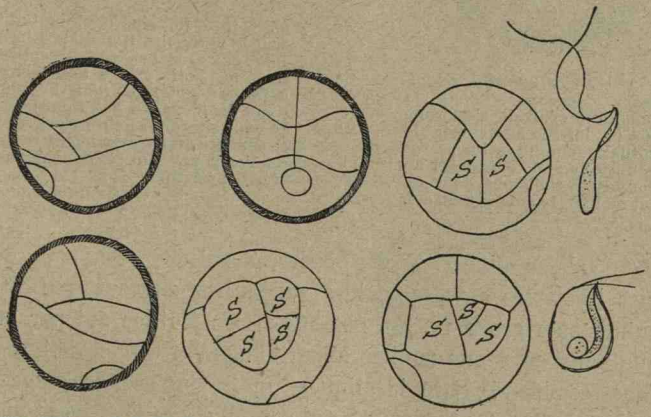


Fig. 659. — *Selaginella Kraussiana.* Divers aspects de la microspore ; la petite cellule est la cellule prothallienne rhizoïde, celle qui, dans le pollen des Gymnospermes et des Angiospermes, produit le tube (rhizoïde) ; *s*, *s*, cellules mères des spermatozoïdes biciliés. (D'après Belajeff.)

On remarquera en outre que si dans la micrarchidie il y a beaucoup de *micro-tétraspores*, dans la mégarchidie un seul tétrasporange de tout l'archéspore se développe.

Enfin les prothalles, tant mâles que femelles, sont inclus dans des tétraspores. Cette réduction de l'appareil prothallien et son inclusion dans la spore s'accentue encore chez les Ptéridospermes, les Cycadales et les autres Gymnospermes.

On nomme ici *logettes* les micrarchidies; elles sont également portées sur des feuilles, parfois sur des feuilles très modifiées. Chez les Ptéridospermes (fossiles) il arrivait que micrarchidies et macrarchidies naissaient sur des feuilles du type filicéen à peine modifiées *Sphenophyllum, Neuropteris, Alethopteris etc. Rhachiopteris, Lagenostoma)*, mais chez les Spermaphytes actuels les sporophylles sont des feuilles ordinairement très modifiées. Ceci s'observe aussi chez beaucoup de Ptéridophytes lesquelles ont des feuilles végétatives souvent très différentes des feuilles sporigènes (v. *fig. 662-663)*. Ces feuilles qui par la définition que nous en avons donnée appartiennent à la génération asexuée devraient, semble-t-il, être identiques, qu'il s'agisse de *méga-* ou de *microsporophylles*. Or il n'en est rien; le plus souvent, avant même que dans leurs archidies se soient formées les tétraspores, mâles ou femelles, on peut prédire si ces dernières seront d'un sexe ou de l'autre. Si donc il y a préparation de longue date pour aboutir à la production de l'élément sexuel, c'est que *le caractère sexuel est déjà déterminé dans le sporophyte* ou tout au moins dans la feuille qui portera les tétraspores mâles ou femelles. On verra dans la suite que cette détermination du

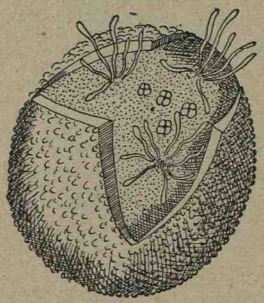


Fig. 660. — *Selaginella selaginoides.* Mégaspore dont la membrane épaissie s'est rompue et laisse apercevoir le prothalle femelle inclus; trois groupes de poils encadrent un groupe d'archégones dont on voit en haut le sommet du col.

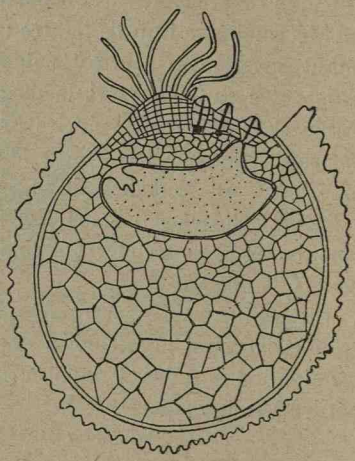


Fig. 661. — *Id.*, section longitudinale; on voit la différenciation du prothalle en cellules gamétogènes, en haut celles qui portent les poils et les archégones et les cellules végétatives (voir les homologues dans la mégaspore d'*Ephedra (fig. 710)*. Deux archégones ne sont pas fécondés; de l'oosphère du troisième part le suspenseur de l'embryon qui s'enfonce dans le tissu stérile nutritif.

(D'après Bruchmann.)



Fig. 662. — *Blechnum; a*, sporophylle dont les ramifications des feuilles portent à leur face inférieure un grand nombre d'archidies-poils; il y a au sommet une portion stérile comme au sommet de beaucoup d'étamines des plantes supérieures; *b*, feuille assimilatrice ordinaire dont le développement des lobes foliaires n'a pas été entravé par l'apparition des archidies *(Blechnum capense)*.



Fig. 663. — Fronde de l'*Osmunda regalis* dont le sommet est en partie transformé en sporophylle; on voit qu'avec l'apparition des archidies le limbe se réduit; on peut constater tous les intermédiaires.

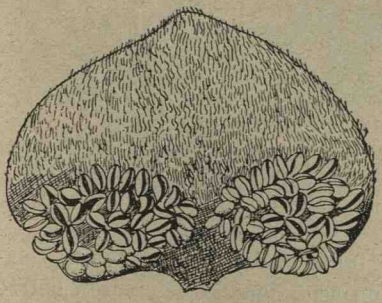


Fig. 664. — *Stangeria paradoxa* (Cycadacée). Microsporophylles qui sont disposés en cônes à écailles très serrées; l'une de ces écailles, étamine, portant vers sa base deux groupes de micrarchidies logettes.

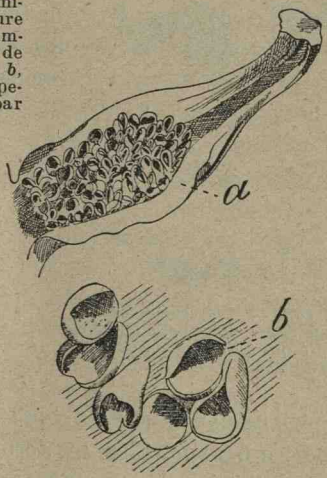


Fig. 665. — *Encephalartos Altensteinii* (S. Afr.). Microsporophylle vu de la face inférieure; *b*, logettes ouvertes et qui ont laissé sortir leur pollen.

sexe va parfois jusqu'à la plante sporophyte tout entière, qui peut alors s'appeler mâle ou femelle. En disant donc que le sporophyte est asexué on veut seulement dire que le caractère sexuel n'y est point apparent. Il y est cependant en puissance ou même manifesté dans le *Ginkgo*, le *Juniperus Sabina*, le Houblon, les *Salix*, etc., dont les *sporophytes* peuvent être appelés mâles ou femelles et ne portent au moment de la floraison que mégasporophylles ou microsporophylles.

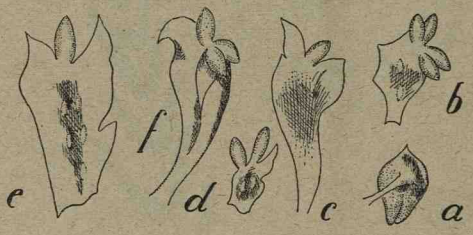


Fig. 666 — Microsporophylles tels qu'on les trouve parfois à la base des fleurs (chatons) mâles; *a*, étamine du type habituel, le limbe n'est représenté en haut que par un appendice court : deux archidies pendantes; *b*, limbe portant 4 archidies; *c*, l'archidie ici est un lobe de feuille homologue aux lobes stériles; *d-f*, id. *(Ginkgo)*.
(D'après un dessin de A. Sprecher)

On appelle *carpelles* les mégasporophylles des Spermaphytes et *étamines* les microsporophylles.

Chez les Cycadées les étamines sont porteurs de plusieurs archidies qui naissent du côté inférieur du microsporophylle; ces sacs sporigènes sont souvent groupés en rosettes dispersées sur la face ou disposés en deux zones laissant le long de la ligne médiane un espace nu *(fig. 664-665)*. Chez les Conifères, ces microsporophylles sont réduits à une petite lame foliacée courtement pétiolée *(fig. 667, 668)*. Cette partie foliacée diminue comme dans l'étamine des *Pinus* ou des *Abies* où elle n'apparaît nettement qu'au sommet de l'étamine sous forme d'un appendice triangulaire ; elle est réduite à un faible rudiment comme dans l'étamine des *Ginkgo*. Chez ces derniers, on peut, dans la fleur mâle, suivre les modifications par lesquelles on a l'image de cette transformation. En effet, on trouve souvent, à la base des bourgeons mâles, des écailles qui ont encore conservé une partie importante du limbe *(fig. 666)*.

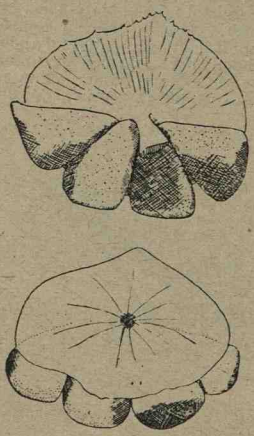


Fig. 667. — *Libocedrus decurrens.* Microsporophylle à limbe pelté qui porte 4 logettes (Conifère).

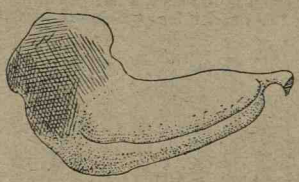


Fig. 668. — *Pinus* sp. Microsporophylle à limbe réduit portant deux logettes unies au limbe sur presque toute la longueur.

Chez les Angiospermes, les micrarchidies sont groupées ordinairement par deux (logettes) en un *synarchidium*. Chaque étamine comprend par conséquent le plus souvent quatre archidies groupées en deux synarchidies. Sa forme générale est la suivante: Un *filet* qui représente la portion inférieure stérile du sporophylle; un corps massif plus ou moins foliacé sur lequel on remarque des excroissances, les synarchidies, ordinairement au nombre de deux; le tissu sur lequel sont insérés ces sacs est appelé *connectif;* il dépasse parfois la région sporifère ou conserve encore plus ou moins le caractère foliacé *(fig. 671, 672, 673)*.



Fig. 669. — ***Ginkgo biloba*** Rameau-inflorescence mâle; à l'aisselle des feuilles écailleuses scarieuses externes naissent des axes (fleurs) qui portent beaucoup de sporophylles mâles; le centre de l'inflorescence a des feuilles du type ordinaire mais qui n'ont pas de fleurs mâles à leur aisselle.

Une section faite à travers ce dernier complexe qu'on appelle communément une *anthère* montre les couches suivantes: Un épiderme unisérié; un hypoderme différencié en cellules trachées qui fonctionne comme tissu de déhiscence. Les cellules de ce dernier sont ordinairement épaissies inégalement par des cordons cellulosiques qui font saillie du côté interne, le plus souvent ces derniers sont disposés en corbeille *(fig. 674)* dessinant par leur confluence, du côté des loges, un fond épaissi uniforme ou ponctué duquel partent des lanières ou des bandes qui se marquent sur les parois latérales et sur la face épidermique comme les rayons d'un panier *(fig. 676)*; le nombre de ces bandes peut être moindre et celles-ci peuvent se réunir sur la face intérieure en une seule ou plusieurs bandes *(fig. 675)*. Dans d'autres, ces épaississe-

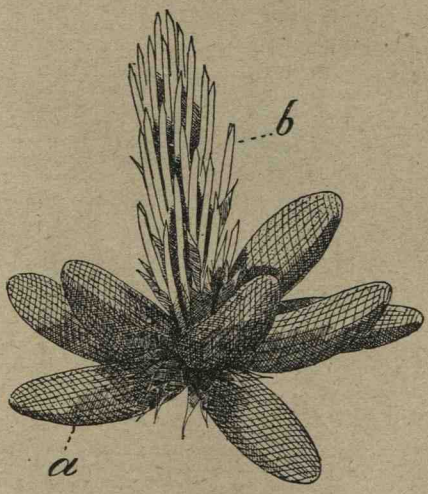


Fig. 670. — Pousse d'un *Pinus* qui porte des rameaux courts, *b*, à deux feuilles non encore étalées; les chatons mâles sont donc homologues à ces rameaux courts car ils sont identiquement placés sur l'axe principal; ce sont des axes portant un grand nombre de microsporophylles (étamines).

ments alors spiralés rappellent ceux des hydrocytes typiques *(fig. 675)*. On remarque ensuite autour des archidies deux assises dont l'externe se détruit rapidement, et dont l'interne se développe en *assise transitoire* comprenant des cellules tout d'abord gorgées de réserves, plus tard hypertrophiées, et à noyau en voie d'altération et qui servent de nourriture aux tétrasporanges. Enfin quatre groupes de tétrasporanges. Les tétraspores naissent sur le type des tétraspores des Archidiophytes en général. La division de la cellule mère se fait tantôt en deux temps (Monocotylédonées) tantôt d'une manière simultanée (Dicotylédonées). Cette différenciation s'est sensiblement effectuée à la façon de l'archidie du type des Lycopodinées *(fig. 652)*.

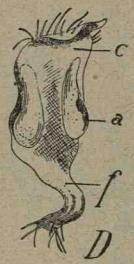


Fig. 671. — Vinca minor. Etamine insérée sur la corolle; *f*, filet; le limbe *c* porte sur sa face antérieure deux diarchidies longitudinales.

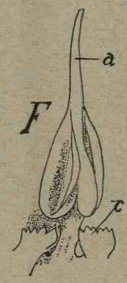


Fig. 672. — Soldanella alpina. Etamine à court filet, *a*, anthère s'ouvrant par deux fentes longitudinales; le microsporophylle se prolonge en une lame amincie *a*.

Les tétrasporanges (ou cellules mères du pollen) forment leurs tétraspores (ou grains de pollen) sensiblement de la même façon que chez les Ptéridophytes *(fig. 677* et *593)*. Les parois des cellules mères (tétrasporanges) se gélifient et finissent par disparaître ; chaque protoplaste de tétraspore s'entoure d'une membrane propre. Celle-ci est souvent plissée ou ornée de sculptures variées *(fig. 680-682))*.

Dans la membrane de la microspore on remarque deux couches, l'une externe ordinairement pectosique, l'autre interne ordinairement cellulosique. En outre, parfois la surface de la microspore est cutinisée. La cuticule peut

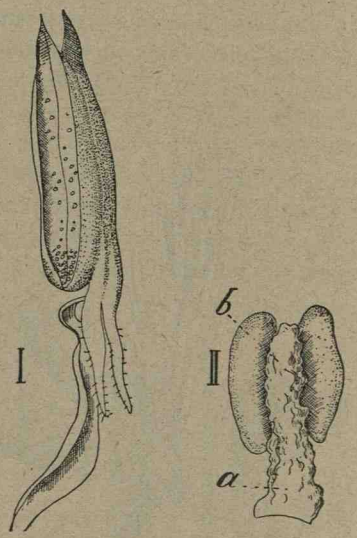


Fig. 673. — Etamine de *Calluna vulgaris;* filet courbé élastiquement ; anthère s'ouvrant par des fentes longitudinales : on voit à l'intérieur de la loge le résidu des grains de pollen. Le dos de l'anthère est prolongé en deux appendices qui ont donné aux plantes qui les possèdent le nom de « Bicornes ». II, étamine à filet épais de *Sambucus Ebulus; b*, connectif charnu.

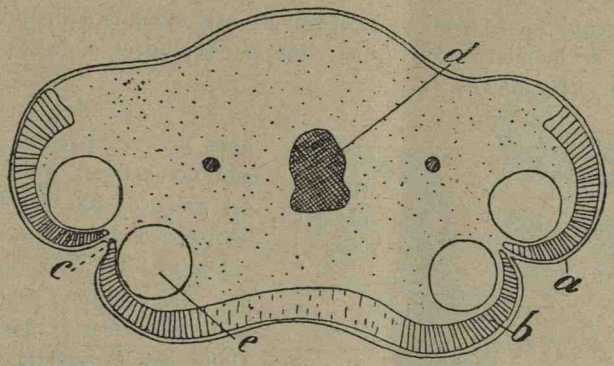


Fig. 674. — Section transversale dans l'anthère du *Magnolia Yulan* ; *a*, épiderme; *b*, assise à cellules de déhiscence dont la paroi est renforcée par des épaississements disposés en corbeille ou en réseau ; *c*, point où cette assise est interrompue par des cellules à parois minces d'où se fera la rupture; *d*, faisceau médian du microsporophylle ; *e*, 4 logettes c'est-à-dire 4 groupes de tétrasporanges.

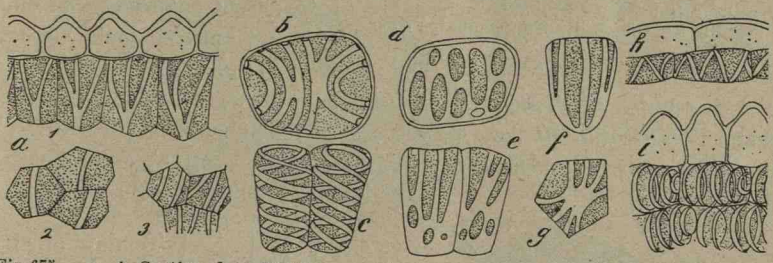


Fig. 675. — *a*, 1, Section dans l'épiderme et la couche à hydrocytes du *Salvia glutinosa*, 2, face postérieure, 3, péricline antérieure de ces dernières; *b*, péricline postérieure de la couche à *H*, du *Plumbago capensis* ; *c*, vue latérale d'un *H.* du *Sabbatia* sp. (Gentianacée); *d*, péricline et anticline de *Pyrola incarnata* ; *e*, du *Liriodendron tulipifera* ; *f*, anticline *g*, péricline postérieure du *Plumbago capensis* ; *h*, section dans l'épiderme et l'hypoderme du *Typha latifolia* ; *i*, d'un *Gladiolus*. (D'après KUHN.)

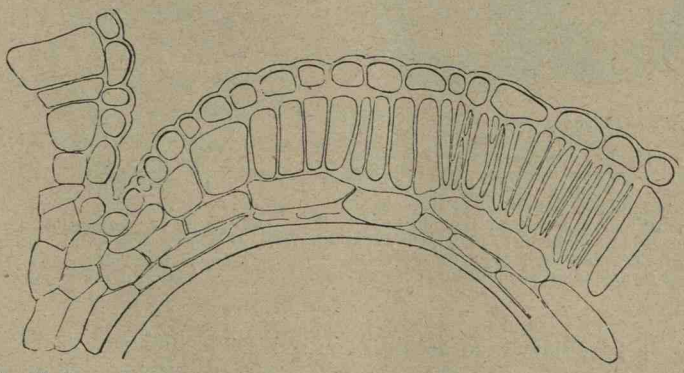


Fig. 676. *Magnolia Yulan.* Section passant par le point *c* (*de la fig. 664*). On voit l'épiderme, la couche fibreuse puis des assises transitoires et la limite de la logette. La rupture se fera au fond du sillon au-dessous duquel les cellules à parois minces déchireront leurs membranes.

alors se soulever de manière à former des sacs remplis d'air qui allègent le poids de la microspore. Ainsi chez les Abiétinées et les *Spencerites* (fossiles) *(fig. 683)*.

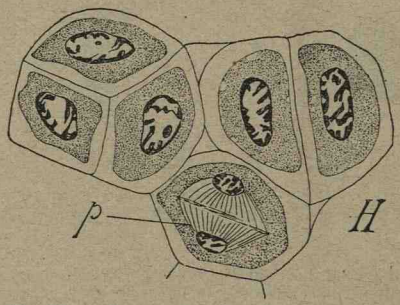
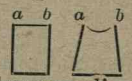


Fig. 677. — *Aponogeton distachyus.* Tétrasporanges (cellules mères du pollen); à gauche la division a donné naissance à 4 cellules filles, arrangées tétraédriquement (on ne voit que les trois qui sont dans le plan); à droite deux cellules filles d'un tétrasporange; *p*, cellule en voie de division (comparez avec *fig.* 593).

La sortie des microspores hors des micrarchidies se fait par déhiscence; cette dernière est préparée par des tissus de déhiscence. Déjà chez les Ptéridophytes on peut reconnaître des dispositions assurant la mise en liberté des spores. Dans les Polypodiacées, c'est dans l'épiderme de l'archidie que réside l'arrangement en question. Il consiste en une série longitudinale de cellules inégalement épaissies, l'*anneau*, et en un appareil facial, le *stomium (fig. 674)*.

Les cellules de l'*anneau* conservent leur face externe non épaissie; quand l'évaporation de l'eau de ces cellules commence, la paroi externe mince est attirée fortement par la *cohésion* de l'eau et naturellement les deux points *a* et *b* se rapprochent. 

Tendant ainsi à se redresser, l'anneau amène la

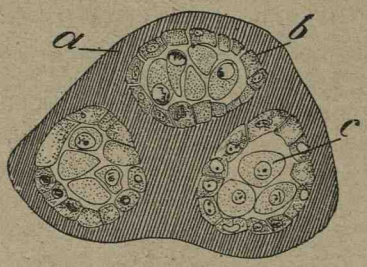


Fig. 678. — *Polygala Chamæbuxus.* Section transversale dans l'anthère; on voit qu'il y a 3 logettes (cas assez rare); la couche qui entoure des tétrasporanges (cellules mères du pollen) persiste longtemps; il s'y fait un métabolisme intense qui se traduit par des modifications du noyau qui devient amiboïde. Finalement cette assise est résorbée lorsque les spores se sont formées dans chaque tétrasporange.

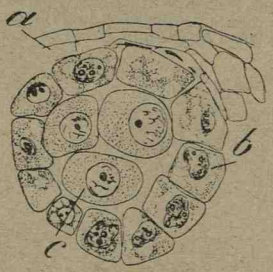


Fig. 679. — Id., logette; *a*, paroi de l'anthère; *b*, cellules transitoires; *c*, tétrasporanges avant la formation des microspores.

paroi de l'archidie à se déchirer, ce qui est facilité par l'existence de cellules allongées transversalement sur la face antérieure. L'anneau en perdant l'eau se courbe en sens inverse avec force. Ce mouvement se fait

lentement. C'est ce qu'on a appelé le mouvement primaire; mais au bout d'un certain temps, lorsque l'évaporation de l'eau a progressé, la cohésion de l'eau ne suffit pas pour vaincre l'élasticité des parois externes qui avaient été attirées par cette force de cohésion. Il y a rupture d'adhésion et les parois tant externes qu'internes, en vertu de leur élasticité, tendent à reprendre leurs dimensions primitives. Ceci se fait brusquement par une détente qui ramène l'anneau en avant avec force. De cette façon, les spores sont disséminées *(fig. 684)*.



Fig. 680. — Microspore en voie de différenciation; la membrane spéciale qui va se couvrir de sculptures se superpose à une série de petites vacuoles interrompues par des réseaux plasmiques. (*Aponogeton*).

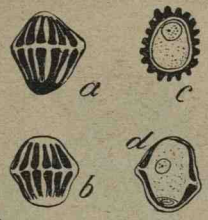


Fig. 681. — *Polygala Chamœbuxus; a*, pollen vu de profil; on voit l'exine mince, l'intine à épaississements; *b*, section longitudinale; *d*, id.; *c*, section transversale.

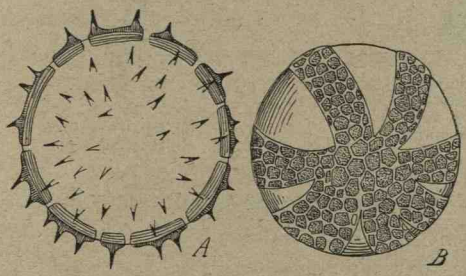


Fig. 682. — *A*, Pollen de *Malva; B*, de *Lavandula officinalis.*

Les élatères des Hépatiques, dans l'archidie, se comportent d'une manière analogue. Il en est de même des élatères des Myxomycètes *(fig. 685)*.

Chez les Equisétacées actuelles l'épiderme de l'archidie comprend des cellules trachéales qui constituent une assise résistante. Selon une ligne longitudinale, ce tissu fait défaut; des cellules plus délicates finissent par se déchirer; une fente s'établit.

Les archidies femelles des *Selaginella* s'ouvrent de la façon suivante : les cellules de l'enveloppe ont leurs parois épaissies un peu comme celles de l'anneau des fougères, mais ici c'est la majeure partie de la paroi qui est ainsi formée par des cellules actives; à la place de l'anneau longitudinal du sporange des Fougères on trouve ici une ligne de déhiscence formée par des cellules plus minces. Par une contraction d'une zone

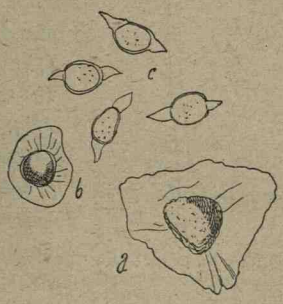


Fig. 683. — Microspore d'une Ptéridophyte fossile. *Spencerites insignis; a*, microspores à ailes circulaires vues de face; *b*, id., à un plus faible grossissement; *c*, de profil, on voit bien le sac à air. (Collect. Inst. bot.)

connective qui réunit les deux valves, ces dernières brusquement se séparent et projettent au loin les mégaspores.

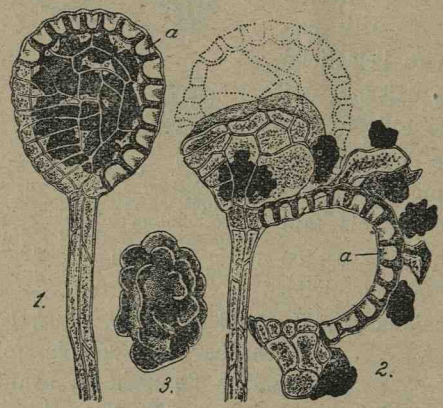


Fig. 684. — Déhiscence de l'archidie d'une Polypodiacée; *1*, *a*, anneau longitudinal; vis-à-vis, en bas, le stomium, déchiré dans la *fig.* 2; 2, rupture de l'archidie, l'anneau est renversé; les spores sont en noir; *3*, spore fortement grossie.



Fig. 685. — Elatère de Myxomycète.

La déhiscence des anthères des Angiospermes se fait tantôt longitudinalement selon la ligne ménagée par l'amincissement de la zone hypodermique *(fig. 686)*, ou bien l'ouverture se fait par une fente semi-circulaire au sommet (Polygalacées), ou par deux pores *(Solanum) (fig. 687)*, ou par des valves *(Berberis*, Lauracées) *(fig. 689)*, ou par une cheminée entourée de scléréides *(Platytheca)*, etc. Dans tous les cas il s'agit de fentes ou de trous produits par la dessiccation et la déchirure de zones minces entourées de zones résistantes *(fig. 688)*.

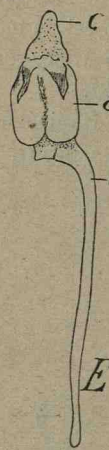


Fig. 686. *Viola sp.* — Etamine à filet court prolongé en un appendice latéral *e*; sur le limbe, deux diarchidies qui s'ouvrent par des fentes longitudinales; l'anthère est prolongée en un petit limbe stérile *c* (connectif).

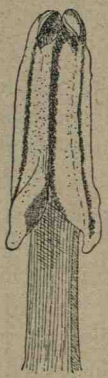


Fig. 687. — *Solanum tuberosum.* Etamine à filet épais; les deux diarchidies s'ouvrent au sommet par une fente qui, se prolongeant très peu, fait naître une ouverture en forme de pore (anthère poricide).

Par destruction des tis-

sus qui séparent les deux logettes de chaque groupe, ces dernières se confondent en une seule *loge*. Chez certaines Polygalacées *(Chamaebuxus, Bredemeyera)*, etc., il n'y a que trois logettes *(fig. 678)*, chez d'autres Polygalacées il n'y a plus que deux logettes. Dans les Loranthacées, les *Rhizophora*, etc., les groupes de tétrasporanges sont petits et nombreux et séparés par des bandes de tissu stérile.

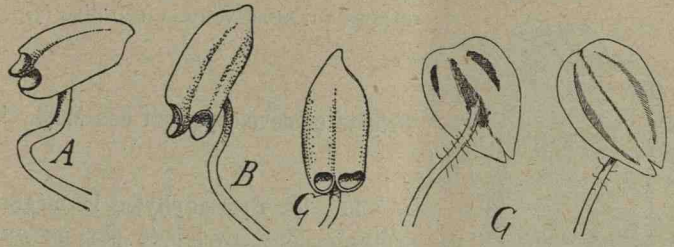


Fig. 688. — *Pirola uniflora*, filet cylindrique ; anthère dorsifixe; on ne voit pas de connectif. L'anthère (synarchidie) s'ouvre par deux pores tournés vers le bas. *G*, autre étamine dorsifixe.

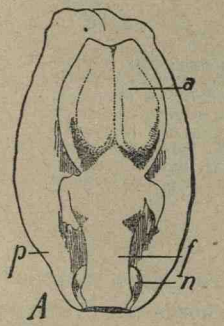


Fig. 689. — *Mahonia aquifolium* ; Etamine et pétale *(p)* ; *f*, filet dont la base est sensible, portant deux appendices recourbés ; anthère portant sur sa face antérieure deux diarchidies *a* qui font saillie sur le limbe.

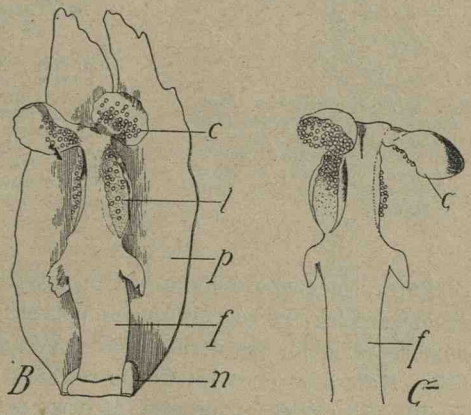


Fig. 690. — *Idem.* Ici la déhiscence s'est faite par la déchirure circulaire des valves de chaque diarchidie (ligne de déhiscence indiquée dans la *fig.* précédente par un trait pointillé); on voit le pollen dans les loges et à la face interne des valves.

Chez les *Mimosa*, il arrive que les groupes de tétrasporanges sont également petits, nombreux et séparés par des diaphragmes de tissu stérile qui finit par disparaître.

On assiste chez les Cucurbitacées à une singulière fusion des étamines. Dans certains genres, il y a cinq étamines à anthères distinctes;

chez d'autres elles sont plus ou moins concrescentes *(Cucurbita)* (v. *fig. 691)*; enfin dans le genre *Cyclanthera*, il y a si bien concrescence qu'on ne distingue plus les pièces dans l'anthère unique qui est devenue circulaire *(fig. 692)*.



Fig. 691. — *Cucurbita Pepo*, étamines concrescentes dont les archidies vermiformes décrivent des méandres sur le connectif commun; la déhiscence s'est faite par deux fentes.

Origine et développement des Mégarchidies.

Chez les Spermaphytes la mégarchidie ordinairement enveloppée par un ou deux téguments est appelée *ovule*; ces derniers naissent sur des feuilles spéciales appelées

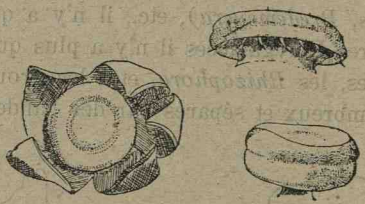


Fig. 692. — *Cyclanthera explodens* (Cucurbitacée). *1*, fleur mâle au centre de laquelle on voit une étamine en forme de disque un peu déprimé au centre et entouré par un anneau (synarchidie); dans cet anneau il y a deux étages de tissu sporogène circulaire; *2-3*, vue de profil, le filet commun des étamines concrescentes est large et occupe tout le centre.

carpelles (mégasporophylles). Ces carpelles chez les Cycas rappellent encore des feuilles végétatives; ils portent sur leurs bords des ovules en nombre variable; ces derniers ont ici la valeur de lobes foliaires *(fig. 693)*. Mais déjà chez les *Cycas revoluta* et le *Dion edule*, de la même famille, les ovules au nombre de deux pendent sur un limbe peu développé, parfois pelté comme le sporophylle d'un *Equisetum*; ainsi dans les *Zamia*, les *Ceratozamia (fig. 697)*.

Le carpelle des Conifères se développe à l'aisselle d'une bractée et sa valeur morphologique est encore discutée. Chez ces plantes, on appelle *écaille* cet appareil axillaire qui porte les ovules; parfois écaille et bractée sont concrescentes sur toute leur longueur *(Cypressus)* et les ovules situés à la base sont dressés, mais le plus souvent le carpelle porte deux ovules pendants *(fig. 695, 696)*. Au début, les écailles sont, chez le *Picea excelsa* (sapin rouge), recourbées vers l'extérieur, ce qui facilite

l'arrivée des microspores. On donne le nom de *cône (fig. 694)* à l'ensemble des bractées et des écailles.

Le cône des *Ginkgo (fig. 700)* est formé de bractées foliacées de l'aisselle desquelles sortent des axes terminés par deux ovules dressés; ces axes sont l'homologue du carpelle-écaille des Conifères.

Quant aux carpelles des Angiospermes ils sont ordinairement clos; lorsqu'ils sont isolés *(Helleborus, fig. 698)*, les ovules sont insérés sur les bords de la feuille. Tout aussi souvent les carpelles sont unis, c'est-à-dire que peu après leur différenciation on voit naître, au-dessous de ces feuilles disposées en un verticille de deux ou de plusieurs, une zone commune intercalaire qui, en formed'anneau, soulève l'ensemble des carpelles. Si ces derniers, au moment de la naissance de l'anneau d'accroissement, sont simplement courbés en arc de manière à se toucher par leurs bords, ils enferment alors une seule cavité avec insertion des ovules sur le prolongement des bords des carpelles, c'est-à-dire sur la portion de paroi de l'organe unique qui est située immédiatement au-dessous des bords des lobes libres, c'est-à-dire des carpelles.

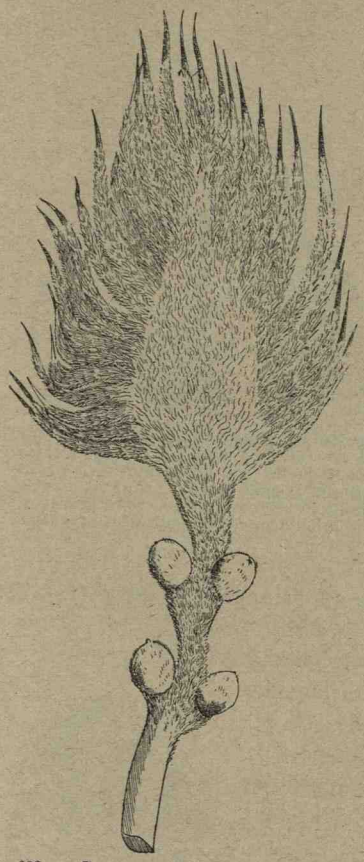


Fig. 693. — *Cycas revoluta.* Carpelle, c'est-à-dire macrosporophylle dont les lobes inférieurs sont remplacés par des ovules. On voit clairement, ici, que l'ovule a la valeur morphologique d'un lobe foliaire.



Fig. 694. — Jeune cône de *Picea excelsa* avant la fécondation. On ne voit pas ici les bractées qui sont petites et cachées à la base des écailles (carpelles). Ceux-ci sont, avant la pollinisation, recourbés en arrière de telle façon que les microspores amenées par le vent peuvent glisser facilement entre elles et arrivent jusqu'à l'ouverture des ovules (comparez avec *fig. 696).*

La fonction de produire des ovules est donc dévolue maintenant à ce

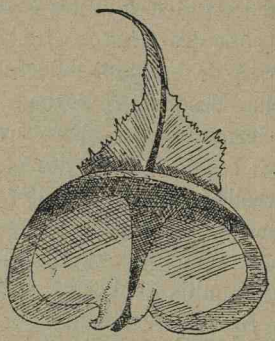


Fig. 695. — Double pièce détachée d'un jeune cône d'*Abies Pinsapo;* en arrière une feuille bractée homologue à celle du *Ginkgo;* en avant une large écaille, homologue à la pièce qui, dans le *Ginkgo*, est terminée par deux ovules; ici les ovules sont pendants et leur base se prolonge en une aile (qui se détache en clair sur le fond sombre de l'écaille).

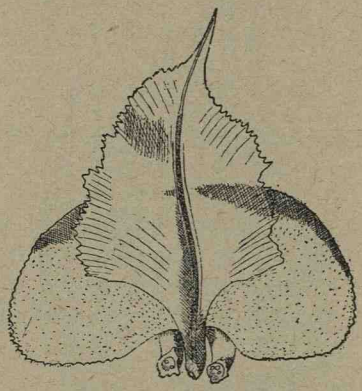


Fig. 696. — Id. mais vue de dos. La bractée a une nervure saillante des deux côtés de laquelle les microspores pourront glisser jusqu'à l'orifice béant des ovules dont le bec est tourné vers l'extérieur, de telle façon que la pollinisation puisse avoir lieu.

nouvel organe l'*ovaire*, la base de ce qu'on appelle le *pistil (fig. 699, 701-703)*.

Il ne s'agit plus ici des feuilles primitives mais d'une *effiguration* de l'axe, dans laquelle se prolongera la structure des carpelles et qui en prendra les fonctions. C'est un transport de caractères à un nouvel organe qu'on appelle le *pistil* et dont la portion ovulifère prend le nom d'*ovaire*.

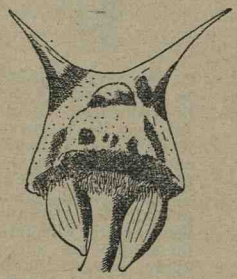


Fig. 697. — *Ceratozamia longifolia.* Carpelle dont le limbe est réduit et qui porte deux ovules pendants.

Si les carpelles se sont repliés à leur base de manière à s'insérer en fer à cheval sur l'axe, la zone d'accroissement basilaire ne sera plus limitée à un anneau mais à une figure en compartiments qui, s'élevant par accroissement intercalaire, limite plusieurs loges. Dans ce cas, les ovules sont placés le

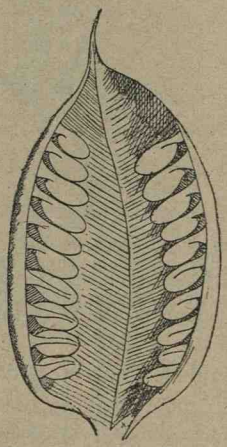


Fig. 698. — Carpelle (mégasporophylle) d'*Helleborus fœtidus*. On a séparé les deux bords connivents de ce carpelle qui, normalement est fermé en cornet. On voit maintenant que chaque bord porte une série d'ovules (comparez avec le carpelle de *Cycas*).

long des prolongements des bords des carpelles, ici par conséquent le long de l'axe *(fig. 703)*. C'est comme si les carpelles eussent réellement été indépendants et qu'ils se fussent repliés et soudés.



Fig. 699. — Développement des carpelles de l'*Ailanthus glandulosa*. Les carpelles se comportent en quelque sorte comme des ascidies (v. p. 204) I, développement excessif du côté dorsal produisant une sorte de cuiller, puis par accentuation de l'ascidie une cavité encore ouverte en avant. En même temps s'élève du côté antérieur une paroi (*a*) qui est en miniature la gaine prolongée en forme d'ochrea. III, les ascidies sont encore plus accentuées; leur ouverture n'est plus qu'une fente, sur leur gaine antérieure s'est développé un ovule (*a*). Il y a ainsi connivence des cinq carpelles. (GŒBEL).

Cependant, l'insertion des ovules n'est pas toujours clairement marginale par rapport au carpelle, elle peut se faire à la base du mégasporophylle ou sur sa face interne, ou aussi sur une effiguration nommée *placenta* qui alterne avec les carpelles ou se détache de leur base en forme de colonne, ou qui s'élève de leur face en forme de bourrelet saillant. Les placentas peuvent être isolés et dépendre uniquement de leur feuille carpellaire, ou s'unir en une colonne axile unique. Selon ces cas, la placentation



Fig. 700. — *Ginkgo biloba*. Rameau portant une inflorescence femelle: à l'aisselle de chaque feuille s'est développé un rameau qui porte un seul carpelle terminé par deux ovules dressés.

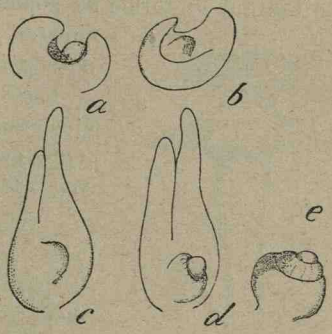


Fig. 701. — *Humulus Lupulus* (Houblon); développement des deux carpelles dont l'un, celui qui reste plus petit, porte à sa base un ovule; les carpelles se développent en ascidie et, se soulevant par une zone basilaire commune, enferment l'ovule dans une cavité formée par deux feuilles; on voit aussi le nucelle qui développe tout d'abord un tégument (*d*) puis le deuxième *e*.

est dite pariétale *(fig. 707)*, axile *(fig. 703)*, centrale libre *(fig. 714)*.

La partie libre et terminale des carpelles est souvent couverte de papilles; on l'appelle *stigmate*. Souvent aussi la portion mince située

au-dessous des stigmates s'allonge en un tube variable appelé *style*, dont le tissu axial est parfois modifié par une gélification des parois en système nutritif et conducteur du tube pollinique *(fig. 750)*.

Les ovules sont *nus* quand ils consistent seulement en un mamelon parenchymateux sans appendice; ils sont dits *tegminés* quand ils s'entourent d'un fourreau qui souvent les dépasse. Le bec qui se forme au sommet de ce tégument entoure un canal nommé *micropyle*.

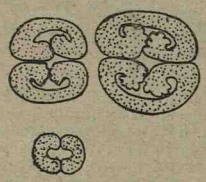


Fig. 702. — Développement d'un ovaire à deux carpelles. On voit en section transversale tout d'abord deux excroissances en forme de croissants dont les bords s'infléchiront en ⊂⊃; sur les bords épaissis apparaissent les ovules nombreux.

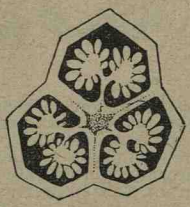


Fig. 703. — Section d'un ovaire triloculaire dont les carpelles s'étant comme repliés paraissent porter les ovules sur leurs bords libérés; à leurs extrémités dilatées en placenta de nombreux ovules.



Fig. 704. — *Conocephalus.* Pistil reposant sur un socle d'origine axiale; la cavité qui enferme l'ovule basilaire est l'ovaire surmonté par le style et terminé par le stigmate couvert de papilles.

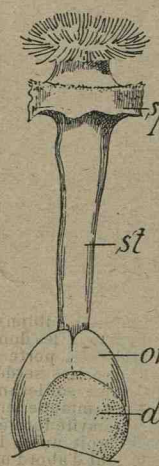


Fig. 705. — *Vinca minor* *ov*, ovaire; *st*, style; *sp*, stigmate formé par une bande circulaire dont le bord inférieur porte des papilles; le stigmate est surmonté par un panache accessoire; *d*, glande qui sécrète le nectar.

Chez beaucoup d'Angiospermes, il se forme en outre un second tégument, la *primine (fig. 701, 708, 710)*.

L'ovule est dit *sessile (fig. 704)* quand il repose directement sur le placentaire, c'est-à-dire sur la portion fertile du carpelle, il est dit *funiculé* quand il est soutenu par un cordon. On distingue les ovules droits des ovules courbés. Tantôt la courbure est telle que le funicule devient parallèle au nucelle comme si l'on avait rabattu l'ovule contre le funicule. On dit alors que l'ovule est *anatrope (fig. 709, 713)*. Parfois, le corps de l'ovule est courbé en forme de rein par un ac-



Fig. 706. — *Gentiana glacialis;* sommet de l'ovaire portant les deux extrémités des carpelles, stigmates.

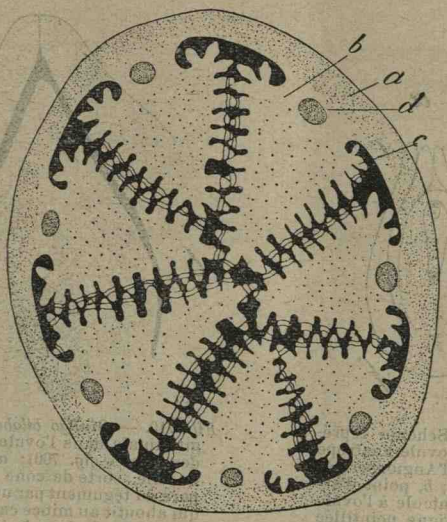


Fig. 707. — *Papaver somniferum.* Section transversale à travers un ovaire jeune. Ici les carpelles sont dits soudés par leurs bords qui se prolongent en placentaires triangulaires multiovulés, mais qui n'arrivant pas jusqu'au centre, ne divisent pas l'ovaire; *a*, paroi de l'ovaire; *b*, placentaire; *c*, ovule; *d*, faisceau.

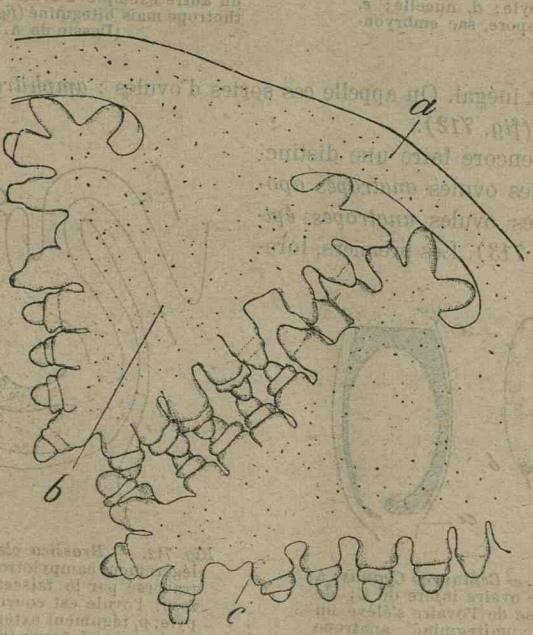


Fig. 708. — Détail de la figure précédente, mêmes lettres. On voit bien ici l'origine des téguments; *c*, primine.

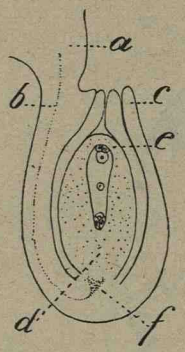


Fig. 709. — Schéma représentant un ovule anatrope bitegminé d'Angiosperme; *a*, funicule; *b*, point d'attache du funicule à l'ovule = *hile;* la ligne pointillée indique la marche du cordon libéro-ligneux qui va s'épanouir en un groupe d'hydrocytes dans la *chalaze f; c*, tégument externe primine ; au-dessous tégument interne, bordant le micropyle; *d*, nucelle; *e*, macrospore, sac embryonnaire.

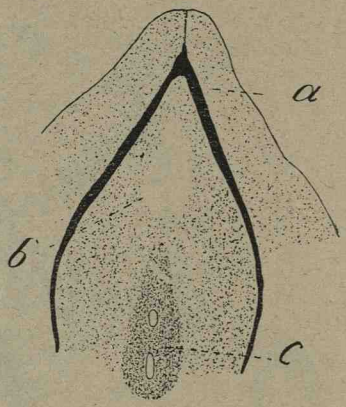


Fig. 710. — *Ginkgo biloba.* Section longitudinale dans l'ovule (v. la position des ovules *fig.* 700); *a*, tégument; le nucelle, sorte de cône central, est séparé du tégument par un fort trait noir qui aboutit au mince canal de sortie, le micropyle; *b*, dans le tissu du nucelle une désorganisation a fait naître un vide, la chambre pollinique; plus au fond dans un tissu différencié l'archéspore *c*, deux tétrasporanges apparaissent à des hauteurs différentes. Ceci est un ovule sessile orthotrope. Voir un autre exemple d'ovule sessile orthotrope mais bitegminé (*fig.* 704).
(Dessin de A. Sprecher.)

croissement inégal. On appelle ces sortes d'ovules : *amphitropes* ou *campylotropes (fig. 712).*

Il faut encore faire une distinction entre les ovules *anatropes apotropes* et les ovules *anatropes épitropes (fig. 713).* Les premiers, lors-

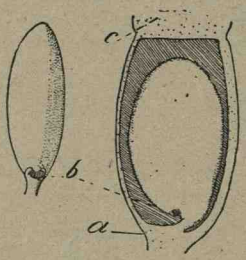


Fig. 711. — *Centaurea Cyanus;* à droite ovaire infère du C; de la base de l'ovaire s'élève un ovule unitegminé anatrope dressé, à micropyle *b*, tourné vers le bas.

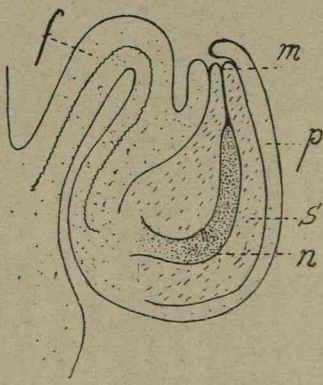


Fig. 712. — *Brassica oleracea;* ovule légèrement campylotrope; *f*, funicule traversé par le faisceau (ligne zigzag); l'ovule est courbé; *m*, micropyle; *p*, tégument externe (primine); *s*, tégument interne (secondine); *n* nucelle. (D'après A. Meyer).

qu'ils sont pendants, ont le funicule tourné à l'opposé du placenta. Si l'ovule est dressé, alors le funicule est tourné vers le placenta. Le contraire s'observe chez les ovules épitropes. Il peut paraître au premier abord que ces distinctions ont été inventées pour l'amour de la complication. Or il est très intéressant de noter que cette distinction entre ovules épitropes et apotropes est de première importance pour la systématique des Angiospermes. Au contraire, le fait d'être dressé ou pendant est de moindre importance pour l'établissement des homologies.

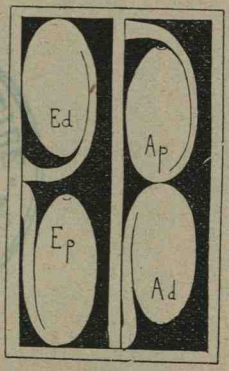


Fig. 713. — Schémas expliquant les termes appliqués aux ovules anatropes *Ed.* épitrope dressé; *Ep,* épitrope pendant; *Ap,* apotrope pendant; *Ad,* apotrope dressé.

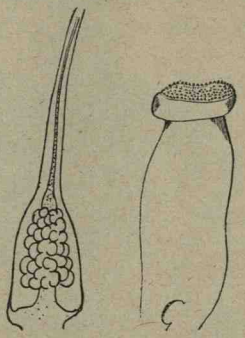


Fig. 714. — Section longitudinale dans le pistil du *Soldanella alpina.* Les ovules sont portés sur un placenta central libre. — C. Pistil du *Mahonia,* à stigmate sessile.

Origine et développement des Mégaspores.

Les ovules ou mégarchidies étant constitués sur ou dans les carpelles (mégasporophylles) ou dans la cavité incluse par le reploiement des bords de ces feuilles fertiles femelles, on voit se faire dans leurs tissus des différenciations qui se laissent ramener à un seul type, celui déjà étudié à propos des Ptéridophytes. Mais il convient cependant de traiter séparément les Gymnospermes et les Angiospermes.

A. Gymnospermes.

De bonne heure, se différencie le tissu archéspore. Ce tissu occupe une partie plus ou moins considérable de l'ovule; il est souvent situé à une assez grande profondeur; on le remarque aisément parce que ses

cellules sont riches en plasma et le noyau relativement gros. On pense que chacune de ces cellules représente une cellule mère de spore, c'est-à-dire un tétrasporange. En réalité une seule de ces cellules, parfois, mais

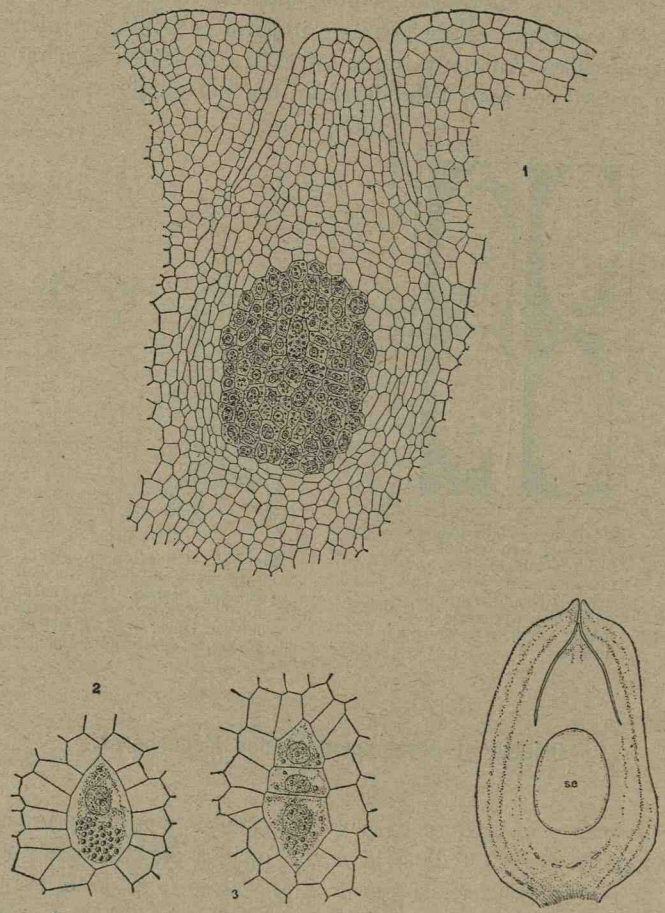


Fig. 715. — Ovule sessile à peine séparé du sporophylle autour du nucelle duquel s'est développé un tégument. Dans la profondeur s'est différencié un tissu fertile, l'archéspore (en gris); une cellule d'archéspore (2) se divise pour produire 3-4 tétraspores dont l'une seulement se développera en mégatétraspore = sac embryonnaire *se*. On voit au sommet du nucelle la chambre pollinique (comparez avec *fig.* 710). (Cycadacée). (D'après LANG.)

très rarement deux, s'accroît, se divise pour former 4 tétraspores, le plus souvent superposées. Il arrive que le tétrasporange ne se subdivise pas aussi régulièrement et qu'il ne se forme que 3 cellules filles. L'une de ces cellules seulement se développe fortement et donne naissance à une

mégaspore. Par comparaison avec les Ptéridophytes ou, lorsqu'il y a hétérosporie, le nombre des mégaspores est moindre que celui des microspores, on dit qu'il y a réduction. Dans les Ptéridophytes fossiles *(Calamostachys)* (Equisétinée), *Lepidodendron* (Lycopodinée) plusieurs tétrasporanges se divisaient pour former 4 mégaspores. Chez d'autres fossiles *(Miadesmia, Lepidocarpon)* et dans nos *Selaginella* actuelles un seul tétrasporange se développait en formant 1-4 tétraspores. Enfin chez certains *Lepidocarpon* (fossiles) il n'y a plus qu'une des mégaspores qui se développe. On voit bien par l'étude de la sporogénèse chez nos Fougères hétérospo-

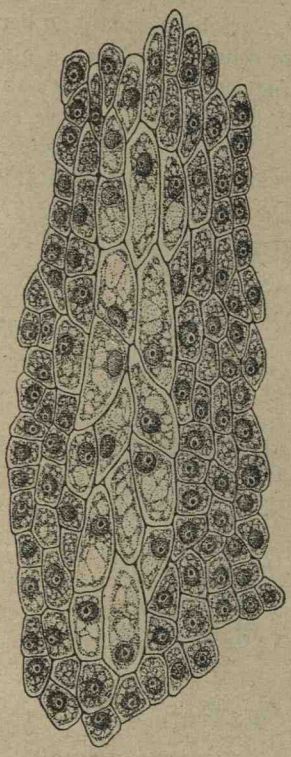


Fig. 716. — *Ginkgo biloba.* Tissu sporogène, archéspore au milieu du nucelle (v. 710). (SPRECHER.)

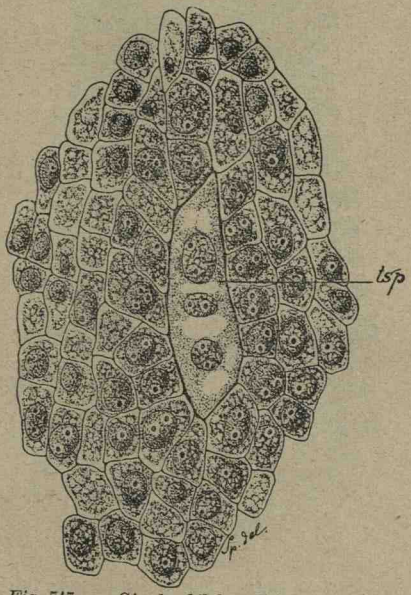


Fig. 717. — *Gingko biloba.* Tétrasporange à trois noyaux. (D'après SPRECHER.)

rées (*Salvinia*, *Marsilia*, etc.) qu'au début il y a encore beaucoup de tétrasporanges, puis un seul se développe et, des quatre mégaspores issues de sa division, une seule grossit, les autres restant rudimentaires. L'unique mégaspore des Gymnospermes n'est ainsi pas sans analogue dans le groupe des Ptéridophytes. On a donc quelques bonnes raisons de parler de réduction, de simplification. Cela étant, il est important de constater que chez ces plantes-ci le tissu sporogène est cependant aussi abondant que dans l'archidie d'une Ptéri-

dophyte. La différence est que chez ces Fougères, chez les Equisétinées et les Lycopodinées, un plus grand nombre de cellules sporogènes deviennent tétrasporanges, tandis qu'ici chez les Gymnospermes une seule se divise pour ne fournir qu'une mégaspore qui refoule ses cellules sœurs. Ordinairement une seule cellule de ce tissu devient tétrasporange et prend un grand développement. Elle se divise en quatre, et une seule des tétraspores arrive à maturité. Parfois cependant au lieu de quatre cellules il n'y en a que trois, l'une des divisions ne s'étant pas faite. Cette *mégatétraspore* reçoit le nom de *sac embryonnaire ;* elle refoule devant elle les autres cellules de l'archéspore *(fig. 718)*. Chez ces plantes elle est la seule

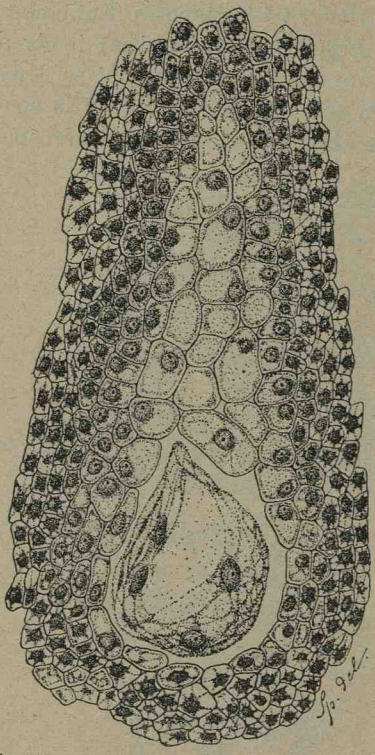


Fig. 718. — *Ginkgo biloba.* Archéspore et macrospore en voie de développement.

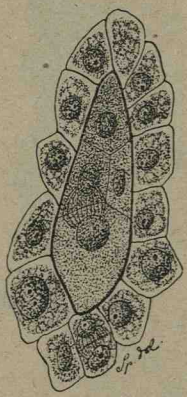


Fig. 719. — *Ginkgo biloba.* Tétrasporange en voie de division; les tétraspores arrangées en tétraèdre. (D'après SPRECHER.)

mégaspore ordinairement conservée de celles qui naissent aux dépens du tissu sporogène. Cette simplification, c'est-à-dire la réduction du nombre des mégaspores, se rencontre déjà dans les Ptéridophytes, en particulier chez les Fougères aquatiques *(Salvinia, Marsilia,* etc.). Mais ici chez les Gymnospermes il n'y a plus qu'un tétrasporange.

Lorsque chez les Gymnospermes cette mégaspore a atteint une certaine dimension on voit son noyau se subdiviser un grand nombre de fois; il se forme alors dans son intérieur un tissu homogène (prothalle)

lequel remplissant la spore, comme cela a lieu en partie chez les *Selaginella* se moule sur elle. Mais chez les Gymnospermes l'archidie, c'est-à-dire le nucelle, ne s'ouvre pas, ou tout au moins la spore ne se libère pas de l'archidie, laquelle reste entourée par le tégument. Cependant, chez les Ptéridospermes (fossiles), les Cycadacées, les Ginkgoacées et la Gnétacée *Ephedra*, la partie terminale de l'ovule ou mé-

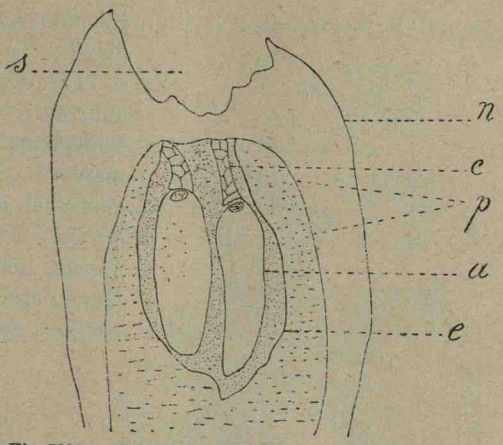


Fig. 720. — *Ephedra helvetica ; n*, nucelle ; *p*, contour de la macrospore qui s'est remplie d'un tissu, le prothalle ; dans ce tissu s'est faite une différenciation en un tissu gamétogène et un tissu stérile ; dans le premier se développent aux dépens des cellules périphériques les archégones *a*, plus ou moins nombreux, 3-5 ; au sommet de la cellule-œuf le noyau surmonté par le col pluricellulaire *e* ; *s*, chambre pollinique.

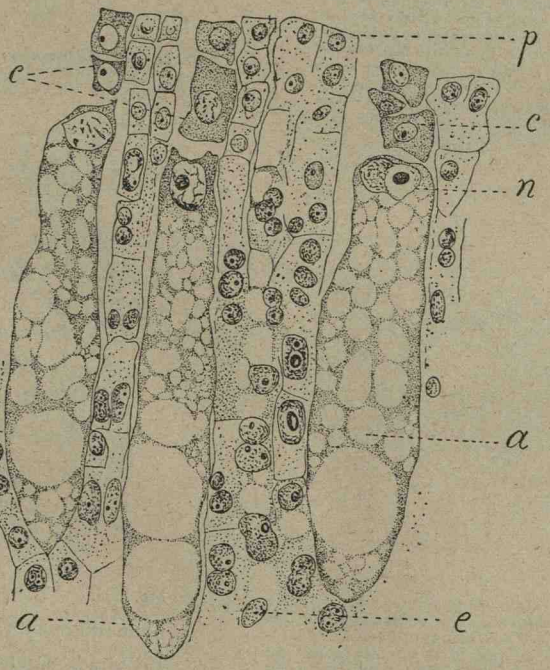


Fig. 721. — *Ephedra helvetica.* Jeunes archégones dans le tissu gamétogène du prothalle *e ; a*, cellule-œuf dont le plasma est vacuolisé ; *n*, noyau primaire avant la formation de la cellule de canal ; *c*, cellules du col.

garchidie se désorganise; il se produit une chambre plus ou moins élargie, la *chambre pollinique (fig. 720* et *715)*. Celle-ci se prolonge assez pour arriver jusqu'au sommet du sac embryonnaire (mégaspore), de telle manière que le sommet des archégones soit accessible. En effet, comme sur le sommet du prothalle des *Selaginella*, nous trouvons sur celui des Gymnospermes, qu'on appelle *endosperme*, des archégones en nombre

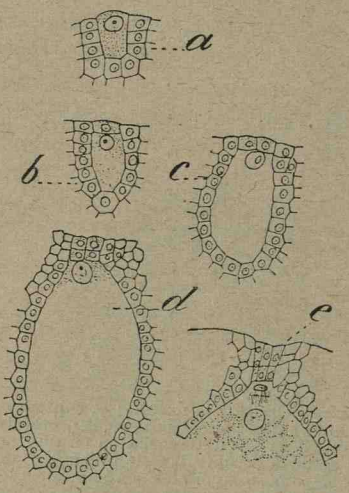


Fig. 722. — Développement de l'archégone dans le *Picea; a*, dans le prothalle une cellule s'est agrandie; *b*, elle s'est divisée en deux, la cellule supérieure qui devient cellule mère du col, la cellule inférieure, cellule mère de l'oosphère; *c*, la cellule du col s'est divisée; *d*, le col a maintenant deux étages; *e*, le col est devenu plurisérié, on voit le noyau primaire de la cellule mère d'oosphère se diviser pour produire la cellule de canal.
(D'après MYAKE.)

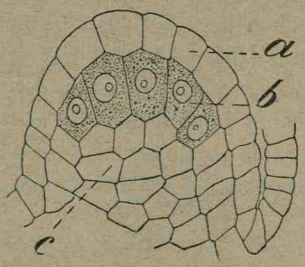


Fig. 723. — *Alchimilla;* nucelle dont les cellules d'hypoderme sont l'origine de l'archéspore.

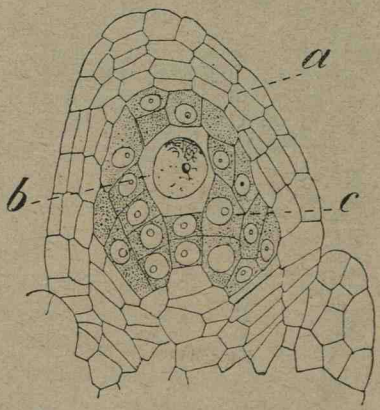


Fig. 724. — Stade plus avancé; les cellules hypodermiques se sont divisées par des périclines; il se forme une série de tétraspores dont l'une, *b*, se développe en sac embryonnaire; l'épiderme a multiplié ses cellules et a formé une calotte.
(D'après MURBECK.)

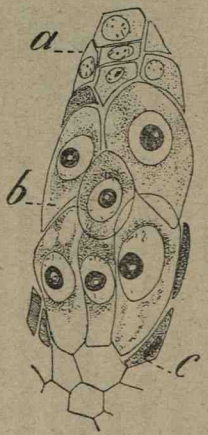


Fig. 725. — *Alchimilla.* Archéspore contenant une série de tétraspores dont les plus inférieures se développent en sac embryonnaire; *c*, cellule d'archéspore.

variable, isolés ou groupés. Dans le genre Cycadéeen *Microcycas* le prothalle femelle ne développe pas moins de 200 archégones. Ces archégones ont parfois un col assez long; ils se forment de la manière suivante : la cellule de prothalle qui se différencie en archégone s'allonge puis se subdivise en une cellule supérieure, la

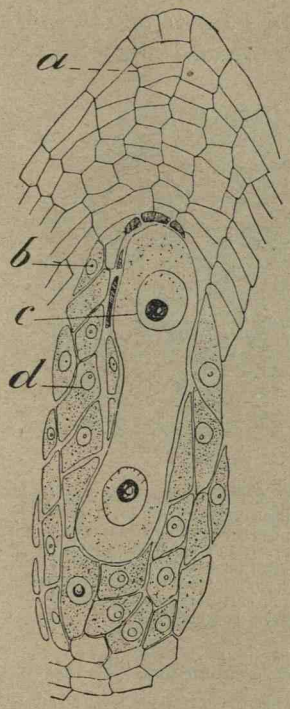


Fig. 726. — *Id.*, *a*, calotte du nucelle; *b*, cellules d'archéspore; *c*, un noyau du sac embryonnaire qui a refoulé d'autres tétraspores; *d*, cellules d'archéspore.

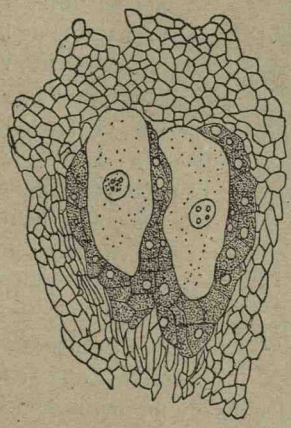


Fig. 727. — *Helosis guianensis*, appareil femelle dans lequel s'est différencié un archéspore pluricellulaire, en gris, avec deux mégaspores jeunes.
(D'après Chodat et Bernard.)

cellule du col, et en une cellule inférieure, la cellule mère de l'oosphère. Cette dernière se divise en deux, la petite cellule supérieure est la cellule de canal du ventre, l'inférieure devient l'oosphère; quant à la cellule du col elle se divise en croix pour produire quatre cellules; cet étage peut se multiplier; alors on a plusieurs étages de cellules

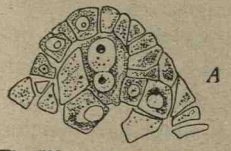


Fig. 728. — *Parnassia palustris*. *A*, jeune nucelle dont une cellule sous-épidermique a déjà son noyau divisé.

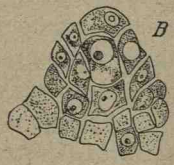


Fig. 729. — *Id.* mais cellule d'archéspore non divisée.



Fig. 730. — Jeune ovule; *v*, nucelle dont la cellule d'archéspore s'est beaucoup développée; *l*, début du tégument interne; l^2, tégument externe.

du col à quatre ou deux cellules *(Picea, Ephedra, Pinus)* *(fig. 721, 722)*; parfois le col ne comprend que deux cellules *(Sequoia)* disposées côte à côte, ou un plus grand nombre disposées en une seule série tangentielle *(Sciadopytis, Dammara)*. Le col des archégones des Cycadacées et des Ginkgoacées ne comprend que deux cellules. Quoiqu'on ait mis en doute l'existence constante de la cellule de canal du ventre chez quelques Gymnospermes on l'a toujours trouvée dans les cas bien étudiés. Elle disparaît de bonne heure.

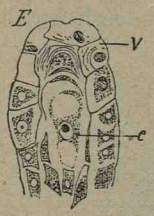


Fig. 731. — *Id.*, nucelle dont les cellules supérieures se gélifient, des tétraspores les supérieures sont écrasées, l'inférieure se développe en sac embryonnaire *e*.

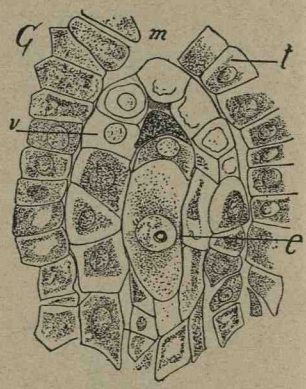


Fig. 732. — Id. Section longitudinale dans un ovule; *t*, assise la plus interne du tégument; *m*, micropyle; *v*, nucelle; *e*, archéspore dont on voit trois cellules, l'inférieure devient sac embryonnaire; les cellules supérieures du nucelle se gélifient.

La chambre pollinique est souvent très irrégulière; elle est évidemment ménagée pour permettre aux spermatozoïdes l'accès du prothalle femelle avec ses archégones. Il est donc étonnant de trouver une chambre pollinique dans le genre *Ephedra* qui ne produit pas de spermatozoïdes proprement dits.

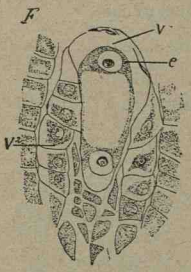


Fig. 733. — Id. Le sac embryonnaire a percé le sommet du nucelle v^1, dont on voit les résidus; il est entouré sur les côtés par le reste du nucelle v^2. Son noyau primaire s'est divisé en deux noyaux séparés par une vacuole.

Chez les Angiospermes, l'archéspore est développé ou réduit. Parmi les plantes où s'observe le mieux l'archéspore *(723, 724)*, on peut citer certaines Rosacées *(Rosa, Alchimilla)* puis des Balanophoracées *(Balanophora, Helosis)*, des Casuarinées, etc. *(fig. 726, 727)*. Le plus souvent, il ne reste de cet archéspore que la cellule mère des spores, le tétrasporange.

Le prothalle lui-même subit chez plus d'une Gymnosperme une différenciation; la partie inférieure constitue souvent une espèce de tissu conducteur, tandis qu'autour des archégones les cellules prothalliennes grossissent, passent par un métabolisme intense qui dénote une grande activité nutritive. Les noyaux s'y multiplient par division directe *(fig. 721)*. Ces cellules se comportent donc comme des cellules-ferments qui solubilisent les réserves accumulées dans le prothalle, l'endosperme *(fig. 720)*.

B. Angiospermes.

Plusieurs cas peuvent se présenter :

1° Les quatre tétraspores se sont formées; il y a développement de l'inférieure en sac embryonnaire.

2° Il y a tout d'abord division du tétrasporange en deux cellules ; l'une des deux se divise, l'autre pas. Le sac embryonnaire est alors surmonté de deux cellules.

3° Il y a division, la cellule inférieure devient sac embryonnaire.

4° La cellule tétrasporange devient directement sac embryonnaire (Liliacées).

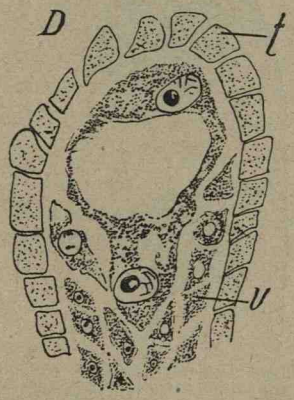


Fig. 734. — *Id* Le sac embryonnaire a percé le nucelle; il confine maintenant au tégument (*t*) il est entouré à sa base par les cellules du nucelle (*v*).

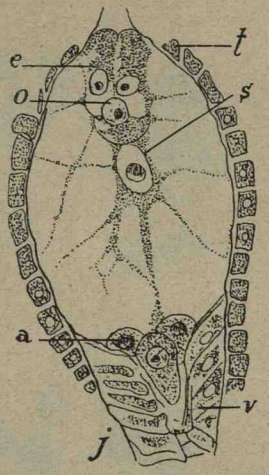


Fig. 735. — Id. Le sac embryonnaire s'est élevé dans le micropyle, il n'est plus entouré par le nucelle qu'à sa base, il confine pour le reste au tégument interne (*t*) ; *a*, cellules antipodes : *o*, oosphère *e*, synergides ; *s*, noyau secondaire du sac embryonnaire

Chez les Angiospermes, le plus souvent on voit une seule cellule sous-épidermique devenir archéspore. Cette cellule est en même temps tétrasporange, car elle ne se divise que deux fois pour produire quatre spores dont l'une, l'inférieure généralement, devient mégaspore, sac embryonnaire. Rarement elle se transforme sans autre en mégaspore (certaines Liliacées).

Cependant, on connaît maintenant plus d'un cas où le tissu sporogène n'est pas réduit à une seule cellule épidermique. Ainsi chez les Casuarinées ce tissu est à peine moins important que chez les Gymnospermes; dans les Balanophorées, il est également bien développé ; on l'a étudié chez les Rosacées où non seulement il forme une série de cellules sous-

épidermiques, mais où la plupart des tétrasporanges *(Alchimilla)* se divisent plus ou moins pour fournir des tétraspores, dont une seule, cependant prend un grand accroissement et refoule les autres. On connaît cependant des cas où il se forme deux mégaspores, c'est-à-dire deux sacs embryonnaires. Lorsque le nucelle est gros la mégaspore (sac embryonnaire) occupe le centre de l'axe du nucelle, mais souvent le sac grossit beaucoup et refoule des cellules voisines; chez les Gamopétales déjà énumérées dont le nucelle est excessivement petit, le sac embryonnaire, issu selon le mode ordinaire, exerce sans doute une action dis-

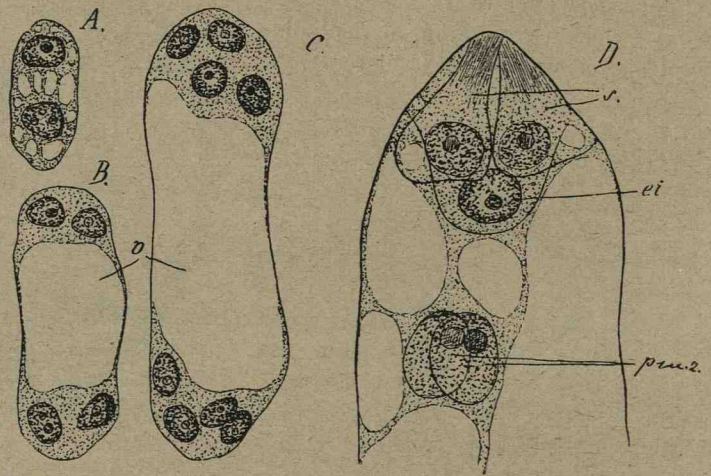


Fig. 736. — *A*, Mégaspore (sac embryonnaire) à deux noyaux et des vacuoles dans le plasma; *c*. stade plus avancé à 8 noyaux et une vacuole centrale; *d*, sommet du sac embryonnaire avant la fécondation; *s*, synergides: *ei*, oosphère, *p 1* et *p 2* noyaux polaires qui vont se fusionner. *Paris quadrifolia.* (D'après Ernst.)

solvante, peut-être par l'intervention d'un ferment. Il provoque la gélification des cellules du nucelle qui le couvraient *(fig. 731)*. Celles-ci se dissolvant complètement *(fig. 733)*, le sac embryonnaire fait saillie hors du nucelle par lequel il n'est plus entouré qu'à sa base. Il se glisse alors dans le canal micropylaire qui s'élargit en conséquence. Dans ces conditions le sommet du sac est nu et confine directement au tégument. Mais tout aussi souvent, chez d'autres Angiospermes, le sommet du nucelle subit par des cloisons tangentielles puis radiales de ces cellules un épaississement qui peut même atteindre une dimension considérable; alors le sac qui était sous-épidermique se trouve refoulé au centre de l'ovule, séparé du fond du micropyle par un tissu puissant appelé *calotte (fig. 724, 726)*.

Il y a lieu de distinguer dans le développement de l'ovule deux cas

principaux. Ou bien l'ovule est *ténuinucellé*, c'est-à-dire l'ovule ne contient qu'un nucelle à peu de cellules *(fig. 731-733)* ou aussi l'ovule est pachy- ou crassinucellé, il est constitué par un massif assez puissant de cellules *(fig. 709* et *724)*. Dans le premier cas, la mégatétraspore, sac embryonnaire digère ou refoule tout le nucelle et vient s'appuyer contre le tégument *(fig. 734-735)*. C'est un cas souvent réalisé chez les Gamopétales et aussi chez quelques Dialypétales. Il arrive tout aussi souvent que dans ce cas le sac embryonnaire s'enfonce dans les tissus du tégument, soit directement soit au moyen de suçoirs. Dans le second cas, le sac même agrandi occupe l'axe du nucelle *(fig. 709)*.

Développement du sac embryonnaire.

Le noyau primaire du sac embryonnaire se divise le plus souvent trois fois successivement. Les deux premiers noyaux se transportent aux extrémités du sac et sont maintenant éloignés par la formation d'une grosse vacuole *(fig. 733, 734)*. Là ils se subdivisent deux fois pour former deux groupes polaires de quatre noyaux; autour de trois cellules se forment des membranes tant d'un côté que de l'autre. Les deux noyaux polaires libres tendent à se rapprocher et à s'unir en un seul, le *noyau secondaire* du sac embryonnaire.

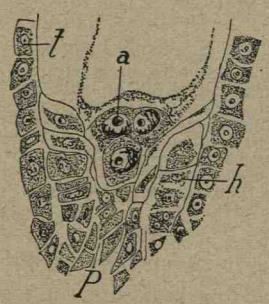


Fig. 737. — *Parnassia.* Base du sac embryonnaire montrant les trois antipodes *a*; *h*, cellules du nucelle; *t*, assise interne du tégument.

Ainsi constitué, le sac embryonnaire comprend au sommet deux cellules symétriques appelées *synergides* et dont les noyaux sont ordinairement situés au-dessus de la vacuole, puis une plus grosse cellule l'*oosphère* dont le noyau est généralement au-dessous de la vacuole. Il est évident que cette cellule est l'homologue d'un archégone simplifié et que les autres cellules sont prothalliennes *(fig. 735, 736)*. Les trois cellules inférieures prennent le nom d'*antipodes* (v. *fig. 737*).

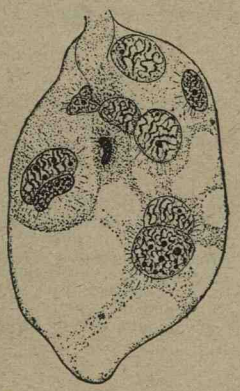


Fig. 738. — *Tulipa sylvestris.* Sac embryonnaire à huit noyaux autour desquels ne se sont pas constituées de cellules; au sommet on voit le tube pollinique; dedans un spermatozoïde (noir). (D'après Guignard.)

On trouve parmi les Phanérogames Angiospermes un nombre assez considérable de déviations de ce type général.

Dans la règle, le tétrasporange par deux divisions sucessives donne naissance à 4 tétraspores dont une seule, ordinairement, se développe en sac embryonnaire. La réduction chromatique s'est faite à la première division. C'est de beaucoup le cas le plus général. La tétraspore qui se développe est habituellement l'inférieure. Parfois c'est la supérieure *(Oenothera, Epilobium)*. Ces tétraspores sont disposées en une

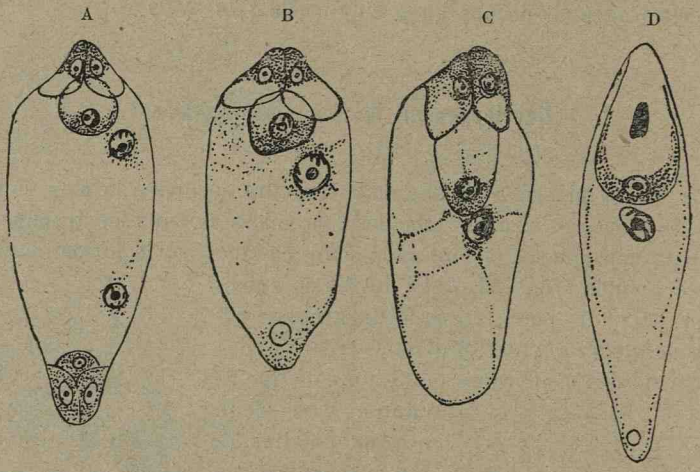


Fig. 739. — Dessins légèrement schématisés de quatre types de sac embryonnaires (mégaspores). A, *Parnassia palustris*, avec deux synergides, une oosphère, trois cellules antipodes et deux noyaux polaires qui s'attireront pour former le noyau secondaire. — B, *Helosis guyanensis* ; après la première division le noyau basilaire ne se divise plus et tend à disparaître, l'autre donne naissance à un appareil oogonial normal et à un noyau polaire. — C, *Œnothera* ; il n'y a qu'un appareil oogonial, pas d'antipodes. — *Plumbagella* ; l'appareil oogonial ne comprend que l'oosphère et le noyau polaire supérieur ; au bas du sac, le noyau qui aurait dû former l'appareil antipodial et qui est en régression.
(C, d'après Renner, D, d'après Dahlgren, A, et B, de l'auteur.)

série linéaire; rarement il y a un autre arrangement *(Burmannia)*. Le phénomène se simplifie en ce sens que parfois l'une des deux premières cellules ne se divise plus; il y a alors deux spores stériles, et l'une qui se développe en sac embryonnaire *(Paris quadrifolia)*; plus rarement il n'y a qu'une division (réductrice) des deux cellules, l'une est éliminée et l'autre se développe en sac embryonnaire (Podostémonacées, *Cypripedium)*.

Chez les représentants de beaucoup de Monocotylédonées et de Dicotylédonées, le tétrasporange devient directement sac embryonnaire. Le tétrasporange est donc devenu mégaspore. On conçoit dès lors que cette mégaspore à noyau diploïque subisse pendant sa différenciation

interne une réduction chromatique. C'est ce qui arrive en effet si la plante n'est pas apogame (v. Apogamie). Ainsi chez les *Lilium*, *Helosis*, *Statice*, *Clintonia*, *Plumbagella*, etc., *Peperomia*.

Le sac embryonnaire ou mégaspore peut à son tour présenter dans son développement des modifications importantes. Tout d'abord dans le type normal lorsque les 8 noyaux ont été produits et le sac divisé en deux groupes polaires, les antipodes peuvent continuer à se

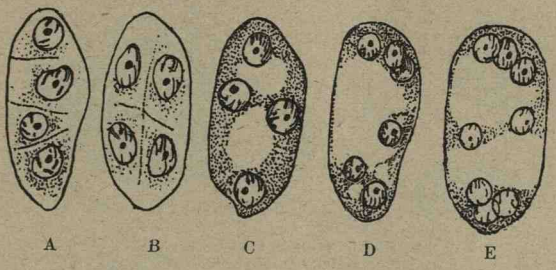


Fig. 740. — ***Smilacina stellata***. — Mégaspore en voie de division ; A, quatre tétraspores, B. id. non complètement séparées qui par résorption des cloisons (C) constituent un sac embryonnaire à quatre noyaux et à partir desquels se constituent comme dans *Lilium* (D-E) les six cellules (appareil oogonial 3, appareil antipodial 3) et les deux noyaux polaires.

multiplier (Composées, plusieurs Aracées, Alismatacées, Graminées, Pipéracées, Convolvulacées, etc.). Ces antipodes multiples forment au fond du sac souvent un tissu particulier *(Avena sativa)*.

On connaît des cas où le tétrasporange subit dans son intérieur une double bipartition pendant laquelle se fait la réduction et cependant devient sac embryonnaire par disparition des cloisons fugaces qui s'étaient établies entre les 4 mégaspores *(Smilacina, fig. 740)*.

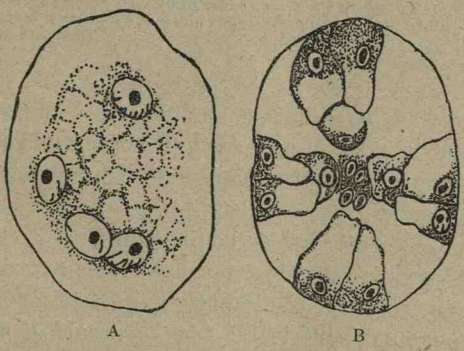


Fig. 741. — A, Mégatétraspore de Pénéacée (Sarcocolla) qui a formé quatre noyaux à partir desquels se développeront quatre appareils oogoniaux. Les quatre noyaux polaires secondaires sont au centre. (D'après STEPHENS.)

Chez les Tulipes *(Tulipa Celsiana, T. sylvestris)*, où le tétrasporange devient sac embryonnaire, il n'y a pas, comme chez *Lilium* organisation d'un sac habituel avec appareil femelle (oosphère), deux synergides, et un appareil antipodial, mais les 8 noyaux sont libres dans le plasma du sac. Cependant, l'un se comporte comme noyau femelle *(fig. 738)*.

Que le sac soit formé directement par le tétrasporange comme dans

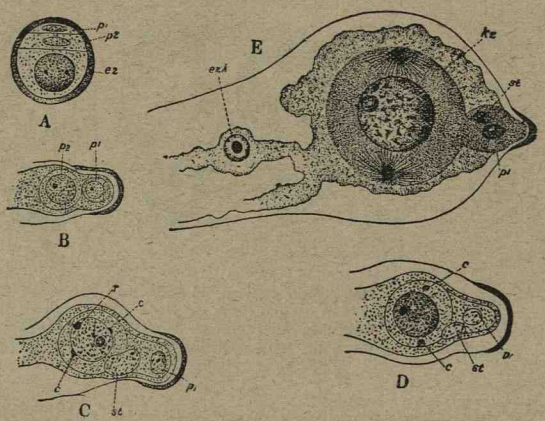


Fig. 742. — Cycas revoluta. A, Microspore mûre ; p^1, cellule prothallienne externe ; p^2, cellule prothallienne interne ; *ez*, cellule végétative qui produira le tube germinatif ; *B* il s'est fait un tube qui se fixe dans le tissu du nucelle (voir *fig. 743*), on ne voit ici que l'extrémité prothallienne ; les deux cellules prothalliennes se sont arrondies ; l'inférieure p^1 est en quelque sorte une cellule stérile du prothalle, l'autre est la cellule mère d'anthéridie (comparez avec *Azolla, fig.* 656). Cette cellule mère d'anthéridie se subdivise en une cellule socle (*C*) *st* et une cellule mère des spermatozoïdes qui grossit beaucoup. *D*, Id. mais stade plus avancé ; on y voit deux corps, les blépharoplastes, qui se comporteront comme ceux des *Marsilia* déjà décrits (v *fig.* 642). *E*, Id. à un plus fort grossissement. Le noyau se divisera une fois pour produire les deux spermatozoïdes (v. *fig.* suivante). (D'après Ikeno).

le cas de *Lilium*, ou qu'il naisse aux dépens d'une vraie tétraspore comme dans le cas habituel, il présente ordinairement la structure décrite plus haut, à 8 noyaux et à deux appareils. On connaît plusieurs simplifications de ce style.

1° Les antipodes dégénèrent de bonne heure.

2° Après la première division, le noyau polaire primaire inférieur dégénéré ne se divise pas ; le sac embryonnaire (tétrasporange) n'a plus que l'appareil oogonial supérieur : deux synergides, une oosphère et un noyau polaire secondaire *(Helosis guyanensis) (fig. 739 B)*.

3° Le sac embryonnaire (tétraspore) ne produit pas d'antipodes

mais seulement un appareil oogonial (*Epilobium*, *Oenothera*, *Cypripedium*, Podostémacées) (*fig. 739 C*).

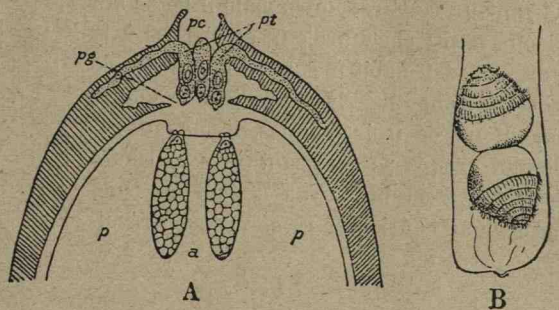


Fig. 743. — *Zamia* sp. Cycadacée. *A*, Sommet du nucelle en gris; *pc*, chambre pollinique contenant trois microspores dont on remarque le rhizoïde qui est venu se fixer dans le tissu entourant la chambre pollinique; on voit aussi la division des cellules prothalliennes *pg*; *p*, prothalle femelle; *a*, deux archégones dont on a dessiné la vacuolisation; à leur sommet, le noyau femelle et les deux cellules du col; *B*, sommet du pollen avec deux spermatozoïdes à blépharoplaste spiralé. (D'après Webber.)

4° Le sac embryonnaire produit 4 noyaux en deux groupes séparés par la vacuole; le noyau supérieur devient noyau d'oosphère, l'inférieur d'antipode unique qui dégénère, les deux autres fusionnent pour produire un noyau secondaire (*Plumbagella*) (*fig. 739 D*).

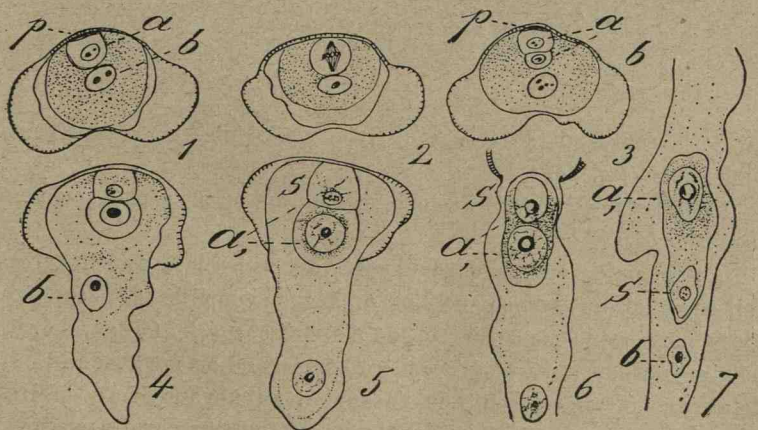


Fig. 744. — Spermogénèse dans le *Picea excelsa*. I, microspore dont la cuticule s'est soulevée en formant deux vésicules qui, remplies d'air, allègent le grain de pollen. Dans la microspore il y a trois cellules; l'inférieure, à ce moment écrasée, est la cellule prothallienne *p* (= *p'* de *Cycas*, v. *fig. 742*), la seconde est la cellule mère d'anthéridie; la troisième est la cellule stérile qui formera le tube pollinique *b*; 2, division de la cellule mère d'anthéridie; 3, idem, l'une, celle la plus rapprochée de la membrane, est la cellule-socle, l'autre est la cellule mère des spermatides; 4, id.; 5, id.; 6, ces cellules se sont détachées, en avant, on voit le noyau stérile *b*; désorganisation du noyau *s*. (D'après Myake.)

A ce type n° 3, on doit rattacher le singulier sac embryonnaire des Pénéacées. Ici le tétrasporange produit par une double division réductrice 4 noyaux de tétraspores, mais il ne se fait pas de cloisonnement; chacun d'eux se dispose à la périphérie du sac et y subit à son tour une double bipartition, ce qui aboutit à la formation de quatre groupes oogoniaux de trois cellules, le noyau polaire de chaque groupe se dirigeant vers le centre il y a fusion des 4 en un noyau secondaire complexe. On peut donc considérer ce sac comme résultat de la confusion de 4 sacs du type *Epilobium*. Un seul cependant fonctionne *(fig. 741)*.

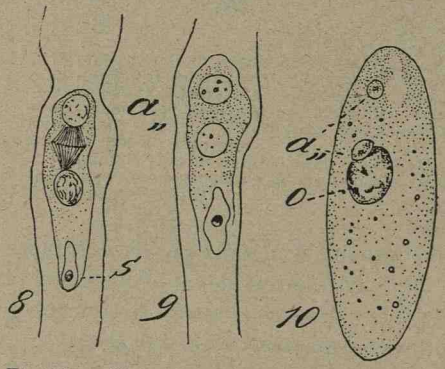


Fig. 745. — *Id.*, 8, 9, la cellule se divise pour produire les deux spermatozoïdes *a-a*; 10 cellule oosphère archégone dans laquelle le noyau femelle *o* a reçu le noyau mâle $a_{\prime\prime}$, l'autre ne fécondant pas.

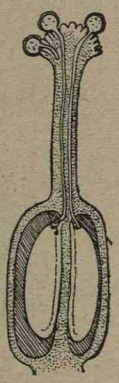


Fig. 746. — Schéma représentant la pollinisation d'un pistil; sur les papilles du stigmate ont germé les microspores, elles ont poussé un tube qui descend jusque dans l'ovaire et viennent pénétrer dans le micropyle des deux ovules anatropes. Lorsque le tube pollinique pénètre par le micropyle, on dit que l'ovule est *acrogame*.

Chez les *Peperomia* et quelques *Euphorbia* on a un phénomène analogue.

Autant qu'on peut en juger d'après ces recherches actuelles, l'appareil oogonial est l'homologue d'un archégone simplifié : les deux synergides correspondraient au col de l'archégone *(cfr. Cycas)* le noyau polaire frère du noyau de l'oosphère correspond au noyau de la cellule de canal du ventre, celui de l'oosphère au noyau de l'oosphère de l'archégone. Les antipodes avec le noyau polaire paraissent être un appareil oogonial stérile. On les a aussi considérées comme un espèce de prothalle. Mais le mode de fusion des deux noyaux polaires montre que les deux appareils du sac embryonnaire sont homologues.

Fécondation chez les Spermaphytes.

Chez les Cycadacées et le *Ginkgo* il y a en ce qui concerne la fécondation une grande analogie avec ce qui se passe chez plusieurs Ptéridophytes; des spermatozoïdes ciliés et spiralés pénètrent dans des archégones et vont s'unir à la cellule oosphère. Cela est facilité par la production, au sommet de l'archidie (nucelle), d'une cavité nommée chambre pollinique, laquelle se remplit d'un liquide qui amènera les spermatozoïdes jusqu'à l'orifice des archégones dont le col arrive au niveau inférieur de cette chambre pollinique *(fig. 743)*.

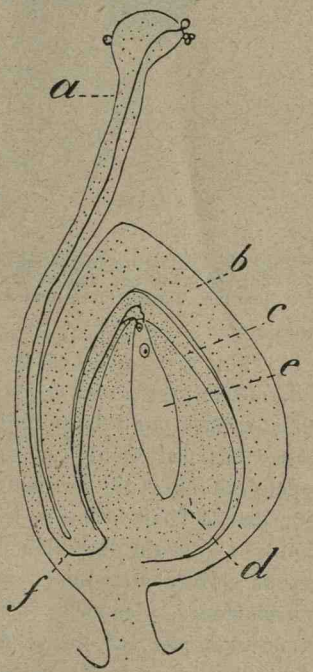


Fig. 747. — Alchimilla arvensis; a, style terminé par un stigmate traversé par un tube pollinique *f; b,* paroi du carpelle ; *c,* nucelle entouré par un tégument; *e,* sac embryonnaire ; ici le tube pollinique ne pénètre pas par le micropyle, mais se développe dans le tégument jusqu'à ce que, remontant, il atteigne le sommet du sac (D'après MÜRBECK.)

La microspore emportée par le vent vient se placer à l'orifice de l'ovule souvent disposé de façon à la retenir par une gouttelette visqueuse. Elle pénètre dans le micropyle puis dans la chambre pollinique. Déjà précédemment elle avait divisé son contenu en trois cellules, deux qui sont lenticulaires et appliquées contre la membrane, et une grande cellule non différenciée. Nous considérons ces deux cellules superposées comme l'origine d'une anthéridie *(fig. 743)*. En effet, après s'être fixée aux tissus du nucelle par un crampon, rhizoïde, la microspore, après un repos de plusieurs mois, émet un tube assez court qui porte à son sommet l'appareil en question, l'appareil anthéridien. La cellule prothallienne ne se développe pas et sert à la nutrition du reste de l'appareil, la cellule terminale s'accroît beaucoup et se subdivise. L'une des cellules se développe tandis que l'autre reste rudimentaire. On appelle la première *cellule génératrice*. C'est elle qui fournit les deux spermatozoïdes; la plus petite est la cellule socle. Peu après que la cellule génératrice s'est formée on voit apparaître tout à côté du nucléus deux petits corps qui se disposent aux pôles du noyau. Puis lentement tout le reste disparaît pour

nourrir la cellule génératrice et enfin le noyau se subdivise; pendant ce temps, les *blépharoplastes*, ainsi qu'on nomme ces corps, se transportent vers la surface de leur cellule où on voit se développer des cils. Du noyau part un bec qui se dirige vers la zone ciliée; celle-ci se prolonge en une bande qui fait cinq tours autour de la cellule hémisphérique, se maintenant constamment près de la surface, un peu au-dessous de la membrane plasmique *(fig. 742, 743 B)*.

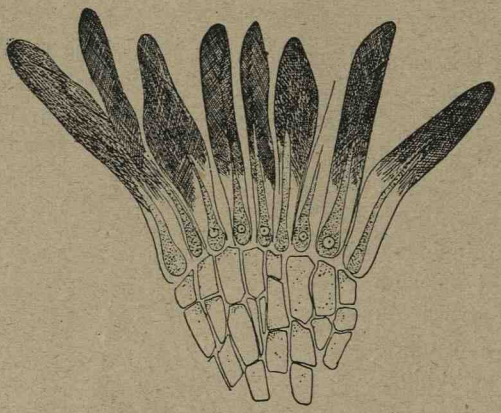


Fig. 748. — Papilles stigmatiques du *Polygala myrtifolia* qui sécrètent une matière grasse dans l'épaisseur de leur membrane (colorée en noir par l'acide osmique).

Dans le *Microcycas calocoma*, de Cuba, la cellule génératrice est remplacée par 8 à 10 cellules qui, se comportant de même, produisent chacune deux spermatozoïdes, ce qui fait 16 spermatozoïdes par tube pollinique.

Chez les Conifères dépourvus de vrais spermatozoïdes, la fécondation se fait ainsi : le grain de pollen ne peut arriver au contact des archégones, lesquels sont couverts par les tissus du nucelle; le grain de pollen, après avoir pénétré dans le canal micropylaire, germe en poussant un tube à travers les tissus du sommet du nucelle. Pendant ce temps, se passe dans la microspore une évolution analogue à celle déjà décrite pour les Cycadacées; la cellule terminale de l'anthéridie se subdivise en deux cellules qui correspondent aux cellules mères des anthérozoïdes (v. *fig. 744, 745*). Le tube pollinique amène ces cellules fécondantes jusqu'aux archégones.

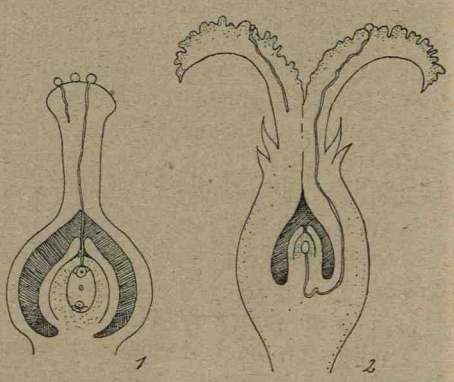


Fig. 749. — Acrogamie chez une Angiosperme, le tube pollinique a pénétré par le micropyle et vient féconder l'oosphère. — 2, Chalazogamie dans le *Juglans*. Le tube pollinique pénètre par la chalaze.

Il est bien évident que les deux cellules fusiformes ou vermiformes qui fonctionnent comme gamètes sont homologues aux spermatozoïdes. En effet, la cellule qui leur donne naissance se subdivise comme le fait la cellule anthéridiale des microspores des Cycadacées et des *Ginkgo*. Durant leur trajet dans le tube pollinique elles sont, il est vrai, encore enfermées dans leur membrane, mais à leur entrée dans le sac ces cellules sont nues ; on ne distingue plus guère que le noyau fusiforme ou vermiforme. Néanmoins, il est très probable que ce noyau est accompagné de plasma.

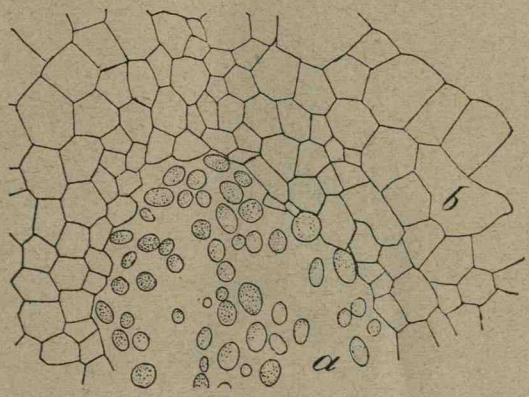


Fig. 750. — Section transversale à travers le style de l'*Allium Molly*. *b*, cellules de la périphérie ; *a*, tissu conducteur gélifié.

Chez les Angiospermes, la microspore ne contient que deux cellules, la cellule prothallienne et la cellule anthéridiale. Celle-ci également se subdivise en deux cellules. Ce sont les deux gamètes mâles. Arrivés au contact du sac embryonnaire l'un des gamètes s'unit à l'oosphère, l'autre s'unit au noyau secondaire du sac embryonnaire. Il y a ainsi double fécondation. Chez quelques Angiospermes, les gamètes mâles au sortir du tube pollinique prennent une apparence vermiforme; ils ressemblent alors à des spermatozoïdes spiralés (*Lilium, fig. 758, 759*).

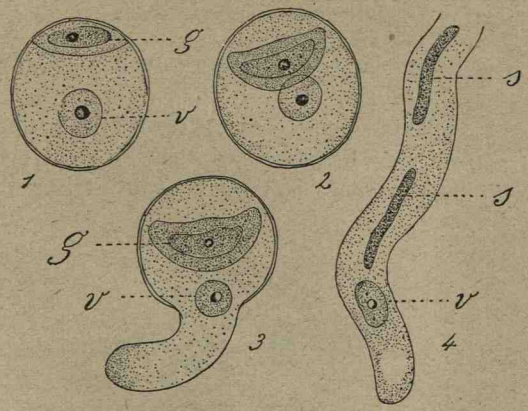


Fig. 751. — Microspore et germination de la microspore d'une Angiosperme. *1*, *g*, cellule fertile, *v*, cellule stérile — 2, stade plus avancé — *3*, germination ; *4*, tube pollinique, avec les deux gamètes *s*, et le noyau stérile *v*. (D'après Ernst.)

L'union du gamète mâle avec le noyau secondaire précède parfois

celle de l'autre microgamète avec l'oosphère. Parfois aussi l'union du

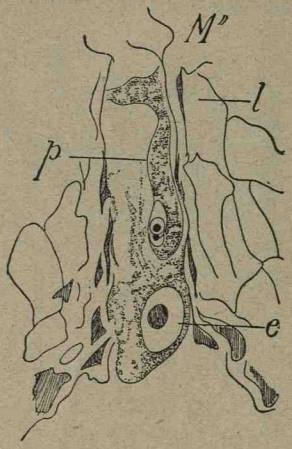


Fig. 752. — *l'arnassia palustris;* sommet de l'ovule; *l*, tégument; *M''* micropyle; *e*, le noyau d'une des synergides qui s'est allongée vers le micropyle; *p*, tube pollinique engagé dans le micropyle et au contact de la synergide; on voit vers son sommet les deux gamètes avec leur noyau à nucléole foncé.

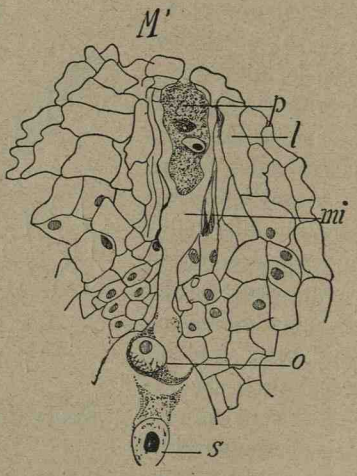


Fig. 753. — *Idem ; l*, tégument; *mi*, micropyle ; *p*, portion d'un tube pollinique avec deux gamètes; *o*, noyau de l'oosphère ; *s*, noyau secondaire du sac embryonnaire.

spermatozoïde se fait peu avant la réunion des noyaux polaires (v. *Lilium*).

Mais comme chez ces plantes les ovules sont enfermés dans des carpelles clos (pistils), la microspore, ne pouvant arriver di-

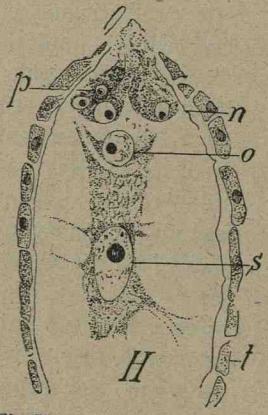


Fig. 754. — *Idem*, sommet du sac embryonnaire; *t*, cellules internes du tégument; *n*, contours du sac embryonnaire; *o*, oosphère; au-dessus les deux synergides; *p*, tube pollinique qui vient de déverser les deux gamètes; *s*, noyau secondaire du sac embryonnaire.

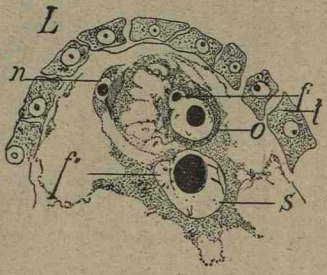


Fig. 755. — *Parnassia palustris.* Sommet du sac embryonnaire ; *t*, tégument (cellules épithéliales); *s*, noyau secondaire auquel s'est soudé le gamète *f'*; *o*, oosphère dont le noyau est en train de s'unir à l'autre gamète mâle *f'*; *n*, noyau d'une des synergides.

rectement au micropyle, est arrêtée par les papilles stigmatiques qui sécrètent des substances nutritives, glycose, saccharose, graisses. Retenue

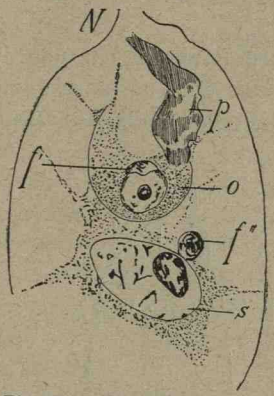


Fig. 756. — *Idem*, même lettres que précédemment; *p*, tube pollinique vidé.

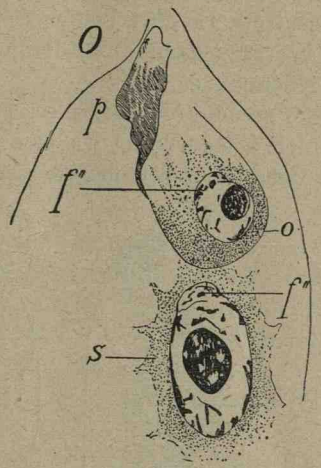


Fig. 757. — *Id.*, stade un peu plus avancé.

sur le stigmate, la microspore émet un tube pollinique qui, comme une hyphe de champignon, descend par le tissu conducteur (papilles) qui tapisse la face interne des carpelles ou tissu gélifié qui occupe l'axe du style et finalement arrive au contact des ovules, pénètre par le micropyle, traverse la paroi du nucelle quand elle est conservée et vient féconder l'oosphère *(fig. 749-747)*.

Lorsque le noyau fécondant est entré dans le sac on remarque qu'au moins l'une des synergides perd sa turgescence et se désorganise *(fig. 758)*. En général, l'union du noyau spermatozoïde avec le noyau secondaire se fait avant celle de l'oosphère et du premier spermatozoïde. Parfois la fécondation du noyau secon-

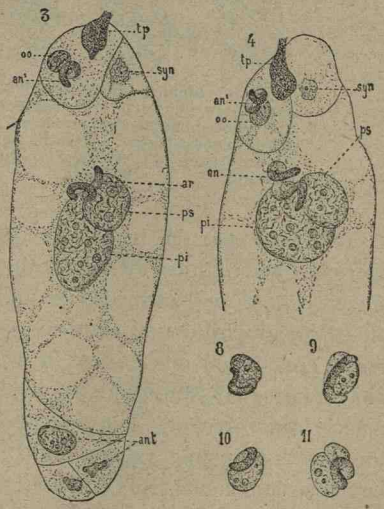


Fig. 758. — *Lilium Martagon.* Double fécondation; *tp*, tube pollinique; *syn*, synergide; *oo*, oosphère; *ant*, spermatozoïde; *ps*, noyau polaire supérieur; *pi*, noyau polaire inférieur; *an*, antipodes; 4, idem.

daire se fait alors que les deux noyaux polaires sont seulement rapprochés mais non encore fusionnés *(fig. 758)*.

Par conséquent, il y a dans le sac embryonnaire deux fécondations et même trois. En effet, l'union des deux noyaux polaires est en quelque sorte une caryogamie, c'est l'union des noyaux qui sont séparés par trois générations.

Cette pseudo-fécondation est précédée ordinairement par une différenciation à laquelle on n'a pas, à notre sens, attribué assez d'importance. Cette différenciation est relative à la chromatophilie des appareils

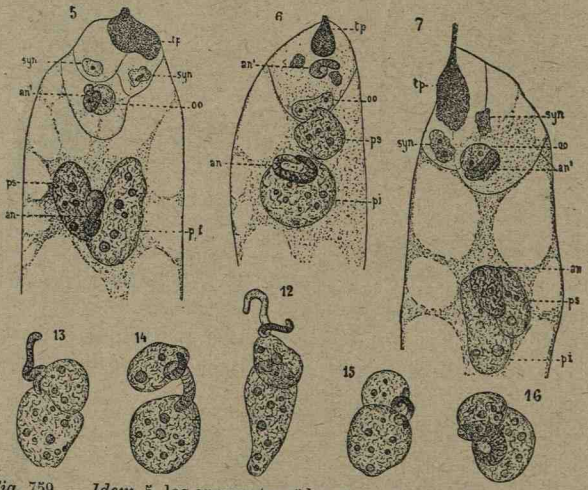


Fig. 759. — *Idem*, 5, les spermatozoïdes se sont arrondis ; 6, le spermatozoïde supérieur ne s'est pas encore approché du noyau de l'oosphère ; l'autre s'est soudé au noyau polaire inférieur ; 7, synergides désorganisées, noyau du gamète inférieur (*an*) arrondi ; 8-16, divers stades de la fécondation du noyau secondaire ou des noyaux polaires. (D'après GUIGNARD.)

du sac. Traité par la fuchsine et le vert d'iode, par exemple, le groupe supérieur des cellules du sac embryonnaire absorbe de préférence le pigment rouge, les antipodes le pigment bleu. Sans vouloir donner à cette chromatophilie une signification chimique, on peut cependant en tirer la conclusion que durant la différenciation il s'établit dans le sac embryonnaire un dimorphisme évident révélé par l'affinité différente vis-à-vis des colorants. Les deux noyaux polaires qui s'unissent n'ont donc pas une même valeur; dans une certaine mesure ils sont des isogamètes au même titre que les isogamètes sortis d'une même cellule d'*Ulothrix*, et qui à peine libérés s'unissent deux par deux.

Mais, demandera-t-on, comment une zygote peut-elle être fécondée de nouveau? Or, comme nous ignorons la véritable signification de la

fécondation, la réunion du spermatozoïde au noyau polaire est un fait qu'il faut provisoirement constater et interpréter comme une superfétation, une fécondation répétée (isogamie suivie d'hétérogamie).

Réduction chromatique.

Un phénomène important qui précède toujours, autant qu'il paraît, la formation des éléments sexuels chez les Bryophytes, Ptéridophytes et Spermaphytes est celui qui a reçu le nom de *réduction chromatique*. On a en effet remarqué que, lors de leur division, les noyaux de la phase sexuée, soit du prothalle, montrent un nombre inférieur de moitié, à celui qu'exhibent à chaque division les noyaux de la phase asexuée. Si le sporophyte de la Fougère a des noyaux à $2n$ chromosomes, ceux du prothalle seraient à n chromosomes. Lors de la fécondation on obtient $n + n$, soit $2n$.

Chez les Fougères, la réduction chromatique s'effectue dans les cellules mères lors de la formation des tétraspores. Par conséquent, les

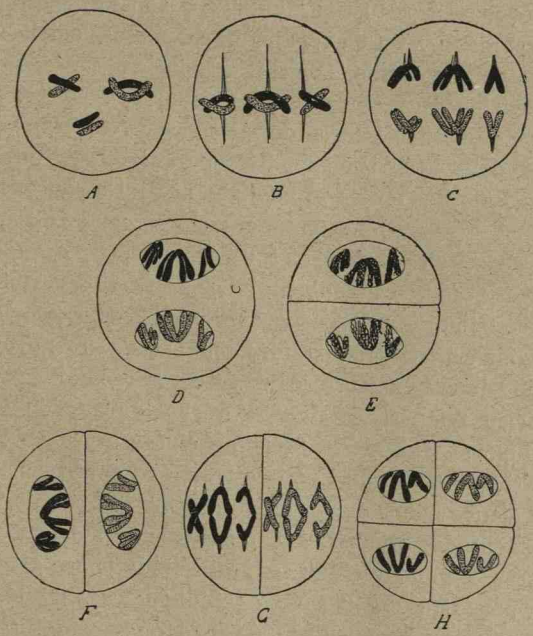


Fig. 760. — Réduction chromatique dans les cinèses de maturation (tétrasporange de spermaphytes). (D'après Grégoire.)

tétraspores ne reçoivent pas $2n$ chromosomes mais seulement n chromosomes, ce qui signifie que la phase sexuée commence à partir de la naissance des tétraspores.

Or, ceci se retrouve chez les Spermaphytes lors de la naissance des micro et des mégaspores. On a pendant bien des années cherché à élucider ce point de savoir par quel procédé cette diminution peut avoir lieu. L'interprétation qu'on en donne actuellement est la suivante :

A la prophase de la cinèse gamétogène pendant un stade (hétérotypique) auquel on a donné parfois le nom de *synapsis* les $2n$ chromosomes somatiques c'est-à-dire ordinaires et en tout semblables aux chromosomes des parties végétatives ordinaires, s'unissent deux par deux et constituent ainsi n chromosomes bivalents. Ceux-ci se plaçant à l'équateur du fuseau sont dissociés à la métaphase en leurs chromosomes constitutifs et cette cinèse sépare les $2n$ chromosomes somatiques en deux groupes de n chromosomes complets. Mais en même temps, une caryocinèse normale somatique s'accomplit pour chacun des chromosomes conjugués. Chacun de ceux-ci, pendant que se fait la séparation en deux groupes, subit une division longitudinale qui s'achève ensuite à la cinèse suivante ordinaire (homœotypique), par séparation des moitiés ainsi produites *(fig. 760)*.

Par conséquent, la réduction, lorsqu'elle apparaît pour la première fois dans le sporange, n'est qu'apparente; chacun des soi-disant chromosomes (hétérotypiques comme l'on dit) est bivalent, c'est-à-dire constitué par l'accolement de deux chromosomes ordinaires. La vraie réduction ne s'opère que par cette dissociation elle-même.

En réalité, dans la division du tétrasporange il n'y aurait pas une double cinèse mais une cinèse unique aboutissant directement à la production de quatre spores. La première cinèse ne serait qu'apparente puisqu'elle consisterait simplement à séparer en deux groupes les chromosomes somatiques non dédoublés; ce ne serait qu'à partir du moment où se fait la distribution des deux groupes de chromosomes qu'une division longitudinale permettrait la formation de quatre noyaux par une cinèse normale dans le nombre réduit de chromosomes.

Il ne convient donc pas de placer la véritable réduction dans le tétrasporange lui-même, puisque la première cinèse qui s'y passe consiste exclusivement dans la conjugaison de paires de chromosomes. Ce n'est que dans les spores que le nombre réduit est obtenu par une cinèse normale dans chacun des groupes. Ainsi, à partir du moment où se constituent les spores, le nombre réduit est réalisé et la phase gamétophyte est initiée. Cette phase à n chromosomes est longue chez les Mousses et les Fougères (protonema et plante feuillée des Mousses, prothalle des Ptéridophytes). Déjà chez ces dernières elle peut se raccourcir et se passer

presque exclusivement dans la spore (*Azolla, Salvinia*) ; plus courte dans les Sélaginelles elle est à peine indépendante des spores (voir p. 602). Chez les Gymnospermes elle est limitée à la microspore et le tube pollinique d'une part, la mégaspore et le prothalle inclus d'autre part; chez les Angiospermes, elle ne comprend que le ou les sacs embryonnaires et leurs cellules incluses, les grains de pollen et les cellules qui s'y développent.

Il serait trop long d'énumérer les variations de ce phénomène observées dans tout le règne végétal : disons seulement que presque partout on retrouve cette antithèse des phases à n chromosomes et à $2n$ chromosomes. La systématique rationnelle doit tenir compte de ce phénomène qui permet de délimiter les deux générations superposées qui constituent l'être entier. Dans la genèse des microspores à partir des Archidiophytes inférieures (ici les spores) il n'y a point de variation. Les deux caryocinèses qui précèdent la formation des spores se passent selon le schéma indiqué et aboutissent à la réduction chromatique. Mais en ce qui concerne la mégaspore, la règle est maintenue chez les Ptéridophytes où chaque mégaspore s'est différenciée à partir d'un tétrasporange typique. Chez les Spermaphytes cette régularité cesse car il ne se forme pas toujours quatre tétraspores. Le tétrasporange (cellule mère des mégaspores) se divise souvent deux fois pour produire quatre cellules superposées dont l'inférieure seulement devient sac embryonnaire. Parfois c'est la cellule supérieure (*Oenothera*).

Mais il arrive que l'une des cellules de première division reste non segmentée, l'autre se segmente normalement. La mégaspore qui se forme de ce groupe de deux cellules est encore un sac embryonnaire à chromosomes réduits. Il n'en est plus de même, lorsque, comme chez les *Lilium* et beaucoup d'autres plantes, le sac embryonnaire se forme directement à partir d'une cellule sous-épidermique sans qu'il y ait tétrasporange. Alors le tétrasporange devenu mégaspore par simplification voit se faire la mitose réductive au cours des deux premières divisions qui dans le sac embryonnaire donnent naissance à deux groupes polaires de deux noyaux, la troisième division est celle de noyaux à n chromosomes.

Quelle est la signification qu'il faut donner au phénomène de la réduction? Je n'en vois qu'une : distribuer en deux groupes les chromosomes d'une cellule somatique (hétérozygote), opérer en quelque sorte un triage des chromosomes, triage qui ne s'effectue pas dans la cinèse ordinaire pendant laquelle il y a distribution égale de la masse nucléaire, puisque à chaque cinèse le dédoublement longitudinal répartit dans les deux noyaux le produit du dédoublement longitudinal des chromosomes.

Si l'on admet qu'il puisse exister entre les chromosomes une certaine

différence, la première cinèse hétérotypique aurait pour effet d'établir deux groupes de chromosomes différents.

La généralité de ce phénomène de réduction observé plus ou moins exactement, chez toutes les Archégoniates et les Spermaphytes, n'a pas manqué d'attirer l'attention des théoriciens. On reviendra sur cette question à propos de la génétique et de son fondement nucléaire. Ce que nous savons de certain maintenant, c'est que dans le tétrasporange, par une division hâtive, au lieu de deux spores il s'en forme quatre qui n'ont plus du noyau primitif que la moitié des chromosomes. C'est comme si grâce à ce procédé il y avait réduction de moitié de la substance du noyau, de telle façon que lorsque dans le gamétophyte s'uniront les deux gamètes, l'œuf qui en résulte (zygote) revient à la génération à $2n$ chromosomes.

Faut-il maintenant continuer à prétendre que la phase à $2n$ chromosomes est asexuée et exclusivement sporogène et que la phase sexuée commence seulement avec les tétraspores? Il faut bien se garder de confondre la sexualité avec le phénomène de la réduction. Voici pour quelles raisons : Tout d'abord, chez les Ptéridophytes qui produisent deux sortes de tétraspores, on voit dès le début se différencier des archidies dont on peut prédire la nature des spores. Il est donc oiseux et spécieux de prétendre que les archidies n'ont pas de caractère sexué. Chez les Gymnospermes, sur le sporophyte se développent des appareils, des feuilles archidigènes qui sont dès le début différenciées sexuellement.

Cela va parfois plus loin puisque les Cycadées ont des sporophytes mâles ou femelles, c'est-à-dire des plants feuillés qui les uns produisent exclusivement des sporophylles mâles, d'autre exclusivement des sporophylles femelles (plantes dioïques).

Sexualité.

La sexualité consiste en un dimorphisme physiologique qui parfois ne s'exprime au dehors par aucun caractère morphologique; ainsi les isogamètes des Algues qui s'attirent *(fig. 614)*, les isospores des Equisétacées qui d'apparence sont identiques mais qui germent les uns en prothalles femelles, les autres en prothalles mâles; les semences des plantes unisexuées *(Cannabis, Humulus, Salix*, etc.), qui sont morphologiquement identiques mais qui germent en plantes unisexuées.

Dans les isogamètes des Algues en apparence identiques, il est extrêmement probable qu'il existe une polarité, c'est-à-dire une différence

physiologique, chimique ou physique puisqu'ils s'attirent mutuellement. De même, dans les branches des Algues ou des Champignons qui se conjuguent, doit se faire, dès le début, une polarisation sexuelle; il n'existe sans doute nulle part de véritable isogamie. On pourrait comparer la sexualité au dimorphisme des substances actives (vis-à-vis de la lumière); il existe de ces substances deux isomères optiques non superposables, mais identiques au point de vue de leur composition chimique élémentaire (acides tartriques).

La facilité avec laquelle on peut, chez les isogamètes des *Ulothrix*, des *Monostroma*, des Zygnémacées, des Mucoracées, faire disparaître le caractère sexuel, c'est-à-dire provoquer le développement du gamète, soit par une élévation de température soit par une autre cause (parthénospore), montre qu'il ne s'agit dans la sexualié de ces plantes que d'un équilibre assez instable qu'une cause souvent peu importante peut amener à une situation différente. C'est ainsi qu'on peut développer les œufs d'animaux soit en substituant au spermatozoïde un excitant chimique ou osmotique sans fécondation; ceux-ci passent sans doute de l'équilibre unisexué à l'équilibre hermaphrodite, c'est-à-dire deviennent susceptibles de développement sans mixie (voir parthénogénèse).

Que la sexualité existe indépendamment de la différenciation morphologique, cela est évident en ce qui concerne les isogamètes de certaines Algues. Par exemple, un isogamète d'*Ectocarpus* (Algue brune filamenteuse) prend le caractère femelle qui consiste uniquement dans sa moins grande mobilité; il finit par être rejoint par un autre isogamète plus agile *(fig. 616)*.

Chez les Mucorinées, on trouve des espèces qui sont hermaphrodites en ce sens que sur le même thalle filamenteux, issu d'une seule spore, naissent des branches (zygophores) desquelles procèdent les deux gamètes dont le rapprochement et l'union précèdent la formation de la zygote (œuf); si ces deux cellules s'unissent, c'est qu'elles ont un potentiel sexué différent *(fig. 631, Sporodinia)*. Il arrive que chez ces Champignons, sur le même thalle, se forment des zygophores, c'est-à-dire des branches sexuées différenciées *(fig. 632 bis)* portant des gamètes inégaux *(Zygorhynchus, Dicranophora)*.

Cependant la plupart des espèces des Mucorinées ont des thalles unisexués mais morphologiquement identiques, sauf qu'ici et là l'une des formes végétatives a une végétation plus luxuriante que l'autre. L'espèce est ici dissociée en deux isomères physiologiques; chaque isomère peut se reproduire indéfiniment par spores et ne produit alors jamais de zygophores ni de zygote. Mais si on réunit dans une même culture les deux isomères on voit se produire au contact des deux végétations une conjugaison répétée *(fig. 634)*. Comme on ne peut reconnaître l'existence

de ces deux isomères que par l'expérience on considère du même sexe ceux des thalles qui ne réagissent pas l'un sur l'autre, ne produisent pas de zygote, d'un sexe contraire ceux qui s'unissent. Chaque isomère étant reproduit par spore conserve indéfiniment la même polarité. Il en est probablement de même des mycélium d'Hyménomycètes.

Dans les recherches faites à l'Institut botanique de Genève on a reconnu que parfois les deux isomères sexuels diffèrent par leurs propriétés chimiques : Ainsi le *Mucor hiemalis* + dédouble facilement le maltose et s'y développe abondamment tandis que l'autre isomère — ne peut dédoubler ce disaccharide ou ne le fait que dans des conditions exceptionnelles, le contraire a lieu sur saccharose. D'autre part leur maximum thermique de croissance est différent, tandis que *M. hiemalis* refuse de croître au-dessus de 28°, l'isomère peut se développer à 29° et au-dessus; ceci permet de trier les deux races. On voit par cet exemple qu'à une potentialité sexuelle bien définie correspondent des différences chimiques bien définies qui se traduisent par une relation vis-à-vis de glycosides de forme stéréochimique différente, comme si les ferments étaient différents.

Mais le plus souvent la sexualité se traduit aussi par des caractères morphologiques saillants. On a vu plus haut l'homologie des deux gamètes dans la série des Algues et par quels degrés insensibles la sexualité se traduit au dehors dans la morphologie. Cette morphologie sexuelle peut s'affirmer sans qu'elle aboutisse nécessairement à la fécondation; ainsi on peut arrêter la fusion des gamètes de *Spirogyra* ou des Mucoracées qui sont différenciés puisque l'un est mobile et que l'autre ne l'est pas. Néanmoins chaque gamète se développe parfois en une *azygospore* (Mucoracées, *Spirogyra*).

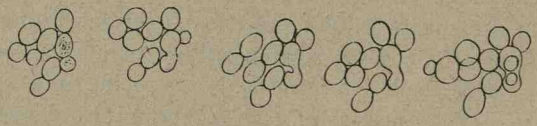


Fig. 761. — *Zygomyces ficicola.* Copulation hétérogamique. On voit deux cellules, dans le groupe de gauche (en gris) qui viennent de se séparer, entrer en conjugaison dans la deuxième figure. Dans la cinquième il y a formation de deux spores. Ces dessins ont été faits successivement à la chambre claire et expriment l'apparence du groupe du 20 mars, à 11 h. du matin au 23 mars, à 10 h. 50. (Inst. Bot. Genève.)

Chez les *Saccharomyces* on a aussi tous les degrés entre les gamètes morphologiquement identiques et les hétérogamètes.

La zygote des Mucoracées ne peut donc être qu'hermaphrodite. Lors de sa germination, deux cas peuvent se présenter. Le sporangiophore

peut être hermaphrodite; mais lors de la formation des spores, dans le premier sporange, il se fait une ségrégation des sexes. Toutes les spores dans le sporange ne sont pas identiques. Les unes germent en donnant des thalles d'un sexe, les autres d'un autre sexe *(Phycomyces nitens)*.

Comment peut-on savoir que le sporangiophore est ou hermaphrodite (bisexué) ou unisexué? C'est en coupant le sporangiophore et en le forçant de croître en un mycélium (thalle) avant la ségrégation des sexes dans le sporange. Alors ce thalle est bisexué, c'est-à-dire qu'il ne se fait point de différenciation jusqu'à ce que naissent les nouveaux sporanges où les spores sont mâles ou femelles *(fig. 761, bis)*.

Mais dans le *Mucor Mucedo*, qui est aussi une espèce à disjonction sexuelle (dioïque) la zygote formée par l'union des deux thalles antagonistes germe en donnant tantôt un sporangiophore mâle, tantôt un sporangiophore femelle, puis un sporange à spores mâles et d'autres à spores femelles. Ainsi, lors de la fécondation, l'un des sexes l'emporte sur l'autre, l'unisexualité se maintient donc durant tout le cycle (v. Hybrides et dominance).

On peut aussi reconnaître que dans les différentes espèces unisexuées de cette famille il y a réellement une différenciation sexuelle par le fait que, à partir des mâles supposés d'une espèce, on peut obtenir des espèces d'hybrides incomplets avec les femelles d'une autre espèce, tandis que par isomères de même signe, d'espèces différentes, il n'y a pas d'attraction.

Enfin il est des espèces de Mucorinées qui ont une troisième forme sexuellement inactive (espèce racémique par analogie avec les isomères chimiques) appelée neutre.

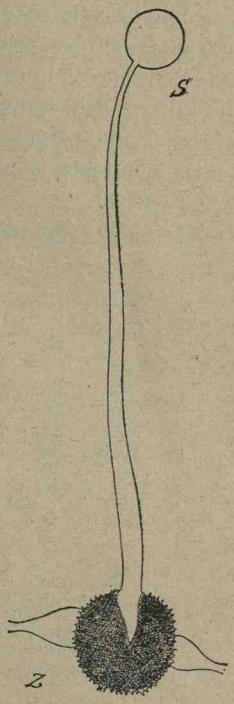


Fig. 761 bis. — Germination de la zygote d'une Mucorinée. On voit latéralement les deux branches copulatrices; l'enveloppe de la zygote a été rompue et le filament qui en sort porte à son sommet un sporange en voie de différenciation.

Chez un grand nombre de plantes, comme chez les Mucorinées que l'on vient de citer, la phase gamétophyte ou gamétogène hermaphrodite, ou unisexuée, monoïque ou dioïque est suivie d'une phase sporogène hermaphrodite, unisexuée monoïque ou dioïque. Seulement entre l'apparition des spores et le développement de l'œuf, il s'intercale une phase appelée *sporophyte*, qui peut être indéfiniment neutre ou sexuellement indifférenciée.

Ainsi, chez les Ptéridophytes, le gamétophyte (génération à n chromosomes) étant le prothalle et le sporophyte (génération à $2n$ chromosomes) la plante feuillée (Fougères, Equisétacées, Lycopodiacées), il y a tantôt des prothalles bisexués, tantôt des prothalles unisexués; mais le sporophyte reste sexuellement indifférencié; il n'y a qu'une seule sorte de sporange, chez ceux qu'on nomme homosporés, tandis que déjà chez les Equisétacées la séparation des sexes s'établit dans les sporanges qui produisent des spores mâles ou femelles (*Calamostachys Binneyana* (fossile), ou n'apparaît qu'à la germination des spores en apparence toutes identiques mais qui se développent en prothalles mâles ou femelles (*Equisetum*).

Parfois la *ségrégation sexuelle*, morphologique, commence déjà lors de

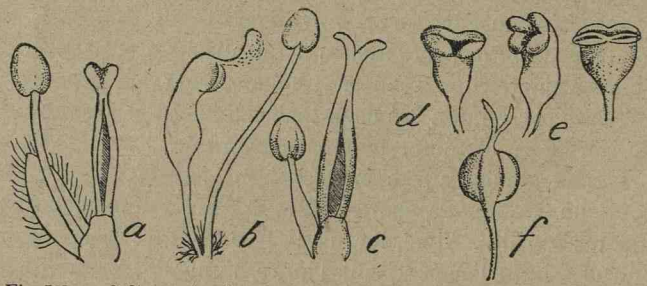


Fig. 762. — *Salix pentandra* × *S. fragilis* (*a*, fleur mâle dont l'une des étamines s'est transformée en carpelle; *b*, id, mais ici le sporophylle de gauche n'est qu'en partie femelle, son sommet est devenu stigmatoïde, au-dessous du sommet on voit une anthère, l'appareil renflé contient des ovules; *c*, étamine et carpelle; *d*, pistil dont le sommet des deux carpelles est pollinifère; *e*, id.; *f*, pistil dont les deux carpelles prolongés en stigmates ont des micrarchidies.

la formation des archidies monoïques qui non seulement produisent sur une seule plante deux sortes de spores, mais qui sont morphologiquement différenciées en archidies mâles ou en archidies femelles. Ceci démontre bien que le sporophyte chez les plantes citées est potentiellement bisexué, mais que la ségrégation sexuelle s'y fait à des niveaux variés de l'évolution individuelle.

Ainsi chez les Spermaphytes cette *disjonction sexuelle* s'effectue, comme on le verra plus loin, assez tôt pour qu'on puisse parler, non seulement d'archidies mâles ou femelles, mais de sporophytes mâles ou femelles. Tantôt ces derniers sont portés sur le même pied (sporophyte monoïque) tantôt sur deux pieds différents (dioïques).

On ne saurait dire actuellement si dans les plantes unisexuées, il y a exclusion complète de l'un des sexes ou si le caractère de l'autre sexe est seulement masqué, dominant sur son antagoniste (v. hybrides).

Dans ce cas, il y aurait eu dominance dans les deux sexes puisque les

microspores peuvent apparaître sur une plante femelle et les mégaspores sur une plante mâle. Alors le sexe opposé serait latent. Chez les *Salix*, qui sont strictement monoïques, il arrive que sur les carpelles se développent des anthères ou des ovules sur des anthères *(fig. 762)*. Les plantes unisexuées seraient alors des plantes chez lesquelles la ségrégation des sexes ne se ferait qu'au moment de la formation des spores. (V. Hybridation et Théorie de la descendance).

Dans les Algues qui sont isogames il arrive que la réduction chromatique se fait par expulsion d'une partie de la masse nucléaire.

Dans les Desmidiées, les gamètes s'étant confondus, leurs noyaux ne le font que tardivement, un peu avant la germination de la zygote. Mais alors se fait une première division cinétique par laquelle chacune des deux cellules filles reçoit un noyau. Ceui-ci se divise immédiatement : des deux noyaux l'un disparaît en se désorganisant. Les deux cellules de Diatomacées, au contraire *(fig. 621) (Rhopalodia)*, qui vont s'unir en une conjugaison, se rajeunissent et se divisent. Mais auparavant leur noyau avait subi une double bipartition. Chacune des cellules filles (gamètes) reçoit donc deux noyaux. L'un des noyaux de chaque gamète se réduit et tend à disparaître. Un peu plus tard, chaque gamète s'unit par une conjugaison isogame à son voisin de la Diatomée voisine; puis dans la suite les deux noyaux se fusionnent.

Dès lors la cellule habituelle de la Diatomacée est à $2n$ chromosomes, tandis que celle de la Desmidiée est à n chromosomes.

Dans le *Coloechæte pulvinata* (Algue verte) la fécondation se fait sans qu'il y ait réduction préalable du nombre des chromosomes. Elle a lieu au moment où la zygote germe, donc après la fécondation. (Voir réduction chromatique). La zygote serait ici tout le sporophyte (à $2n$ chromosomes). Elle donnerait immédiatement naissance aux spores à n chromosomes.

Autant qu'on le sait, les Algues vertes sont haploïques.

La phase sporogène ou à $2n$ chromosomes semble avoir été intercalée pour la première fois d'une manière régulière dans l'évolution des Bryophytes; de cette manière était assurée, par la production des spores qui la termine, une dispersion au loin, dispersion qui n'était pas assurée par l'œuf, la zygote. En effet, tandis que chaque oogone ou chaque archégone ne produit qu'un œuf dont la fécondation est soumise à des chances, les archidies, en donnant naissance à des tétrasporanges nombreux dont chacun produit quatre tétraspores, assurent une multiplication plus abondante et plus certaine.

Le type le plus simple de cette intercalation tout d'abord sans importance végétative est fourni chez les Hépatiques par le genre *Riccia* (v. *fig. 594)*. Ici le stade sporogène consiste exclusivement en une archi-

die, en un appareil tétrasporogène entouré d'une enveloppe et multipliant le végétal au moyen des tétraspores. Dans les autres Bryophytes, cette archidie est supportée par un appareil allongé, un support nommé *seta*. Chez les Ptéridophytes, les archidies sont formées par un appareil feuillé (Fougères) qui l'emporte comme dimension et comme degré de différenciation sur le premier stade, le gamétophyte, lequel n'est ordinairement représenté que par une lame ou un corps cellulaire sans différenciation anatomique.

On conçoit dès lors que chez les plantes supérieures, vivant sur la terre ferme, l'appareil sporophyte qui assure la meilleure dissémination l'ait emporté sur l'autre.

On a vu dans le chapitre des homologies que partout où des sporanges sont plurizoosporés, les anthéridies le sont également, et que seulement là où les zoospores naissent uniques dans le sporange, les gamètes mâles sont également isolés. La production des gamètes est donc également en quelque sorte une sporulation.

Il y a chez les Champignons tant Basidiomycètes qu'Ascomycètes des phases intercalées entre le doublement de la masse nucléaire et la réduction et qui consistent en filaments dont les cellules sont toutes binucléées sans pourtant que ces deux noyaux se fusionnent. Dès le moment où, par une espèce de conjugaison, un noyau a passé d'une cellule d'un filament dans la cellule voisine d'un filament voisin, ce double noyau nommé synkarion se divise synchroniquement : à chaque multiplication chacun de ces deux noyaux subit une mitose. Ce phénomène peut durer un temps assez long. Ainsi chez les Urédinées, à partir de l'écidiospore formée sur l'Epine-vinette, le champignon qui en résulte par germination, de cette spore à double noyau, sur le Blé, végète pendant l'été, se multiplie même au moyen de cellules détachées binucléées (urédospores). Cette phase prend fin en automne : dans des cellules spéciales (téleutospores) il y a caryogamie, fusion de noyaux, et, par conséquent, formation d'une ou plusieurs zygotes. Chez les Hyménomycètes, il est probable que la formation de chapeaux épigés est précédée d'une conjugaison de deux thalles filamenteux de sexe différent et qui produisent un état synkarion. On sait que la production de la baside à la face inférieure du chapeau est précédée par une caryogamie (v. *fig. 637*). De même chez les Ascomycètes, il y a conjugaison et production d'un état synkarion qui précède la formation des

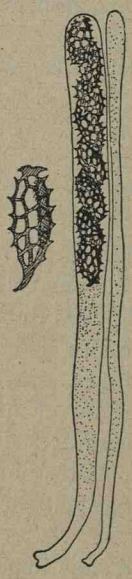


Fig. 762 bis. — Asque d'Ascomycète du genre *Peziza*.

périthèces. Dans les asques se fait une caryogamie. La téleutospore, la baside, l'asque jeune sont, en quelque sorte, des zygotes. Il y a alors réduction chromatique (v. *fig. 637*) et production de quatre conidies externes à *n* chromosomes, ou, chez les Ascomycètes, quatre spores internes à noyau réduit ou un multiple de quatre spores *(fig. 592 bis)*.

Caractères sexuels secondaires.

On a vu que les archidies naissent sur des feuilles différenciées, les sporophylles. Ceux-ci sont souvent groupés au sommet des rameaux, de manière à constituer un épi, une fleur, ainsi dans les Sélaginellacées, les Lycopodiacées, les Equisétacées.

Les tétraspores des Spermaphytes sont également portées par des archidies formées sur des feuilles spéciales d'un sporophyte hautement différencié (racine, tige, feuilles).

Parfois des feuilles particulières précèdent ces épis. Dans les *Equisetum*, elles forment une collerette, espèce d'involucre rudimentaire.

Chez les *Cycas*, le bourgeon qui porte les sporophylles ♀ n'épuise pas l'axe; lorsque les feuilles fertiles sont détachées, l'axe continue à pousser et à allonger la tige.

Chez les Conifères, les sporophylles mâles sont également réunis en un bourgeon floral. Quant aux sporophylles femelles de ces plantes, leur situation est au premier abord assez obscure. Le genre *Ginkgo* permet d'en saisir la disposition *(fig. 700)*.

Ici les épis mâles sont situés à l'aisselle de feuilles rudimentaires et à la périphérie du rameau ; comme chez les *Cycas* (v. *fig. 669*) l'axe se prolonge au centre de l'inflorescence en portant des feuilles végétatives.

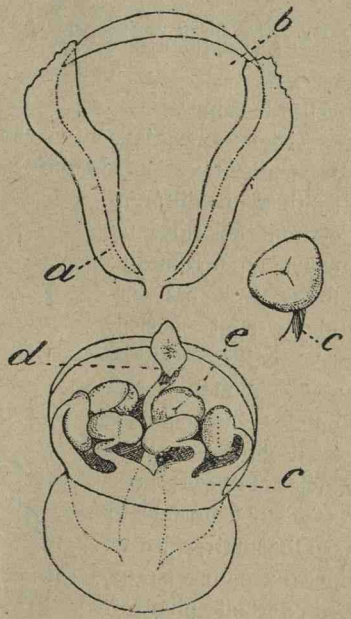


Fig. 763. — Fleur du *Tumboa* (*Welwitschia mirabilis*), l'enveloppe florale est composée ici de deux paires de feuilles ; *a*, pièces carénées ; *b*, pièces élargies qui se recouvrent ; en bas, on a enlevé les feuilles *a* et écarté l'une des feuilles *b* ; on voit le tube formé par la concrescence des sporophylles mâles (*c*) terminés par une synarchidie à trois logettes ; du milieu de ce bourgeon s'élève un pistil stérile *d e*, sommet d'une étamine.

Dans l'inflorescence femelle les bractées rudimentaires externes n'ont point de rameau axillaire; au contraire, les feuilles normales du centre portent à leur aisselle un appareil qui ressemble excessivement à une feuille ordinaire, mais qui serait plus réduite; les lobes sont remplacés par deux ovules. Le développement de cet appareil ne laisse aucun doute sur sa nature; c'est l'unique feuille d'un rameau rudimentaire *(fig. 700)*.

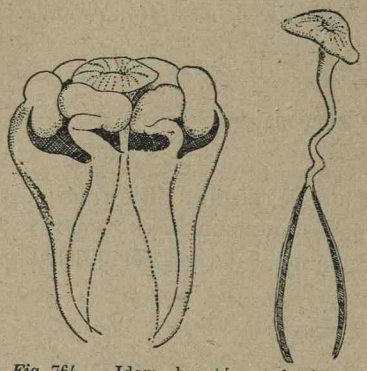


Fig. 764. — Idem, bractées enlevées; *b*, pistil stérile, plus grossi.

Comme on le voit, dans les *Ginkgo*, qui sont dioïques, le bourgeon mâle en épi et le sporophylle femelle sont homologues comme valeur morphologique, c'est-à-dire constituent tous deux des productions axiles; mais ils ne sont pas homologues comme position, les mâles occupent la périphérie du rameau florigène, les femelles le centre.

Cette même disposition est réalisée chez plusieurs Conifères et en particulier chez les Abiétinées. On sait que chez les *Pinus* il se fait sur les tiges une différenciation en rameaux courts et en rameaux longs. Sur ces derniers sont portées des feuilles écailleuses ; les feuilles aciculaires bien connues sont situées à l'aisselle de ces bractées sur des rameaux rudimentaires, les rameaux courts ; ceux-ci portent plusieurs feuilles, ou trois feuilles ou deux feuilles ou même une feuille.

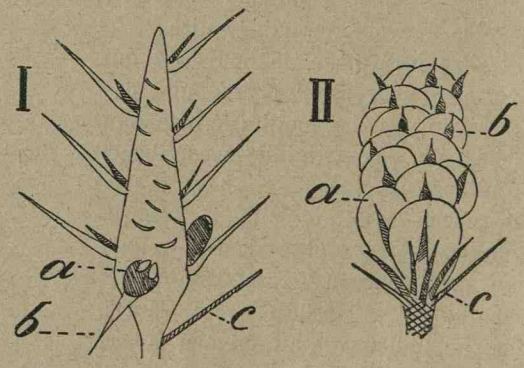


Fig. 765. — I, Schéma représentant une inflorescence (cône femelle) du *Larix decidua* (Conifères); *c*, feuille; *b*, bractée à l'aisselle de laquelle il y a une production mi-rameau, mi-feuille qui porte deux ovules. II, vue de l'extérieur d'un cône; *c*, feuille; *b*, bractée; *a*, écaille.

La *fig. 670* montre que chaque bourgeon mâle *(a)* est l'homologue d'un rameau court *(b)*, et que cette inflorescence composée est traversée par la continuation de l'axe qui porte des feuilles écailleuses et des rameaux courts. On reconnaît tout aussi bien que le cône femelle con-

siste en un axe portant des bractées à l'aisselle de chacune desquelles on trouve un rameau court rudimentaire, modifié, lequel n'a qu'une seule feuille appelée écaille (parce que dans la suite elle devient ligneuse et écailleuse). Cette feuille ordinairement arrondie porte les ovules à sa base *(fig. 695)*.

On a représenté schématiquement un cône de *Larix (fig. 765)*, c'est une pousse dont les feuilles inférieures sont aciculaires; plus haut ces feuilles sont remplacées par des bractées à limbe plus élargi *(b)*. C'est à l'aisselle de ces bractées que naît le rameau rudimentaire qui porte l'écaille et sur cette dernière les ovules *(a)*.

Chez les Gnétacées qui sont des Gymnospermes aberrantes, les sporophylles sont groupés en un bourgeon raccourci sur l'axe duquel ils sont disposés en verticille. Tantôt, comme dans les *Ephedra*, les sporophylles mâles (étamines) sont sessiles sur un axe qui s'élève au-dessus de deux bractées opposées, tantôt comme dans le *Tumboa Bainesii (Welwitschia mirabilis)* les six sporophylles ont leur base soudée, concrescente, en une gaine; ils entourent alors un ovule pistilloïde rudimentaire et stérile. Le pistil (ovule fertile) est situé dans une autre enveloppe florale à bractées également opposées. La structure du bourgeon mâle du *Tumboa* rappelle ce qu'on nomme une fleur périanthée et hermaphrodite chez les Angiospermes *(fig. 763, 764)*.

Fleurs des Angiospermes.

Tout autre en apparence est la disposition des sporophylles chez les Angiospermes. Ceux-ci sont portés sur des bourgeons particuliers plus spécialisés nommés fleurs.

Ces bourgeons floraux naissent à l'aisselle de feuilles nommées *bractées*; généralement un axe plus ou moins long les élève au-dessus de la bractée, c'est le *pédicelle* floral; très souvent, on observe sur ce pédicelle quelques feuilles rudimentaires, ordinairement deux, nommées *préfeuilles*; les étamines et le ou les carpelles (pistils) sont entourés de feuilles différenciées qui constituent l'*enveloppe florale (fig. 766)*.

Parfois cette enveloppe florale *(périgone)* est formée par des feuilles (tépales), qui ont toutes sensiblement la même forme et la même couleur. On dit alors que l'enveloppe florale est simple. Tout aussi souvent cette dernière est différenciée en deux séries (verticilles); la première qui comprend d'ordinaire des feuilles vertes *(sépales)*, se nomme calice; la seconde à pièces souvent colorées et parfois hautement différenciées, *(pétales)*, se nomme *corolle (fig. 767, 771)*.

Contrairement à ce qui a lieu pour les feuilles végétatives, les feuilles du bourgeon floral ne portent pas de bourgeons à leur aisselle. Cela paraît être le résultat d'un affaiblissement du pouvoir de prolification de la pousse par le développement intense que prennent les sporophylles (étamines et carpelles). Mais lorsque la fleur est déviée de ses fonctions ordinaires, ou qu'elle est fortement nourrie, on voit souvent des bourgeons naître à l'aisselle des feuilles florales, bractées, sépales, pétales, etc. *(fig. 769)*.

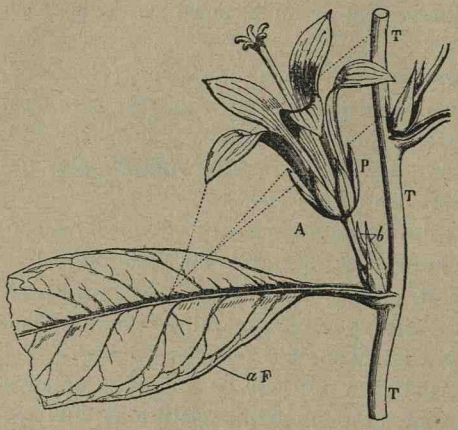


Fig 766. — Schéma représentant la position d'une fleur de Dicotylédonée par rapport à la tige (axe de l'inflorescence) et à la bractée; *T*, tige (axe); *aF*, bractée à l'aisselle de laquelle le bourgeon floral s'est développé; *b*, deux préfeuilles *ab* latérales (bractéoles); *P*, calice à cinq sépales dont deux sont antérieurs (*A*); le sépale impair postérieur *P*. Le sommet du pétale antérieur impair est relié au plan médian de la bractée par une ligne pointillée. Cette disposition est celle de l'immense majorité des Dicotylédonées pentamères. Chez les Papilionacées il y a l'orientation inverse. (D'après Baillon.)

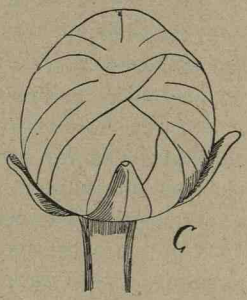


Fig. 767. — Bourgeon floral du *Parnassia palustris* : on voit trois sépales soutenant la corolle, dont les pétales sont encore imbriqués et ferment la fleur.

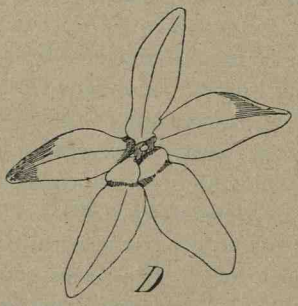


Fig. 768. — *D*, Id., calice à cinq sépales vu d'en bas.

Le développement de la fleur est au début celui d'un bourgeon ordinaire. Mais par le fait du défaut d'allongement de l'axe, les mamelons s'y disposent souvent en verticilles, c'est-à-dire que plusieurs pièces sont situées à la même hauteur, au même niveau; alors les pièces d'un verticille sont en alternance avec celles du verticille précédent et celles du verticille suivant (v. *fig. 770. 771*). Cependant, chez certaines fleurs *(Magnolia)* qui semblent avoir conservé un type primitif toutes les pièces sont disposées comme dans un bourgeon ordinaire à feuilles alternes; la fleur est dite alors spiralée. Chez les *Ranun-*

culus (Renoncules), où les pièces du calice et de la corolle sont verticillées tandis que les pièces nombreuses de l'androcée sont spiralées, on dit de la fleur qu'elle est *hémicyclique*. Le *Parnassia palustris* est un exemple d'une fleur *cyclique (fig. 771)*. Les pièces d'un même verticille

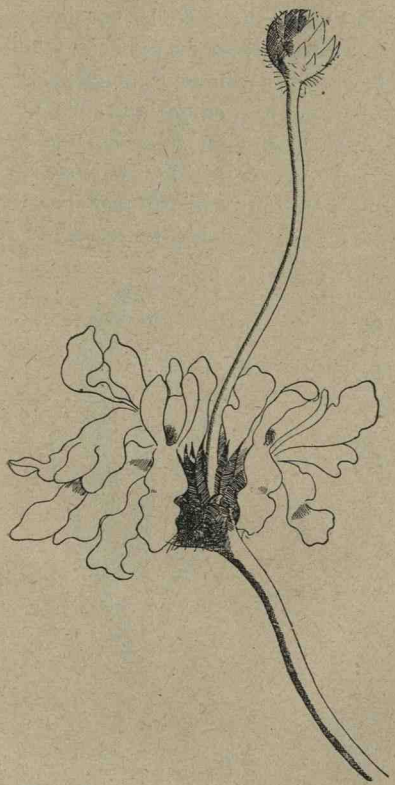


Fig. 769. — Figure montrant que même de l'aisselle de feuilles spécialisées de l'inflorescence peut naître un axe, une ramification. Cette figure représente une inflorescence, c'est-à-dire des groupes de fleurs disposées sur un axe commun (calathide). (*Scabiosa*).

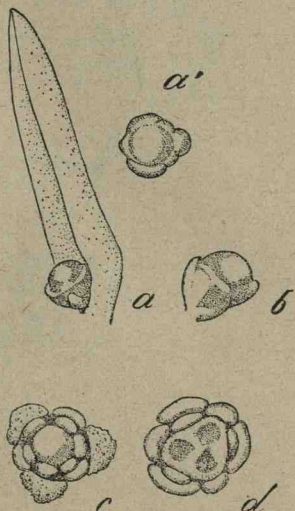


Fig. 770. — Origine de la fleur du *Lilium Martagon* ; *a*, bractée à l'aisselle de laquelle est un jeune bourgeon floral; *a*, sur ce bourgeon (cône végétatif) se sont formés 3 sépales et 3 pétales, les sépales sont plus gros ; *b*, id., vu de côté ; *c*, stade plus avancé, les 3 sépales se sont fortement accrus, les pétales sont en alternance et les deux verticilles d'étamines sont déjà sortis; il n'y a pas encore de carpelles ; *d*, on a enlevé les sépales, le verticille extérieur de l'androcée se distingue bien par ses pièces plus grosses, les trois carpelles apparaissent.

naissent souvent simultanément. Il est cependant souvent facile de constater que même alors que les calices ont des sépales verticillés (par 5), ces pièces naissent successivement selon une spirale très surbaissée et selon la divergence $^2/_5$. De même, le calice verticillé des Crucifères à quatre pièces naît en deux temps.

Lorsque ces sépales ou ces pétales se développent en pièces indépendantes, on dit que le calice ou la corolle sont *dialysépales* ou *dialypétales*.

Mais chez beaucoup d'Angiospermes tant Monocotylédonées que Dicotylédonées, il se forme de très bonne heure, au-dessous des mamelons d'un verticille et des vallécules qui les séparent, une zone d'accroissement circulaire, qui, comme un anneau, soulève l'ensemble des mamelons. Ainsi se forme un tube du calice, de la corolle, de l'androcée, du gynécée. Quoique continue, cette expansion est bien en quelque sorte une production foliacée, une espèce de feuille tubuleuse née de tout le pourtour de l'axe et qui, unique, se substitue à

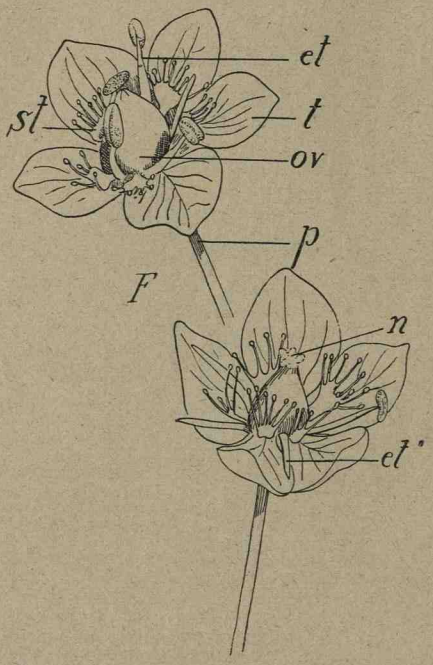


Fig. 771. — *Parnassia palustris*. *F*, fleur qui vient de s'épanouir; *t*, pétales (*5*); *et*, étamines inégalement développées, l'une à droite a déjà perdu son anthère; *st*, staminodes (*5*) en alternance avec les étamines : le pistil au centre est formé par 5-3 carpelles dont on voit les extrémités libres, mais encore conniventes (*ov*). — En bas une fleur plus âgée ; des étamines, une seule conserve encore son anthère; les stigmates (*5*) sont maintenant divergents et étalés (stade femelle).

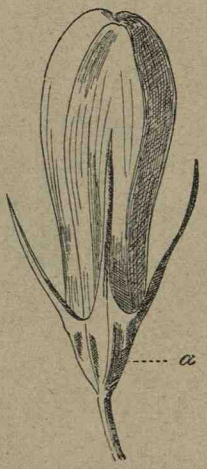


Fig. 772. — *Campanula rhomboidalis* ; *a*, calice gamosépale à dents (sépales proprement dits) linéaires.

l'ensemble des sépales, pétales, etc. Quand cette zone d'accroissement ne se développe qu'au-dessous d'un nombre restreint de mamelons, les feuilles ainsi soulevées ont l'air d'être soudées en anneau ou en faisceau (v. *fig. 773*). Ce qui se passe sur le périmètre de chaque verticille peut se faire simultanément au-dessous de plusieurs verticilles; alors plusieurs verticilles sont soulevés ensemble de telle sorte que la corolle semble insérée sur le calice, ou l'androcée sur la corolle, etc.

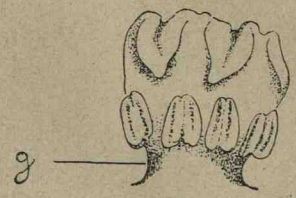
En même temps, les mamelons primitifs soulevés par ces anneaux distincts ou confondus se différencient en sépales, pétales, étamines,

qui, posées sur lui, ne semblent être que des lobes du tube. Cependant, ces lobes ont une autre origine que les lobes des feuilles (v. *fig. 141*). Dans le langage ordinaire on s'exprime au figuré en disant que les sépales, les pétales, les étamines sont concrescents sur une partie de leur longueur ou qu'ils sont soudés à tel ou tel verticille (*fig. 774*).

Il a déjà été question des concrescences des carpelles; il reste à parler de ce cas très particulier qu'on appelle l'ovaire infère. Lors-



Fig. 773. — *A*, Schéma illustrant l'origine d'une enveloppe ou d'un androcée à pièces concrescentes; on y voit les primordiums soulevés par un anneau circulaire; *b* calice gamosépale.



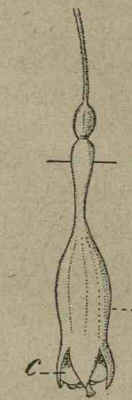


Fig. 774. — *Fuchsia*; *b*, calice gamosépale de couleur rouge cinabre, formant un tube étranglé vers sa base, puis campaniforme plus haut; les pétales sont portés sur ce calice mais sont libres entre eux.

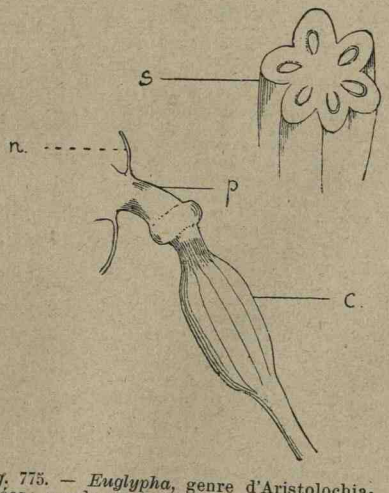


Fig. 775. — *Euglypha*, genre d'Aristolochiacées; *g*, colonne formée par la concrescence des étamines et des six carpelles dont la partie libre forme le stigmate lobé; *s*, section transversale dans l'ovaire infère *c* qui se prolonge en un tube *p* au-dessous de l'enveloppe florale *n*.

que sur l'axe floral sont apparus les primordes en forme de croissant, première ébauche des carpelles, on remarque que l'axe compris à l'intérieur de ces primordes s'accroît moins rapidement en longueur que les

portions situées au-dessous des autres verticilles. De cette manière, il se produit une cavité limitée par les rudiments des carpelles; cette cavité se dilate par un accroissement parallèle à la surface et surtout transversal. Tantôt cette cavité reste unique, tantôt elle est divisée par des excroissances provenant des parois et en continuité avec les bords des carpelles. Alors la cavité est bi-pluriloculaire. Les ovules naissent dans ces ovaires infères comme ils naissent dans les ovaires supères dont ils sont la contre-partie *(fig. 776, 777)*.

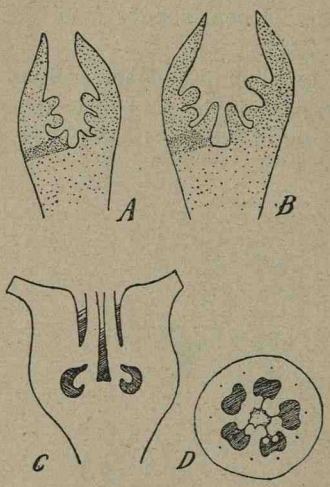


Fig. 776. — Origine et développement de l'ovaire infère du *Pirus Malus; A*, dans le bourgeon floral jeune. Section longitudinale. On voit que les sépales, les pétales et les étamines ont été soulevés par une zone d'accroissement basilaire commune; entre les carpelles qui sont encore peu proéminents, s'est fait un arrêt d'accroissement; on a marqué en foncé une zone d'allongement par laquelle les tissus qui entourent la cavité vont s'élever au-dessus d'elle; *B*, stade plus avancé; les carpelles primitifs se sont allongés en styles; *c*, stade encore plus avancé, la cavité ovarienne s'est dilatée, elle a été divisée en cinq loges par prolifération des parois vers le centre selon cinq lignes (v. section *D*) qui correspondent aux bords connivents des carpelles situés plus haut et avec lesquels ils se raccordent. Les proliférations dans cette cavité se comportent comme le font les carpelles supères. (D'après Gœbel.)

Le bourgeon floral peut ne produire que des sporophylles mâles ou des sporophylles femelles. Chez l'immense majorité des Angiospermes, la fleur est morphologiquement bisexuée, hermaphrodite. Lorsque la fleur est unisexuée, il est le plus souvent facile de montrer qu'elle l'est par réduction, c'est-à-dire que l'on trouve en rudiments les pièces de l'autre sexe, ou que tout au moins le plan floral ne laisse pas de place à une autre interprétation. Il y a donc tout d'abord nécessité d'étudier les fleurs dites hermaphrodites chez lesquelles les deux sexes sont représentés.

Ordinairement chez les Monocotylédonées comme chez les Dicotylédonées à fleurs spiralées, on constate cinq verticilles; le premier comprend les sépales (calice), le second les pétales; deux verticilles sont occupés par les étamines et le cinquième au centre produit les carpelles plus ou moins soudés. Une fleur semblable est dite complète et *diplostémone;* elle a deux fois autant d'étamines que de pétales *(Tulipa,* 3 sép. + 3 pét. + 3 étam. 3 étam. + 3 carpelles; *Erica* 5 sép. + 5 pét. + 5 étam. + 5 étam. + 5 carpelles; *Paris* 4 sép., 4 pét., 4 étam., + 4 étam. + 4 carp.) *(fig. 778)*.

On dit qu'il y a réduction lorsque dans ce type pentacyclé il y a un ou plusieurs verticilles qui font défaut. Ainsi chez les Iridées, qui n'ont

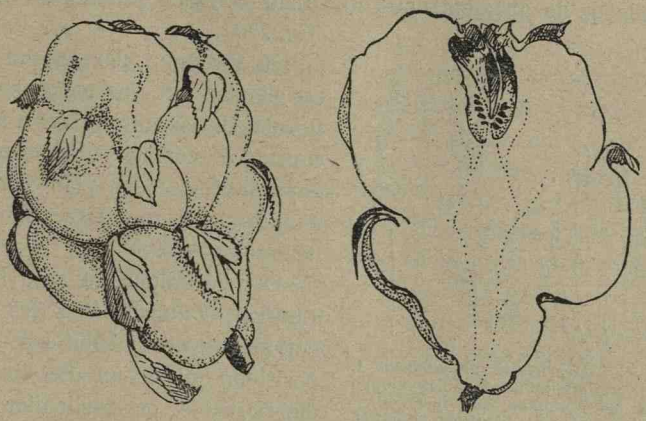


Fig. 777. — A, fruit anormal de *Cydonia vulgaris* sur lequel on voit se dessiner en relief les coussinets foliaires, portions de tige au sommet de chacun desquels se détache une feuille. On voit que ces feuilles sont arrangées au pourtour du fruit comme autour d'une branche épaisse de Cognassier. — B, section longitudinale du même ovaire infère.

que trois étamines, celles-ci sont opposées aux carpelles; on a donc lieu de supposer, puisque ordinairement les verticilles successifs sont en alternance, que le second verticille des étamines manque. Chez les Orchidées, il n'y a ordinairement qu'une étamine ; mais toutes les autres pièces de la fleur sont disposées comme dans une fleur de Liliacée (*Tulipa*), les trois carpelles sont également superposés aux sépales. Or comme dans le genre *Cypripedium* (Orchidée), il y a deux étamines épipétales, tandis que l'unique étamine des autres Orchidées est épisépale, c'est avec raison qu'on dit que ces étamines appartiennent à deux verticilles appauvris par réduction. Chez les Zingibéracées (*fig. 785, 787, 788*) il y a trois sépales, trois pétales ; mais des six étamines une seule est conservée comme telle, les autres sont remplacées par des pièces pétaloïdes ou supprimées. La position des carpelles épisépales est cepen-

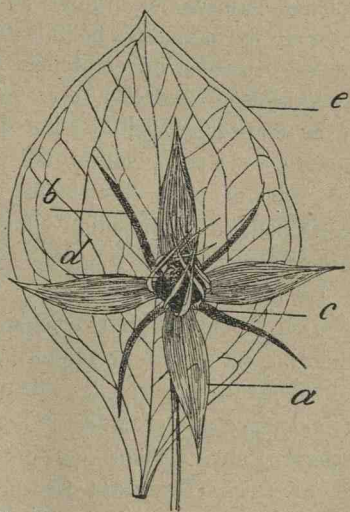


Fig. 778. — Feuille et fleur du *Paris quadrifolia*; chez cette plante on voit clairement que les pièces de la fleur sont des feuilles spécialisées; *e*, l'une des 4 feuilles en verticille; *a*, l'un des 4 sépales; *b*, l'un des 4 pétales; *c*, l'une des 8 étamines; *d*, le pistil formé par 4 carpelles; (cinq verticilles de 4 pièces chacun).

dant celle qu'ils auraient dans une fleur normale pentacyclée trimère *(fig. 770)*.

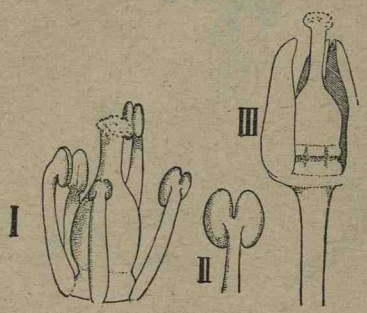


Fig. 779. — *Loiseleuria procumbens.* I, fleur de laquelle on a enlevé l'enveloppe florale : les étamines sont inégales et disposées autour du disque en socle; II, sommet de l'étamine; III, fleur ouverte dont on a enlevé les étamines et qui laisse voir le disque nectarifère sous l'ovaire.

On reconnaît par là que toutes ces plantes ont une même symétrie florale. On les fait dériver d'un type considéré comme fondamental en supposant dans ce plan floral des suppressions ou même parfois des dédoublements.

Ces déviations du type Liliacée *(Lilium, Tulipa)*, chez les Monocotylédonées coïncident avec des dispositions qui ont un effet biologique déterminable, en particulier sur le mode de pollinisation. Les organes floraux sont parfois disposés de telle façon qu'il puisse y avoir *pollinisation directe*. On nomme ainsi le transport du pollen sur le stigmate de la même fleur. L'expérience montre que ceci a lieu chez beaucoup de Phanérogames.

Chez d'autres, les organes sont arrangés de telle manière que cette pollinisation directe est entravée, retardée ou empêchée. Alors s'établit la *pollinisation indirecte* ou *croisée*. La possibilité de réaliser la pollinisation directe n'exclut pas celle de la pollinisation indirecte ou croisée. Au contraire, celles des plantes qui sont construites pour la pollinisation indirecte ou croisée ne connaissent guère que cette dernière.

La fertilité des fleurs après fécondation directe ou croisée est très variable; le résultat est généralement supérieur quand il y a croisement, soit en ce qui concerne la vigueur *(fig. 779 bis)*, la résistance aux maladies et le nombre des semences. Pour l'*Ipomoea purpurea* le rapport est de 100 : 77 (Darwin); chez le Maïs, l'auto-fécondation, c'est-à-dire entre les fleurs d'une même plante amène, dit-on, la presque absolue stérilité après trois générations. La fécondation entre mêmes fleurs d'une tige *(geitonogamie)* ne montre aucun avantage sur l'auto-fécondation

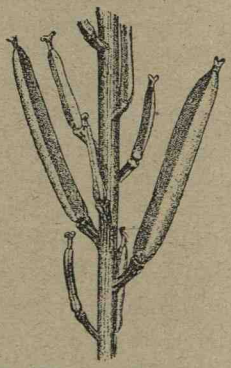


Fig. 779 *bis.* — *Cheiranthus Cheiri.* Dans une inflorescence de *Ch. Cheiri* on a laissé s'effectuer la fécondation directe. Dans d'autres, on a enlevé les étamines avant que les archidies ne s'ouvrent. Au moyen d'un pinceau on a transporté du pollen d'un autre individu de cette espèce sur le stigmate des fleurs qui ont subi la castration. Le résultat est que les pistils fécondés par des pollens étrangers sont beaucoup plus gros que ceux développés en fruits par auto-fécondation. (D'après TSCHERMAK.)

dans une fleur isolée ; cette supériorité du croisement n'est pas toujours bien marquée.

Le transport du pollen nécessaire à la fécondation se fait ordinairement par l'intermède des insectes qui cherchent dans les fleurs soit du nectar, soit du pollen, soit d'autres substances qui servent à leur nutrition (poils). En corrélation avec ces visites d'insectes, des structures bien différentes apparaissent dans les fleurs. La fleur à pollen contient beaucoup d'étamines ; elle est largement ouverte *(Papaver Rhoeas, Helianthemum) (fig. 804)* ; la fleur à nectar en a un nombre ordinairement restreint, elle est plus ou mois close *(fig. 787, 793)*.

Le *nectar* est une sécrétion sucrée qui exsude hors de certains épithéliums, tapissant souvent des fossettes ou recouvrant certains organes

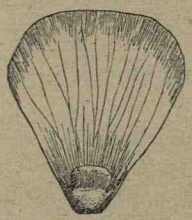


Fig. 780. — Staminode nectaire du *Ranunculus bulbosus ;* à la base il y a une languette derrière laquelle se trouve une fossette nectarifère.



Fig. 781. — Staminode nectaire du *Trollius europœus.*

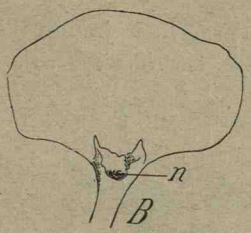


Fig. 782. — *Ranunculus glacialis* « Pétale » c'est-à-dire staminode pétaloïde, *n*, fossette nectarifère.

excréteurs d'origine variable nommés *nectaires*. C'est tantôt le réceptacle floral plus ou moins élevé en un socle, ou développé en un anneau intra ou extra-staminal supportant le pistil *(Loiseleuria) (fig. 779)*, tantôt les pièces du périgone *(Lilium Martagon, Fritillaria)* la base des étamines *(Corydalis, Viola)*, certaines régions de l'ovaire *(Allium ursinum)*, etc.

Parfois le nectar, sorte de liquide sucré qui attire les insectes mellivores ou les colibris, est sécrété par des organes spéciaux. Il en est ainsi dans les Crucifères, où l'axe floral produit des glandes vertes situées entre les étamines ou autour d'elles; dans le *Vinca minor* (Pervenche), où à côté de l'ovaire se détache une glande nectaire (v. *fig. 705)* ; dans les Renonculacées, où des étamines jeunes et indifférenciées se développent en staminodes (étamines stériles qui fonctionnent comme nectaires) *(fig. 780-784)*.

La fécondation croisée est facilitée par plusieurs autres dispositions : C'est ainsi qu'on observe que beaucoup de fleurs développent des appa-

reils dits *vexillaires*, sortes d'étendards qui attirent les insectes par leur couleur. Ce sont généralement les pétales ou le périgone tout entier qui fonctionnent comme tels. Vivement colorés, étalés, se détachant sur le fond vert du calice, ils sont

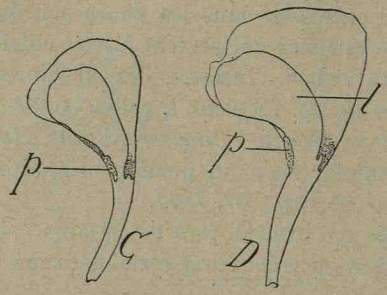


Fig. 783. — *Ranunculus glacialis.* Id., la languette s'est fortement développée; on trouve sur le côté le tissu pollinifère (*p*).

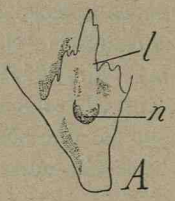
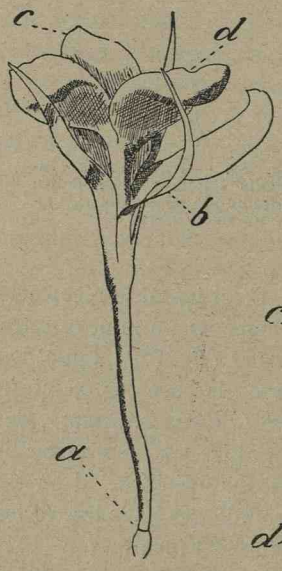


Fig. 784. — Id. base du staminode nectaire.

bien propres à frapper l'attention. Ainsi dans les *Lilium* (Lys), les *Tulipa*, les *Narcissus*, les *Iris*, les *Gladiolus*, etc.



Parfois ce sont, au contraire, les étamines elles-mêmes qui deviennent pétaloïdes et fonctionnent comme appareil vexillaire (Zingibéracées) *(fig. 785, 787)*. Les stigmates eux-mêmes deviennent pétaloïdes dans les *Iris (fig. 794)*. Chez les *Bougainvillea*, lesquels ont le périgone peu coloré, ce sont des bractées admirablement colorées en rose qui prennent cette fonction *(fig. 789)*. Dans le genre *Mussaendra*, Rubiacées à fleurs jaunes, insignifiantes, un des sépales devient énorme, et se fait remarquer par son éclat nacré pétaloïde.

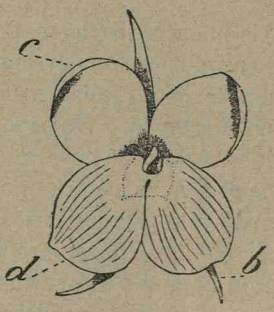


Fig. 785. — *Kæmpferia* sp. Zingibéracée dont l'appareil vexillaire est principalement formé par des staminodes; *a*, ovaire infère, on a enlevé le calice; *b*, trois pétales linéaires; *c*, staminodes; *d*, staminode composé, fonctionnant comme pétale (faux labellum); comparez avec Orchidées; les staminodes sont colorés en violet-mauve du plus bel effet.

Les bractées, c'est-à-dire les feuilles qui précèdent ou accompagnent des groupes de fleurs dépourvues de périgone apparent ou coloré prennent souvent un grand

accroissement et deviennent pétaloïdes, ainsi dans le *Cornus floridus* (*fig. 790*).

Le même effet est parfois obtenu par une différenciation entre fleurs d'une même inflorescence ; les unes sont peu colorées, fertiles, la corolle y est insignifiante, chez les autres elle est très développée, mais les appareils sexués manquent (*Viburnum Opulus*, *Hydrangea* [Hortensia]).

Ce principe est également réalisé chez beaucoup de Composées, où les fleurs sessiles sur un axe en forme de plateau sont entourées de fleurs à corolle vivement colorée et à limbe plus ou moins étalé (*Chrysanthemum*, *Gaillardia*, etc.).

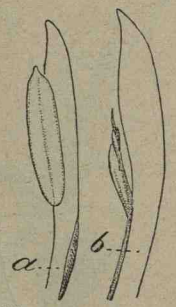


Fig. 786. — Etamine à moitié pétaloïde; *b*, la demi-anthère est tordue et a émis son pollen. *Canna* sp.

Une autre disposition amenant au même but est celle des inflorescences à panache chez lesquelles parfois les fleurs terminales sont stériles et vivement colorées (*Muscari como-*

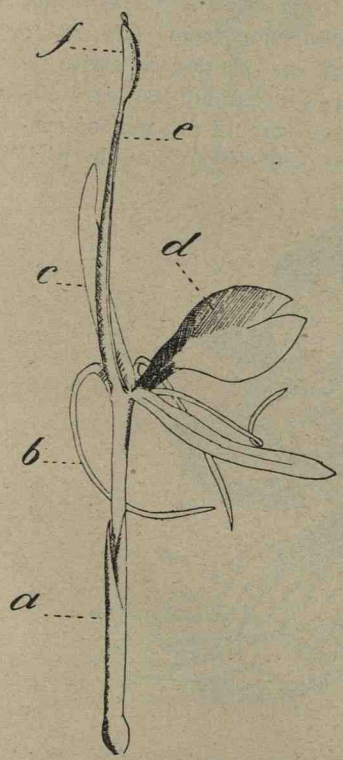


Fig. 787. — *a*, calice; *b*, pièces de la corolle; *c*, staminodes latéraux; *d*, staminode développé en tablier: *e*, filet de l'étamine creusé en gouttière à travers laquelle s'engage le style filiforme terminé par un stigmate capité; *Hedychium Gardnerianum*.

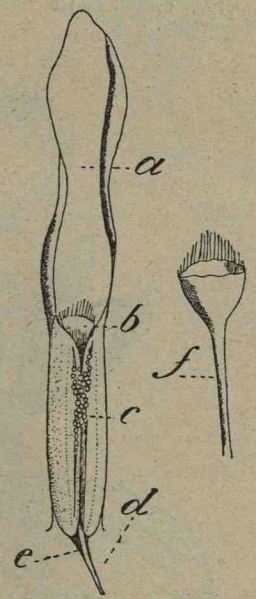


Fig. 788. — *Kæmpferia* (Zingibéracée). Etamine sessile sur le périgone, creusée en gouttière dans laquelle s'engage le style filiforme (*e*); *f*, style et stigmate; *a*, appendice pétaloïde de l'étamine.

sum), tandis que les fleurs normales sont brunâtres ou livides. Dans le *Salvia Horminum*, le *Melampyrum nemorosum*, le *Lavandula Stoechas*, le *Thymus longiflorus*, ce sont les bractées supérieures qui égaient ces inflorescences sombres ou pâles, et les terminent par un panache flamboyant ou cœrulescent. Les Aroïdées ont une inflorescence qui comprend souvent beaucoup de petites fleurs accompagnées d'une grande bractée (spathe) en forme de cornet blanc, vert ou rouge *(Richardia africana, Anthurium, Arum) (fig. 791)*; chez ces plantes, il arrive le plus souvent que les fleurs disposées sur un axe nommé spadice, sont dépourvues de péri-

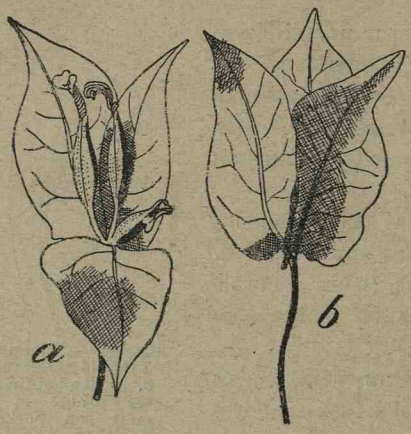


Fig. 789. — ***Bougainvillea spectabilis*** (Nyctaginée). *a*, inflorescence dont chaque bractée d'un rouge très vif se substitue comme appareil vexillaire au périgone insignifiant de la fleur attachée à sa base; on voit le sommet du périgone de ces fleurs qui s'est enroulé en spirale pour enfermer le fruit sec; *b*, vue extérieure de l'inflorescence.

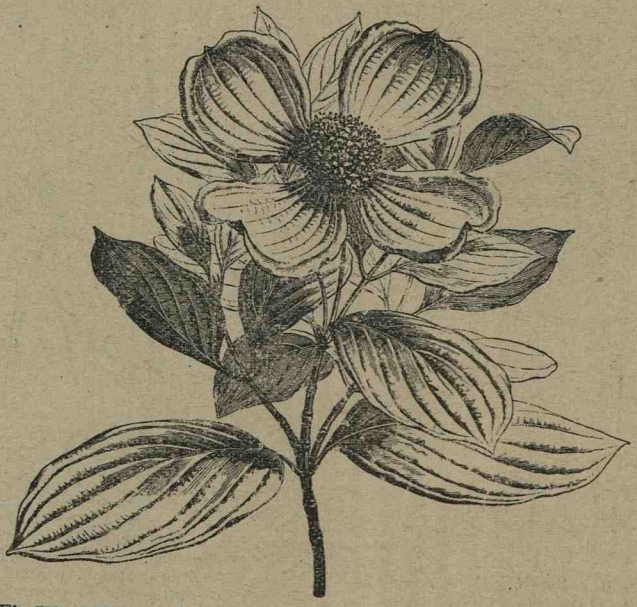


Fig. 790. — ***Cornus floridus.*** Ici les fleurs groupées en capitule sont peu apparentes; l'appareil vexillaire, est constitué par quatre grandes bractées blanches. (Baillon.)

gone, lequel est inutile ici. Par contre, comme dans l'*Arum*, c'est parfois l'axe de l'inflorescence qui fonctionne comme appareil vexillaire; il se prolonge au-dessus de la région florifère en un appendice de couleur vive qui fait contraste avec la spathe, autrement colorée *(fig. 792)*.

La différenciation des pièces de la fleur est également très souvent de nature à favoriser, à assurer la pollinisation. Il se trouve en effet que chez les fleurs les plus spécialisées, la structure est telle que l'insecte qui est admis à visiter la fleur est forcé d'opérer la fécondation et que ceux des insectes qui ne sont pas aptes à cette fonction sont écartés.

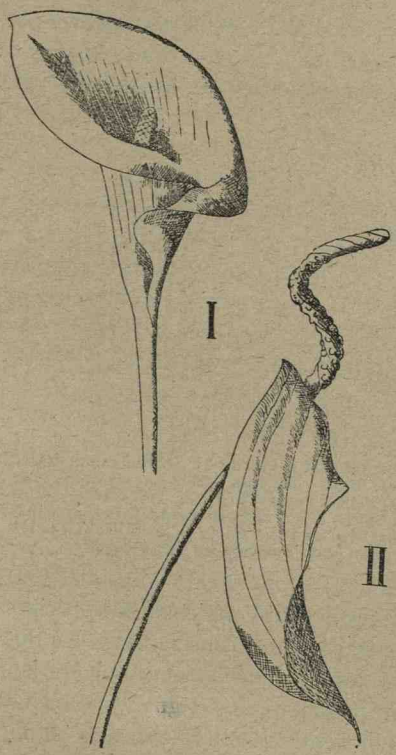


Fig. 791. — ***Richardia africana***. Aracée, dont on a représenté la spathe en forme de cornet blanc; on voit le sommet du spadice portant des fleurs en épi serré. *II*, ***Anthurium*** sp. Ici, la spathe réfléchie est d'une couleur éclatante, rouge cinabre; on voit le spadice contourné, portant les fleurs serrées en épi.

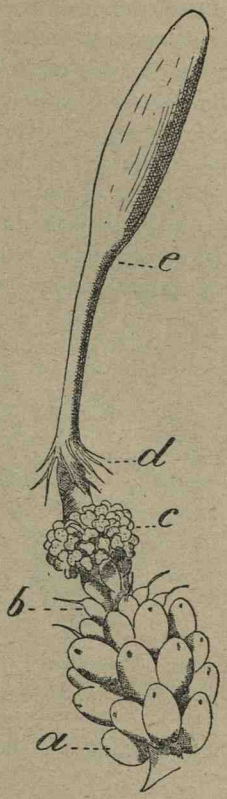


Fig. 792. — Spadice, c'est-à-dire inflorescence d'une Aroïdée, l'***Arum maculatum***; *e*, axe du spadice renflé en massue à son sommet qui est rouge et qui se détache sur le fond vert de la spathe; *a*, fleurs femelles nues sans périgone, réduites au pistil; *b*, fleurs stériles; *c*, groupes de fleurs mâles réduites aux seules étamines sessiles; *d*, émergences en forme de poils qui rendent difficile la sortie des insectes hors de la spathe.

Notons tout d'abord que le nectar est généralement, ou tout au moins souvent, caché et d'accès difficile. L'entrée de la corolle est souvent défendue ou rendue difficile par des appendices qui tantôt sont des productions ligulaires, c'est-à-dire des dédoublements, tantôt comme chez les Borraginacées des replis de l'orifice du tube corollaire *(fig. 793)*. Ainsi dans le *Narcissus poeticus*, il se forme entre l'ovaire infère et les divisions du périgone un long tube vert assez solide; à sa base du côté interne est sécrété un nectar sucré. L'entrée de ce tube est ornée d'une coronule jaune et rouge qui établit un contraste remarquable vis-à-vis de la couleur blanche du périgone; en outre 3 étamines sessiles sur le sommet de ce tube en rétrécissant l'orifice (il y en a 3 autres plus bas) qui est maintenant presque complètement fermé par le stigmate trilobé,

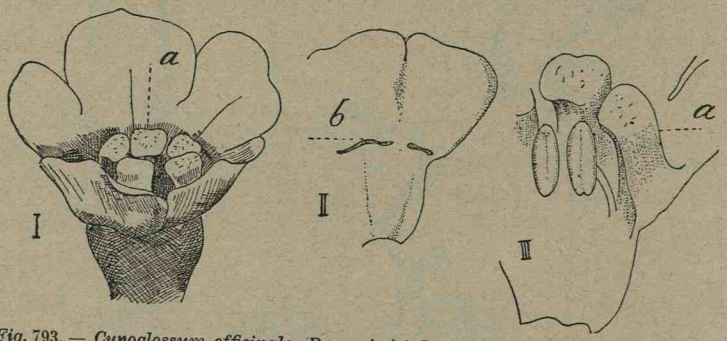


Fig. 793. — *Cynoglossum officinale.* (Borraginée). I, vue de la corolle gamopétale, on a enlevé le calice; il y a cinq lobes, devant lesquels, à la gorge de la corolle, il y a cinq protubérances qui ferment l'entrée du tube (*a*); II, vue extérieure du lambeau de la corolle; on voit des fentes *b*, qui correspondent à des évaginations en doigt de gant, qui sont les écailles de la gorge de la corolle; III, *a*, les dites évaginations en alternance avec les étamines portées sur la corolle.

qu'un long style droit a amené jusque devant l'orifice du tube périgonéal. Ces plantes exhalent vers le soir une odeur capiteuse attirant les Sphinx, papillons à longue trompe, qu'ils déroulent brusquement pour la faire passer entre les étamines et le bord papilleux des stigmates. Les insectes à courte trompe ne peuvent ainsi venir récolter le nectar dans une pareille fleur.

Dans les *Iris (I. germanica)*, le nectar est aussi caché dans le tube du périgone; sur l'ovaire infère s'élève un tube périgonal court, portant trois pièces dressées molles qui se recouvrent pour former un dôme qui empêche l'entrée de la fleur par le sommet. Trois autres pétales sont réfléchis, élastiques et souvent autrement colorés que les trois pétales dressés; parfois ils produisent des villosités, qui forment une espèce de brosse longitudinale à laquelle s'attachent les bourdons qui visitent les fleurs. Quant aux étamines, elles ne sont que trois, opposées à ces pièces

et insérées sur le tube court du périgone; leurs anthères allongées sont extrorses et s'appliquent contre les trois stigmates pétaloïdes qui se détachent d'un style court. Ceux-ci ne portent pas de papilles à leur surface; elles manquent également au sommet; mais au-dessous du sommet bifurqué de chaque stigmate s'aperçoit une languette mince dont la face interne est couverte de papilles *(fig. 794)*. Comme les anthères sont situées au-dessous de cette languette, l'auto-fécondation est rendue impossible.

Un bourdon qui vient récolter le nectar se place, ailes ouvertes, sur l'un des pétales réfléchis ; il se trouve ainsi posé entre ce pétale et l'étamine extrorse, appliquée comme un ressort au stigmate pétaloïde recourbé. Si l'insecte a déjà visité une fleur, il est couvert de pollen tombé de l'anthère extrorse ; en pénétrant dans la nouvelle fleur, il dépose involontairement ce pollen sur la languette du stigmate.

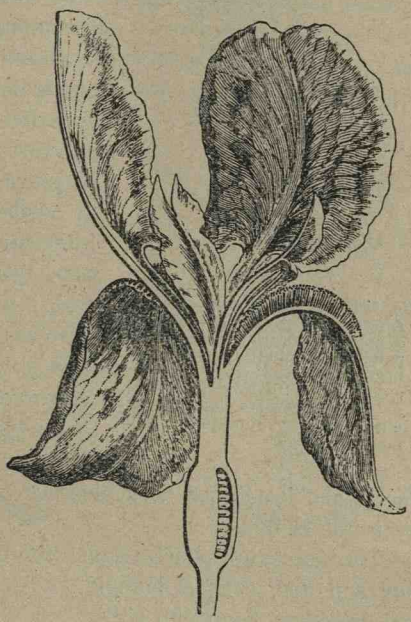


Fig. 794. — *Iris germanica.* Section longitudinale dans la fleur; ovaire infère dont on voit l'une des trois loges ouverte en long; à droite une pièce du périgone externe portant des villosités en brosse ; sur la base de cette pièce une étamine extrorse, dont on voit l'anthère s'appliquer contre le stigmate pétaloïde qui porte au-dessus la languette stigmatique. On voit une seconde pièce externe en arrière, deux des pièces internes dressées dont l'une coupée en long; au centre un autre des trois stigmates pétaloïdes.

Ainsi, grâce à ces dispositions, la fécondation directe est impossible, l'intervention des insectes est indispensable.

L'accès du nectar étant rendu difficile par des appendices de la base des étamines qui rétrécissent l'entrée du tube périgonéal, l'insecte doit faire des mouvements qui font tomber le pollen sur son dos.

Les deux types de fleurs décrits sont dits *actinomorphes*, car leurs pièces sont disposées en rayons symétriques autour du centre. Il y a dans ces fleurs plus d'un plan de symétrie.

Dans les fleurs latérales dites *zygomorphes*, cette symétrie radiaire fait place à une symétrie bilatérale *(fig. 795, 795 bis*, etc.).

Déjà dans la famille des Iridées, on voit des indices de zygomorphie.

Par exemple, dans les fleurs latérales des *Gladiolus*, où les six pièces du périgone ne sont plus égales; les pièces d'un même verticille ne sont pas identiques, elles participent inégalement à la constitution d'un périgone bilabié, on constate que trois pièces postérieures (dont deux appartiennent au verticille externe) se disposent en une espèce de casque, tandis que trois inférieures (dont l'intermédiaire appartient au verticille externe) pendent en une lèvre trifurquée. Ordinairement, dans ce genre, la couleur du groupe supérieur de pétales est différente de celle du groupe inférieur. On ne peut dès lors plus diviser cette fleur par plusieurs plans de symétrie; il n'y en a plus qu'un, le plan antéro-postérieur, la fleur est devenue bilatérale. Les six étamines dont les anthères sont extrorses ont tordu leur filet de manière à venir disposer ces anthères en un seul faisceau au-dessous du casque et de telle façon que les lignes de déhiscence soient finalement tournées vers le centre de la fleur.

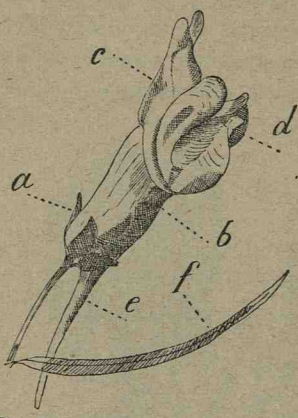


Fig. 795. — Fleur zygomorphe du *Linaria vulgaris*; *f*, bractée; *a*, calice; *b* corolle, (tube); *e*, appendice, évagination en éperon nectarifère; *c*, lèvre supérieure à deux lobes; *d*, lèvre inférieure à trois lobes, les deux lèvres élastiquement appliquées l'une contre l'autre.

Un insecte qui pénètre dans cette fleur latérale recevra donc le pollen sur son dos, comme dans le cas précédent. Quant au style, il est long et filiforme; il s'incurve de manière à se placer devant l'entrée de la fleur et reçoit ainsi le pollen qu'apporte l'insecte qui revient d'une autre fleur.

Mais la zygomorphie est plus marquée chez beaucoup de Monocotylédones et de Dicotylédones du type *Orchis* ou du type *Aconitum*. Dans le type *Orchis* les pièces du périgone, identiques au début, aboutissent à des formes bien différentes. Constatons seulement que cinq des pièces sont conniventes en un casque, tandis qu'une sixième ordinairement plus développée pend



Fig. 795 *bis.* — Fleur zygomorphe du *Melampyrum sylvaticum*; *a*, calice gamosépale à cinq lobes; *b*, tube de la corolle bilabiée; *c*, lèvre supérieure qui aboutit aux deux lobes (pétales) supérieurs concrescents en une lèvre; *d*, lèvre inférieure trilobée; *e*, style et stigmate.

comme un tablier. On lui donne le nom de *labellum*. Cette pièce est ordinairement autrement colorée que les autres; il y a un contraste évident. Notons aussi que par un géotropisme particulier la fleur des *Orchis* s'est déplacée de 180° par torsion de son ovaire infère, ce qui amène le tablier du côté externe et permet aux insectes une pénétration facile *(fig. 796)*.

La plupart des Orchidées n'ont plus qu'une seule étamine sessile à l'opposé du tablier et sise sur une colonne dorsiventrale. Cette étamine à deux loges contient un pollen dont les tétrades sont restées unies; ces tétrades sont réunies en massules, groupées en un corps élastique dont

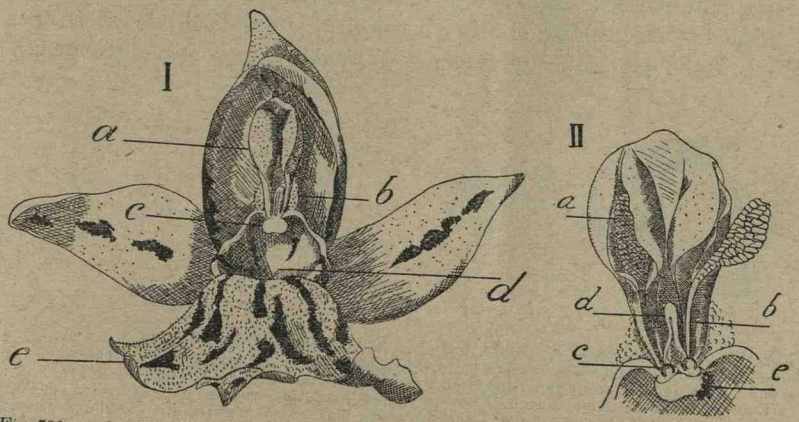


Fig. 796. — *Orchis latifolia*. I, Fleur zygomorphe; il y a trois pièces extérieures, trois intérieures dont deux sont rapprochées sous le sépale supérieur, et une qui est le *labellum* ou tablier *e*, *d*, colonne creuse formée par la prolongation de l'androcée et du gynécée; *a*, anthère; *b*, stigmates latéraux; *c*, bursicule. II, détail de l'anthère sessile; *a*, pollinie dans une loge (archidie) et dont l'ensemble des tétrasporanges forme les masses polliniques qui se prolongent en un tissu élastique et nécrosé, le caudicule *b*; *d*, *rostellum*, c'est-à-dire stigmate passif dépourvu de papilles et qui se prolonge à sa base en deux glandes, les *rétinacles c*, glutineux; *e*, bursicule renversé.

la base se prolonge en une espèce de pédicelle, qui résulte de la transformation de cellules mères des spores. On nomme ces corps *pollinies*; leur prolongement basilaire est le *caudicule*; il aboutit à une glande située à la base de l'étamine (mais qui n'en dérive pas), le *rétinacle*. Ce rétinacle est enfermé dans une vésicule (nommée *bursicule)* mobile d'avant en arrière, car elle n'est fixée que par son bord postérieur.

L'insecte qui vient butiner dans cette fleur se retient au labellum; il cherche à pénétrer avec sa tête dans un appendice de ce dernier, l'éperon rempli de nectar. Mais au-dessus de l'orifice de l'éperon est suspendu le *bursicule;* la tête de l'insecte fait osciller ce dernier et, mettant à nu le ou les rétinacles, vient s'appliquer contre ces glandes visqueuses, lesquelles se détachent facilement tout en entraînant les pollinies.

Mais comme aux rétinacles tiennent les caudicules qui portent les

pollinies, l'insecte, en quittant la fleur, se trouve orné de deux cornes polliniques (pollinies) ; chose curieuse, les caudicules, par un phénomène hygroscopique, se courbent activement, ce qui amène les pollinies en situation horizontale.

En pénétrant dans une autre fleur, l'insecte y dépose involontairement les deux pollinies divergentes et dont la position est telle qu'elles s'attachent exactement aux stigmates gluants qui sont des deux côtés de la colonne supportant l'anthère.

Pour que chez ces Orchidées la pollinisation et la fécondation qui en est la suite puissent avoir lieu, il faut que l'insecte visite réellement une fleur de la même espèce; si cela n'a pas lieu, la seule pollinie est perdue. Il en résulte que beaucoup de fleurs d'Orchidées ne sont pas fécondées.

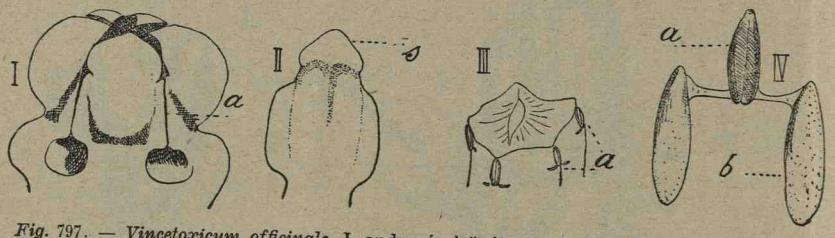


Fig. 797. — *Vincetoxicum officinale.* I, androcée à 5 étamines dont les larges filets sont concrescents à la base et soudés à la corolle (enlevée ici); les anthères sont très larges et par leur rapprochement constituent un groupe en forme de dôme par-dessus le stigmate: II. anthère vue de dos et terminée par un appendice foliacé recourbé en avant (*s*). On voit les deux loges par transparence : l'anthère a des marges cornées (*a*) qui sont légèrement recourbées en arrière et qui s'appliquent étroitement contre les marges de l'autre anthère ce qui laisse des fentes étroites bordées par les replis cornés; III, sommet du stigmate polygonal qui porte, latéralement, rétinacles *a*, et caudicules auxquels s'attachent les pollinies *b* (IV).

On a mis en rapport avec cette incertitude de la fécondation la longue durée de la floraison de beaucoup d'Orchidées épiphytes. Quelques Orchidées tropicales ont des fleurs qui durent plus d'un mois. Si la fécondation intervient, la fleur se flétrit immédiatement (*Phalenopsis* sp.). Nos Orchidées terrestres se flétrissent beaucoup moins vite.

On retrouve des pollinies dans un tout autre groupe, la famille des Asclépiadacées *(fig. 797)*; ici les étamines au nombre de cinq dans une fleur actinomorphe, entourent un stigmate prismatique et aplati au sommet. Les petits insectes qui viennent se promener sur le sommet de cette colonne, glissent accidentellement leurs pattes couvertes d'aspérités dans les fentes laissées entre les étamines. C'est là que se trouve un rétinacle, auquel aboutissent deux pollinies provenant d'étamines différentes, mais contiguës. En retirant ses pattes, l'insecte détache les rétinacles et tire après elles les pollinies supportées par un corps horizontal, le translateur.

En visitant une autre fleur, ces pollinies sont introduites jusqu'au tissu papilleux et la fécondation croisée a lieu.

Dans ces plantes, la fécondation directe est impossible: on conçoit que ces dispositifs nécessitent l'intervention précise d'une catégorie d'insectes.

Parmi les arrangements sans lesquels la fécondation n'a pas lieu, il faut mentionner l'association qui s'établit entre les fleurs des *Yucca* (Mexique-Arizona) et l'insecte appelé *Pronuba* (*fig. 799*).

Cette grande fleur ne paraît pas, au premier abord, plus curieuse qu'une autre; mais on doit reconnaître que sans l'intervention de l'insecte, elle reste stérile. Voici comment ce dernier procède. La femelle vient, au moyen d'une tarière, déposer ses œufs dans l'ovaire de cette fleur; puis ceci fait, elle enlève aux anthères appliquées contre l'ovaire et qui sont beaucoup plus courtes que le pistil une partie du pollen humide, en fait une boule, qu'elle retient au moyen de mandibules, puis elle va l'introduire, de propos délibéré, dans une cavité située au fond de la dépression formée au point de jonction central des trois stigmates. L'insecte effectue ainsi la fécondation, mais travaille en même temps pour sa progéniture en assurant le développement des semences nécessaires à leur nourriture (*fig. 800, 801*).

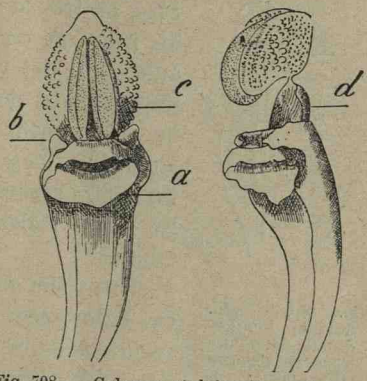


Fig. 798. — Colonne stylaire d'une Orchidée acrotone où l'anthère est versatile et où elle est attachée par le haut; *a*, orifice du stigmate dont le fond est visqueux; *b*, stigmates latéraux; *c*, côtés verruqueux de l'anthère; au milieu les deux loges qui s'ouvrent par des fentes. Ici le pollen est pulvérulent et humide; l'insecte qui vient chercher le nectar renverse l'anthère et emporte involontairement le pollen qui vient se fixer dans la cavité d'une autre fleur, *Cephalanthera rubra*.

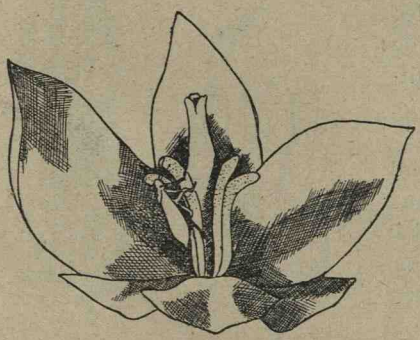


Fig. 799. — *Yucca filamentosa* (Liliacée). Fleur ouverte à six pièces d'enveloppe florale; étamines à gros filet (6); sur l'une d'elles l'insecte *Pronuba Yuccasella* (à gauche) est justement occupé à déposer ses œufs dans l'ovaire.

Les *Ficus* (Figuiers) (*fig. 802*) ont des inflorescences définies, dont les rameaux confondus par concrescence ne sont plus visibles, et auxquels s'est substitué un plateau charnu couvert de fleurs sessiles. Dès son jeune âge, ce plateau

s'est développé en une ascidie entourant une cavité vers laquelle sont tournées toutes les fleurs. Or, dans le sud de l'Europe, on trouve deux sortes de Figuiers, les uns dont les urnes ne contiennent que des fleurs femelles, les autres qui ont vers l'orifice des fleurs mâles et plus profondément des fleurs stériles. Les fleurs femelles ne comprennent dans un périgone réduit qu'un pistil muni d'un long style ; les galles, fleurs stériles, ont un ovaire semblable, mais un style court. Enfin, dans les fleurs mâles se trouvent un petit nombre d'étamines.

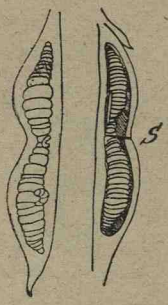


Fig. 800. — Id. Section longitudinale dans une loge de l'ovaire triloculaire ; à gauche cette loge est perforée par la tarière de l'insecte (*s*) ; en ce point les ovules ne se sont pas développés ; à droite on voit déjà deux larves. *Y. filamentosa.*

Une petite guêpe, le *Blastophaga grossorum*, visite ces inflorescences. Les femelles, se glissant par l'ouverture de l'urne, vont au moyen d'une tarière déposer l'œuf dans l'ovaire des fleurs galles. La larve qui se développe absorbe le contenu de l'ovaire et lorsque la métamorphose est faite, l'insecte parfait a quitté son asile par un trou qu'il a pratiqué dans la paroi de l'ovaire. Ce sont d'abord les mâles qui sortent ; ils fécondent les femelles restées dans les galles ; celles-ci sortent à leur tour et pour quitter l'urne doivent passer au travers des fleurs mâles maintenant mûres et situées vers l'orifice de l'urne; elles se couvrent de pollen qu'elles iront transporter dans les urnes femelles, dans les fleurs desquelles elles essayent de déposer un œuf. Ceci est rendu difficile par la longueur du style *(fig. 803)*.

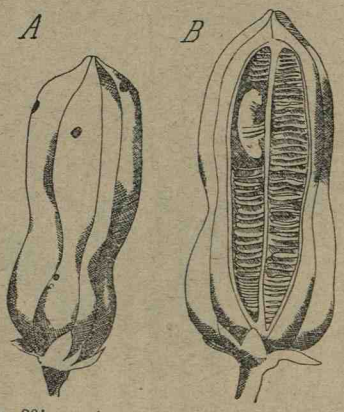


Fig. 801. — A, capsule de *Yucca* vue de l'extérieur; au bas le résidu de l'enveloppe florale; trois trous par lesquels les insectes ont quitté le fruit mûr ; B, section pratiquée dans la paroi du fruit; on voit les semences empilées ; l'insecte n'en a détruit qu'une partie. *Y. angustifolia.*

Dans quelques races de Figuiers cultivés, le développement du faux fruit (axes de l'inflorescence) se fait même s'il n'y a pas de fécondation. Cependant, les meilleures des figues de Smyrne ne se développent que si on suspend les inflorescences des fleurs mâles aux branches de l'arbre femelle (c'est ce qu'on appelle *caprification)*.

Mais ce sont là des cas extrêmes. Beaucoup de fleurs ont une structure et des dispositions moins compliquées. Lorsque le nectar est très

accessible, comme dans les Ombellifères, les Saxifrages, les Sureaux, des insectes variés sont des hôtes assidus. Mais chez beaucoup d'autres le nectar n'est pas immédiatement accessible ; cela éloigne les insectes qui n'ont pas les dispositifs nécessaires pour récolter ce nectar.

S'il est caché au fond d'un long tube de la corolle, seuls les insectes à longue trompe pourront l'utiliser *(fig. 785)*. Ce sont alors généralement des Papillons qui peuvent atteindre jusqu'au fond des tubes ou des éperons.

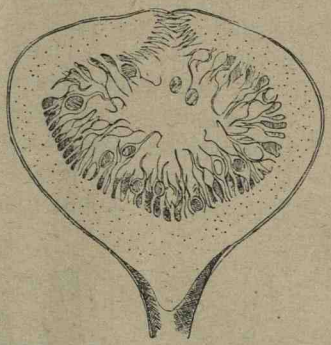


Fig. 802. — Sycone de *Ficus Carica* ; l'appareil ascidien est formé par l'ensemble des axes d'une inflorescence définie confondus en un plateau invaginé.

Les fleurs tubuleuses rouges *(Dianthus, Lychnis flos Jovis, Daphne Mezereum,* etc.) sont visitées par des papillons de jour. Les fleurs blanches tubuleuses attirent les Sphinx ; elles émettent ordinairement un parfum très pénétrant vers le soir, Chèvre-feuille *(Lonicera Peryclemenum, etc.)*.

Les parfums exhalés par les fleurs appartiennent à diverses catégories de corps chimiques. Dans celles qui sont myophiles (mouches), se sont souvent des bases organiques (méthyl-, triméthylamine) associées à des parfums dérivés de l'indol, du skatol, ou du p. crésol ; l'essence de rose est en partie formée par le tyrosol (phényl-éthyl-alcool), corps qu'on peut faire dériver de la tyrosine.

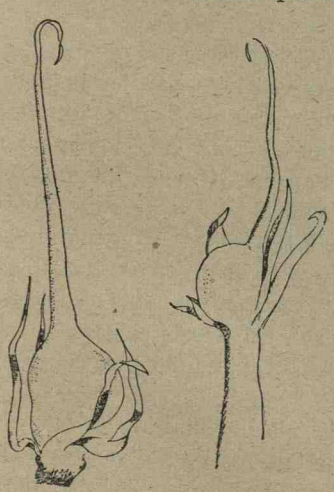


Fig. 803. — *Ficus carica.* Deux fleurs femelles fécondées.

On voit donc que ces parfums dérivent de substances qui, comme les acides aminés et les amines sont des produits de dégradation des matières protéiques.

D'autres à grosses fleurs livides et puantes attirent des mouches, qui, parfois, sont prises comme dans une trappe dans la corolle ou l'enveloppe de l'inflorescence, où elles persistent jusqu'au moment propice pour la fécondation (Aristolochiacées, Aroïdées, etc.).

Enfin, on connaît, en Amérique et en Afrique, beaucoup de fleurs

visitées par des oiseaux, les Colibris par exemple, qui, au moyen de leurs longs becs, arrivent jusqu'au fond des longues corolles. Ce sont souvent des fleurs au coloris très brillant, rouge écarlate.

Les Bananiers eux-mêmes, les *Ravanela* africains sont pollinisés par des oiseaux.

Au point de vue de l'intervention des animaux dans la pollinisation, il convient dès lors de distinguer les catégories biologiques suivantes :

Entomophiles : fleurs visitées par des insectes.

Ornithophiles : fleurs visitées par des oiseaux.

Cheiroptérophiles : pollinisées par l'intervention des Cheiroptères.

Malacophiles : pollinisation par l'intermède des Gastéropodes, etc.

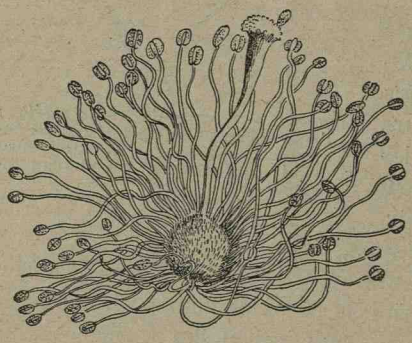


Fig. 804. — Helianthemum vulgare. Androcée et gynécée ; on a enlevé la corolle jaune d'or largement ouverte ; les étamines nombreuses ont des filets flexueux, crispés et embrouillés ; l'ovaire poilu porte un style flexueux qui arrive au niveau des anthères et se dilate en un stigmate capité. Cette disposition permet aux coléoptères de se promener dans cette fleur et de polliniser une autre fleur ou la même, grâce au fait que le stigmate est au niveau nécessaire.

Les entomophiles qui ont été signalées offrent aux insectes un nectar plus ou moins abondant. Elles comprennent en général des fleurs à étamines peu nombreuses. Même souvent, lorsque la dépendance est très étroite entre la fleur et l'insecte, on constate que ce nombre peut descendre jusqu'à une seule étamine (Orchidées).

Cela n'est pas le cas dans les fleurs visitées par les insectes polliniphages. Tantôt les étamines y sont très nombreuses *(Papaver, Anemone)*, tantôt les anthères y sont grosses *(Solanum)*. Ce sont en général de grandes fleurs ouvertes, à filets des étamines mous, à stigmates peu proéminents et rayonnants *(Papaver, Rosa)*. Les insectes qui les visitent sont souvent lourds et gros, ils se posent sur le stigmate tronqué et, se promenant tout autour, se couvrent de pollen.

Les fleurs *anémophiles*, c'est-à-dire dont la pollinisation se fait par l'intermède du vent, sont dépourvues de nectar. Au lieu de posséder des enveloppes florales régulières ou irrégulières, aux couleurs vives et aux parfums pénétrants, elles n'exhibent que des calices et des corolles rudimentaires *(fig. 805, 806)*. Les fleurs y sont souvent nues et unisexuées. Très souvent les anthères y sont portées sur des filets minces, flexueux, oscillant à tous les vents. Les stigmates y sont allongés, bien souvent garnis de longs poils collecteurs, qui retiennent facilement le pollen que

le vent amène. Les Graminées *(fig. 806)* en sont l'expression classique avec leurs fleurs presque nues, entourées seulement de glumelles vertes et leurs trois étamines à anthères oscillantes suspendues à de longs filets. Les stigmates, ordinairement au nombre de deux, sont plumeux.

Puis viennent les *Corylus* (Noisetier) avec leurs chatons produisant

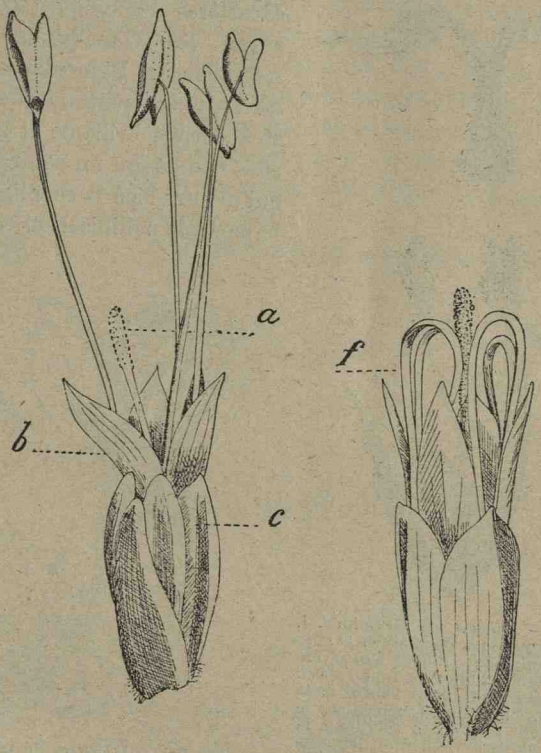


Fig. 805. — *Plantago lanceolata.* A droite, fleur protogyne : calice, corolle à 4 pièces concrescentes; filets des étamines recourbés en crochet; le stigmate est déjà proéminent et susceptible de recevoir le pollen; à gauche fleur plus avancée, étamines à filets mobiles et à anthères oscillantes (fleur anémophile); *c*, calice; *b*, corolle; *a*, stigmate; *f*, filet des étamines.

une pluie de pollen, et leurs congénères, les *Quercus* (Chênes), les *Alnus* (Aulnes), etc.

Mais c'est surtout dans certaines familles dont tous les autres représentants sont entomophiles qu'il est intéressant de retrouver l'anémophilie. Par exemple, chez les Rosacées *(sensu lato)*, les Pruniers et les Cerisiers sont visités par les insectes qui vont recueillir le nectar sécrété par la face interne d'un tube calicinal; les étamines n'y sont pas si

nombreuses que dans les Roses visitées pour leur pollen abondant. Fleurs à nectar et fleurs à pollen ont une corolle brillante et bien développée. Dans les *Poterium (fig. 808)* qui sont les anémophiles de cette famille, la corolle fait défaut, les étamines sont à longs filets oscillants, les stigmates à longs poils. C'est bien un type graminoïde.



Fig. 806. — *Phleum* sp. Graminée, I, pistil terminé par deux styles et stigmates plumeux; II, fleur isolée, entourée de deux bractées tout d'abord appliquées l'une contre l'autre, mais qui maintenant sont écartées par le gonflement de petites feuilles à la base de l'ovaire (lodicule); les stigmates sortent par ces fentes latérales, les filets des étamines qui prennent à l'anthèse un allongement extrêmement accéléré poussent les anthères oscillantes hors de la fleur Le vent peut maintenant les balancer

Les Plantaginées ont les mêmes caractères biologiques *(fig. 805)* et parmi les Gamopétales voisines : Acanthacées, Bignoniacées, Scrophulariacées qui sont toutes entomophiles et à corolle brillante et zygomorphe, elles établissent un contraste frappant qui montre bien la corrélation qui unit le mode de pollinisation et l'apparence

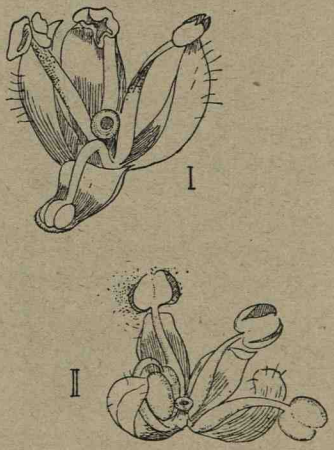


Fig. 807. — I, *Urtica*. Périgone à 4 pièces opposées aux étamines qui sont déjà érigées; l'une a son filet courbé et l'anthère encore retenue par le sommet d'une pièce périgonéale ; II, *id.*, moins avancé.

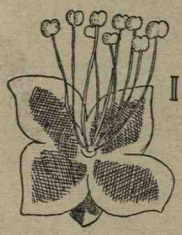
de la fleur, soit au point de vue des appareils vexillaires soit au point de vue des sporophylles.

Dans une même famille, on peut ainsi trouver réunies des dispositions variées. (Renonculacées : fleurs à pollen, *Anemone*, nectar, *Aconitum*, *Ranunculus*, etc., anémophilie, *Thalictrum)*.

Ajoutons qu'il faut bien se garder de juger du mode de fécondation par l'apparence d'une fleur. La fécondation directe est possible dans un

très grand nombre de cas, alors que la fleur paraît construite sur le type des fleurs à fécondation croisée (*Ophrys*, Papilionacées nombreuses, *Pisum*, *Lathyrus*).

Souvent les deux modes sont également possibles. L'expérience seule permet de juger lequel s'effectue réellement. Pour s'assurer que la fécondation directe a lieu, il faut isoler la fleur au moyen d'un cornet de parchemin qui ne permet pas l'accès des insectes et du vent.



On connaît aussi des fleurs à corolles peu visibles ou absentes, qui sont visitées par les insectes, ainsi les *Salix* aux fleurs nues, mais accompagnées de glandes nectarifères. Ce qui attire alors les insectes et les guide, c'est le parfum si pénétrant des Saules (*fig. 809*).

Certaines dispositions des fleurs hermaphrodites



Fig. 808. — *Poterium Sanguisorba*. I, fleur femelle apétale; on voit sortir de l'orifice de l'urne calicinale les deux styles qui se terminent par les stigmates plumeux; II, fleur mâle apétale; étamines à filets minces mobiles pendants (anémophile). Rosacée.

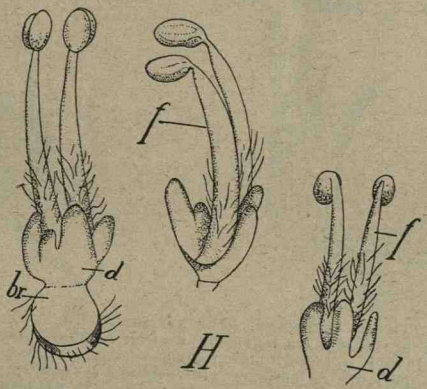


Fig. 809. — *Salix reticulata*. Saule alpin; *br*, bractée; *d*, disque en cupule lobée entourant les deux étamines *f*.



Fig. 809*bis*. — *Id.*, fleur femelle sans la bractée; ovaire entouré à la base par le disque cupuliforme.

rendent la fécondation croisée nécessaire. Nous allons en passer quelques-unes en revue.

Polymorphisme floral.

On appelle *andro* ou *gynodioecie* le cas où certaines plantes sont hermaphrodites et d'autres exclusivement femelles ou mâles (*Thymus Serpyllum*, *Salvia pratensis*, etc.) (*fig. 810*).

Non seulement il y a dans les unes des inflorescences réduites ou

disparition de l'un des deux sexes, mais le facies de la plante est totalement changé, et souvent à tel point qu'au premier abord on prendrait l'une des formes pour une variété distincte. Le dimorphisme affecte alors la plante tout entière.

Enfin les plantes *diclines* sont celles qui ont des fleurs unisexuées; celles-ci sont tantôt sur un seul pied, tantôt sur deux pieds différents *(monoecie-dioecie) (fig. 811, 812)* .Les *Juglans*, les *Ricinus* (beaucoup

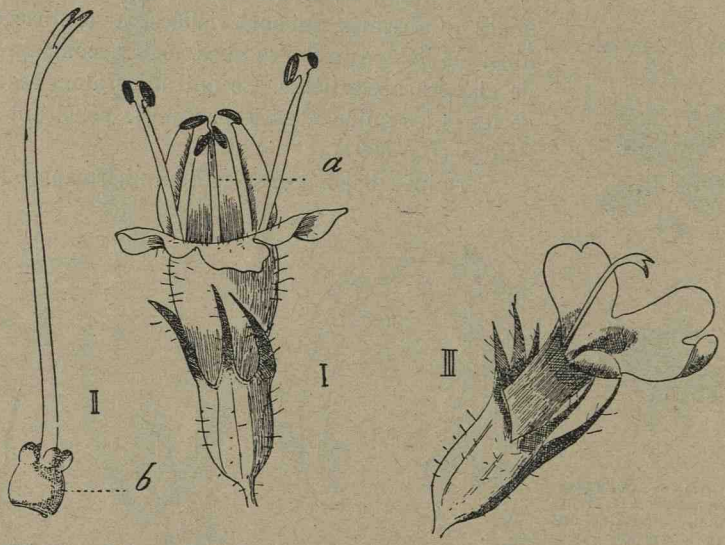


Fig. 810. — *Thymus Serpyllum*, fleur hermaphrodite, deux étamines ont leurs anthères conniventes: les loges sont en noir et sont séparées par un large connectif; *a*, le style qui à ce moment a ses stigmates cachés par les anthères sous la lèvre supérieure de cette corolle bilabiée (zygomorphe); II, pistil; *b*, socle nectarifère portant les quatre demi-carpelles; III, fleur femelle, les étamines y sont rudimentaires et stériles, le style et les stigmates proéminents.

d'Euphorbiacées) sont monoïques, les *Salix*, *Ginkgo*, *Humulus*, *Cannabis*, etc., sont dioïques.

On s'est souvent posé la question de savoir si la diclinie est constitutionnelle ou si elle n'est que l'effet d'une réduction de l'un ou de l'autre des sexes. Chez le *Fraxinus excelsior* (Frêne) par exemple, il est évident que l'unisexualité est secondaire, car les Oléacées ont en général des fleurs hermaphrodites quoique hétérostylées *(Ligustrum, Olea, Syringa, Forsythia)*. A la base de l'ovaire de la fleur femelle nue sont des rudiments d'étamines ou même des étamines développées *(fig. 813)*. Dans la fleur mâle, nue également, et qui ne comprend plus que deux étamines sans enveloppe florale, on trouve parfois entre les deux anthères sessiles le rudiment du pistil.

Par conséquent, dans ce cas, les fleurs mâles ou femelles sont homologues. En est-il toujours de même? Une étude attentive des Angiospermes dialypétales ou gamopétales unisexuées parle en faveur de l'homologie étroite des deux sortes de fleurs. D'ailleurs l'existence de nombreuses espèces polygames, monoïques ou dioïques ne laisse pas d'autre explication. Dans les monoïques, c'est-à-dire dans celles qui portent sur un même pied toutes les formes de fleurs possibles, on peut faire les distinctions suivantes : *andromonoïques, gynomonoïques*, c'est-à-dire, à côté de fleurs hermaphrodites, il y a aussi des fleurs mâles ou des fleurs femelles, ou encore *cénomonoïques :* fleurs hermaphrodites, fleurs mâles, fleurs femelles.

Dans les plantes soit gynomonoïques *(Satureia, Geranium, Silene inflata, Plantago lanceolata, Scabiosa, Knautia)* les fleurs hermaphrodites correspondent à un état nutritif meilleur. Déjà l'examen de la succession de la floraison montre que la proportion des fleurs hermaphrodites croît avec la vigueur de la floraison pour tomber très sensiblement vers la fin de la végétation *(Satureia hortensis)* (voir Génétique).

Mais les expériences de culture montrent qu'on peut, par une diminution de la fertilité du sol, une luminosité amoindrie, augmenter considérablement la proportion de fleurs unisexuées sur les gyno- ou andro-monoïques.

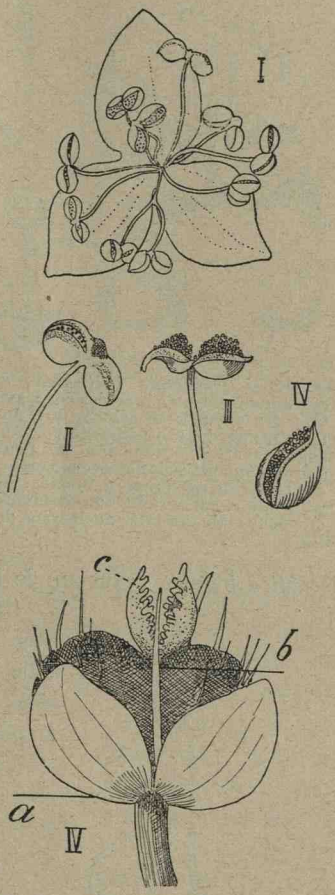


Fig. 811. — *Mercurialis.* I, fleur mâle à périgone à 3 divisions, étamines à filets ramifiés ou simples; II, étamine dont l'une des loges commence à s'ouvrir; III, les deux moitiés sont ouvertes et pleines de pollen; IV, déhiscence d'une anthère; IV *bis*, fleur femelle, *a*, périgone; *b*, rudiment de staminode; *c*, deux stigmates.

Parmi les dioïques, il en est qui ne le sont qu'imparfaitement. En effet, à côté de pieds mâles ou de pieds femelles, on en trouve d'hermaphrodites (polygamo-trioïques) ou bien certains pieds sont hermaphrodites, d'autres mâles androdioïques. Enfin, à côté de pieds hermaphrodites, il en est de femelles gynodioïques.

Mais le polymorphisme va plus loin : il est des espèces qui ont à la fois l'andromonœcie et l'androdiœcie ou la gynomonœcie et la gynodiœcie.

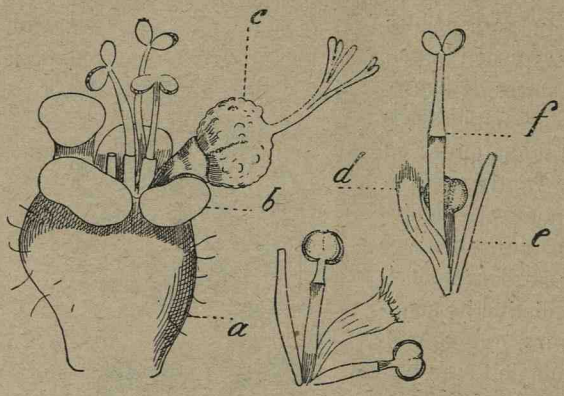


Fig. 812. — *Euphorbia Helioscopa ; a*, inflorescence nommée *cyathium* formée de bractées concrescentes en un utricule portant des appendices colorés (*b*) ; du centre s'élève une fleur femelle nue, dont le pédicelle porte un pistil à trois carpelles concrescents *c ;* autour sont les fleurs mâles à une étamine ; à droite une petite inflorescence mâle située à l'aisselle d'une des pièces du *cyathium ; d*, bractée, chaque fleur comprend un pédicelle *e*, supportant une étamine *f ;* en bas, id. on voit chaque fleur mâle articulée au-dessous de l'étamine unique.

Voici quelques exemples parmi les plus intéressants : Beaucoup de plantes sont hermaphrodites ; chez d'autres, les fleurs ont leurs étamines rudimentaires, elles sont donc femelles ; d'autres plantes ont des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles : *Hepatica triloba*, beaucoup de Labiées.

Un autre type est celui qu'on rencontre chez l'*Anemone alpina* et l'*A. sulfurea :* Pieds à fleurs hermaphrodites, pieds à fleurs mâles, pieds à fleurs les unes mâles, les autres hermaphrodites.

En suivant les variantes nombreuses de ces combinaisons, on s'aperçoit combien la

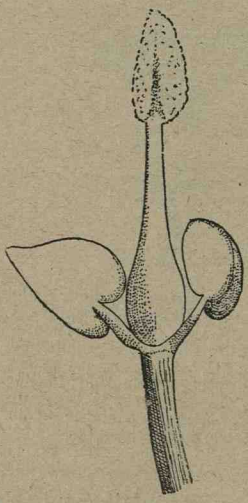


Fig. 813. — *Fraxinus excelsior.* Fleur nue hermaphrodite ; la fleur femelle est semblable mais les étamines manquent ; dans la fleur mâle le pistil est absent ou rudimentaire.

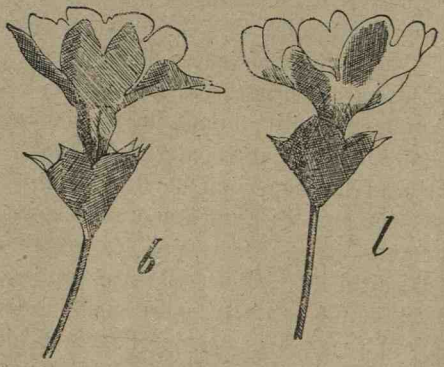


Fig. 814. — *Primula obconica, b*, forme brachystylée ; *l* forme dolichostylée,

disjonction des sexes est inégalement effectuée dans les différentes plantes.

Parfois ce sont les plantes hermaphrodites qui l'emportent de beaucoup, les unisexuées sont rares. *(Evonymus)*.

Les fleurs dites *hétérostylées* sont aussi morphologiquement hermaphrodites, mais, partiellement au moins, physiologiquement unisexuées. C'est en plus une forme du dimorphisme s'exprimant dans l'appareil sexué *(fig. 814, 815)*.

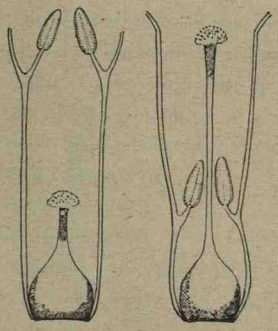


Fig. 815. — *Id.* Diagramme représentant les deux formes.

L'exemple classique est celui des *Primula* où certaines plantes sont *brachystylées*, c'est-à-dire à style court, d'autres *dolichostylées*, c'est-à-dire à style long. Dans les deux formes de fleurs, la position et la longueur du style sont différentes. Chez les brachystylées, les étamines sont situées plus haut sur le tube de la corolle, tandis que le stigmate est situé au-dessous de leur insertion; dans la fleur dolichostylée, les anthères sont situées vers le tiers inférieur de la corolle et le style plus long les dépasse de beaucoup. Il est évident que l'autofécondation de la fleur dolichostylée est entravée puisque le stigmate dépasse de beaucoup l'insertion des anthères. On remarque en outre que le pollen est différent; dans la forme brachystylée, il est plus gros, tandis que celui de la fleur dolichostylée est plus petit. En outre, les papilles stigmatiques des *Primula* sont longues chez la forme dolychostylée, courtes chez la forme brachystylée. Le dimorphisme s'exprime donc par une série de caractères très distincts.

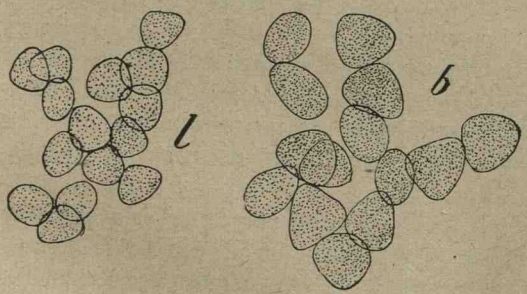


Fig. 816. — Pollen du *Primula obconica* : (*b*) brachystylée, (*l*) dolichostylée.

En inspectant les stigmates on voit que le pollen gros se trouve presque exclusivement sur les stigmates dolichostylés, tandis que le pollen plus petit est porté sur les papilles du stigmate brachystylé *(fig. 816)*. Des expériences déjà anciennes ont montré qu'ici la fécondation croisée l'emporte comme efficacité sur la fécondation directe tant en ce qui concerne le nombre des semences qu'en ce qui concerne leur

poids. Chez ces plantes, quatre formes de fécondation sont possibles (v. aussi *fig. 815*).

On a coutume de dire que fécondation ou pollinisation est légitime lorsque le pollen d'une fleur brachystylée est transporté sur le stigmate d'une fleur dolichostylée et vice versa. Or, les expériences ont montré que les fécondations légitimes donnent un plus fort rendement en semences. Si nous posons le chiffre 100 comme nombre de semences résultant de la fécondation légitime, la fécondation illégitime donnera :

Primula officinalis	69
Primula elatior	27
Primula acaulis	60

En outre, les plantes produites par fécondation illégitime dégénèrent dans la nature et sont partiellement stériles. Mais la différence varie d'espèce à espèce, de genre à genre. Chez les *Oxalis*, l'*O. Valdiviana* est presque stérile par autogamie ou par fécondation illégitime. Quant aux résultats de la pollinisation légitime il n'est pas identique pour les deux combinaisons (fleurs dimorphes). Chez le *Primula acaulis*, le système le plus fertile est pollen brachystylé sur stigmate dolichostylé. Chez les *Primula*, les deux formes sont isolées sur des pieds différents et également nombreuses.

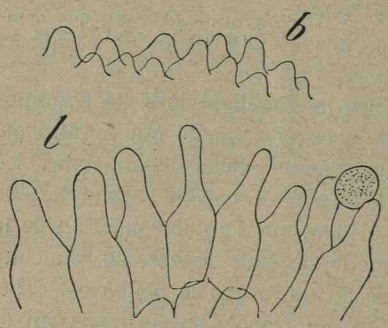


Fig. 816 *bis* — Papilles stigmatiques, *b* brachystylées; *l*, dolichostylées.

L'hétérostylie s'observe fréquemment et en particulier chez certaines Gamopétales (Primulacées, Loganiacées, Rubiacées, Oléacées, *Forsythia*), même chez des Monocotylédonées du genre *Narcissus*. Parfois il y a plus de deux formes comme dans le *Lythrum Salicaria*, le *Polygonum Fagopyrum*, etc.

Le polymorphisme floral s'exprime aussi par ce qu'on a appelé la *polygamie;* certaines inflorescences comprennent des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées (♀ et ♂), d'autres seulement des fleurs mâles *(Acer)* ou femelles (Composées).

Un grand nombre de fleurs sont morphologiquement hermaphrodites, mais l'unisexualité physiologique y est plus ou moins assurée *(dichogamie)*. Chez ces plantes, étamines et pistils ne sont pas mûrs en même temps. Tantôt la déhiscence des étamines précède l'épanouissement des stigmates et leur réceptivité. Par exemple chez les *Campanula (fig. 816 ter)*, où les anthères qui sont conniventes en tube autour du

style et s'ouvrent même avant que la fleur ne se soit épanouie; ces étamines sont introrses et entourent le style, qui est couvert de poils collecteurs auxquels le pollen demi-visqueux adhère ; puis les anthères flétries retombent; la base élargie des cinq filets forme, par une courbure tournée vers l'intérieur, une sorte de dôme couvrant le sommet de l'ovaire, qui est nectarigène; ces bases des filets sont élastiques et gardent longtemps leur turgescence.

L'hyménoptère qui vient chercher le nectar n'a accès à ce dernier que par les fentes très étroites qui séparent ces bases élargies. Ce n'est que tardivement que les stigmates 2-3-5 (selon le nombre des carpelles) s'étalent et sont susceptibles de retenir le pollen sur leurs papilles et de le faire germer. La fécondation directe est presque impossible chez ces plantes, car le pollen y étant relativement lourd n'est pas parfaitement dégagé. Il faut l'intervention des insectes qui apportent généralement le pollen pris dans une autre fleur *(fig. 816)*. Lorsque, comme dans le cas des campanules, les étamines mûrissent avant le pistil on dit que la fleur est *protandrique* ou *protérandrique*.

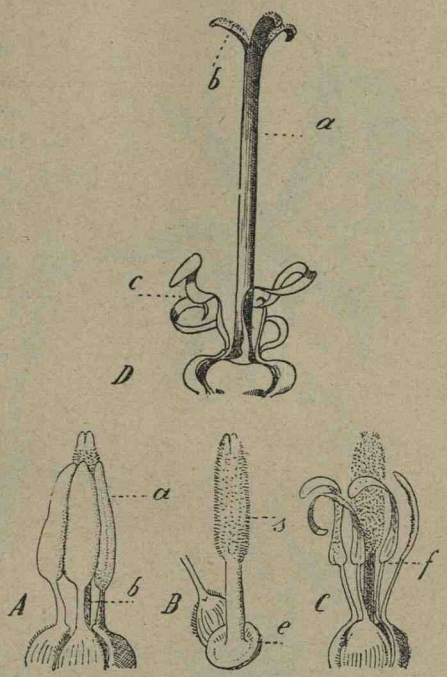


Fig. 816 ter. — Campanula rhomboidalis. A, état des sporophylles dans le bouton (v. *fig.* 772); à la base des étamines le filet est élargi; les cinq sont connivents en dôme au-dessus du disque (nectaire épigyne) *e;* à ce moment déjà les anthères s'ouvrent; B, id., mais on a détaché quatre étamines; *e,* disque nectarifère; *s* style; sur la face extérieure du style et des stigmates on voit les poils; C, les anthères ont déposé le pollen sur l'extérieur des stigmates; D, les anthères sont vidées et tordues, le style *a* est dénudé et les stigmates commencent à s'étaler, *b,* leurs papilles en dedans (stade femelle).

Dans le *Parnassia palustris*, il y a également protandrie, mais ici on remarque que les étamines s'ouvrent successivement ; au début, les cinq étamines qui entourent l'ovaire ont un filet court *(fig. 771)*. Chaque étamine à son tour allonge son filet par augmentation brusque de la turgescence (nastie) ; l'anthère mûre est alors au centre de la fleur ; l'insecte qui visite cette fleur rencontre exactement le pollen au centre. Tout autour, des nectaires ramifiés portent à leur extrémité des têtes brillantes

jaunes qui, sans doute, contribuent à attirer les insectes ; mais le nectar est sécrété par une fossette située bien au-dessous, sur le milieu du limbe. Lorsque toutes les étamines se sont ouvertes et ont été rejetées en arrière, les stigmates qui étaient alors connivents s'étalent et développent leurs papilles *(fig. 771 n)*.

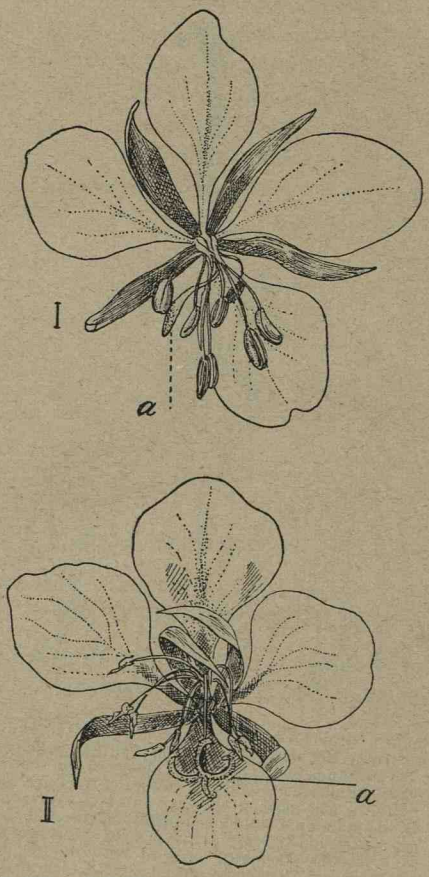


Fig. 817. — *Epilobium angustifolium.* I, fleur à l'état mâle ; *a*, stigmates connivents. II, stade femelle, étamines vides et stigmates étalés.

Dans l'*Epilobium angustifolium*, où la fleur est légèrement zygomorphe, au stade mâle, le style est défléchi et les stigmates connivents; les anthères sur des filets minces sont portées en avant; plus tard, l'émission du pollen étant faite, les filets des étamines divergent, tandis que le style qui s'est allongé se relève et vient épanouir ses quatre branches qui portent maintenant à leur face supérieure les papilles stigmatiques *(fig. 817)*.

Les Composées nous présentent un autre exemple de protandrie : ici comme chez les Campanulacées, les anthères sont conniventes, mais en plus, elles sont, par leur face dorsale, soudées en un tube au moyen d'une excrétion de cutine épaisse qui constitue une espèce de carapace coriace et brillante ; la déhiscence se faisant dans ce tube rigide, le pollen ne peut sortir que s'il en est chassé soit par la contraction des anthères, soit par l'allongement du stigmate qui fonctionne comme propulseur. Les deux branches stigmatiques qui correspondent aux extrémités des deux carpelles sont à ce moment encore conniventes et portent sur leur dos des poils collecteurs. Par l'allongement du style, le pollen est poussé hors de ce tube *(fig. 818)*. Un insecte qui vient visiter cette fleur et prendre le nectar sécrété au fond de la corolle auquel il a accès par les fentes ménagées entre les filets des

étamines *(fig. 818)* en transporte involontairement le pollen sur une fleur plus avancée de la même inflorescence ou d'une autre inflorescence où les stigmates sont maintenant étalés *(fig. 818 II)*.

Chez beaucoup d'autres, à côté de fleurs hermaphrodites, il en est d'unisexuées; ce sont les femelles qui l'emportent sur les mâles dans les

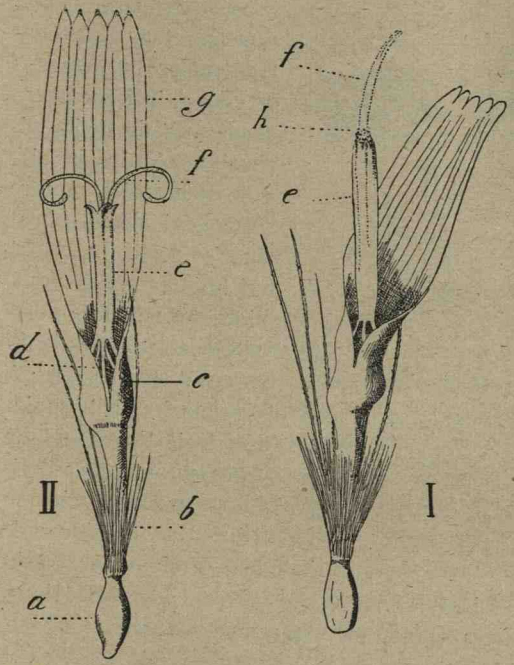


Fig. 818. — Fleur de Composée à corolle ligulée, unilatéralement développée par l'arrêt d'accroissement entre deux pétales (*d*); I, stade mâle; *a*, ovaire infère; *b*, aigrette de poils qui remplace le calice absent; *c*, tube de la corolle; *d*, filets libres des étamines; *e*, anthères soudées en un tube hors duquel le pollen (*h*) est poussé par l'allongement du style; les stigmates (*f*), sont encore connivents; II, mêmes lettres, stade femelle, *f*, les stigmates dont les papilles sont internes.



Fig. 819. – Rameau en fleur du *Betula alba*. Au sommet deux chatons mâles; plus bas 3 chatons femelles. (Ba.llon.)

Geranium sylvaticum, *Teucrium Chamaedrys*, *Saponaria ocymoides*. Dans les *Daucus Carota* et *Anemone Pulsatilla*, ce sont les mâles qui sont prépondérantes.

Enfin, il est des cas où, à côté des hermaphrodites, il y un nombre sensiblement égal de mâles et de femelles *(Valeriana tripteris*, etc.). Les proportions varient d'ailleurs de localité à localité.

Ce n'est que dans les séries réunies souvent sous le nom d'Amentacées ou d'Apétales que les homologies de fleur mâle à fleur femelle sont parfois obscures. Cependant, on a pu, par le moyen de la morphologie

comparée, ramener ces fleurs unisexuées à un type unique. Il serait trop long d'en faire ici la démonstration car il faudrait comparer un grand nombre de types floraux dont le plan de structure ne se laisse établir que par enchaînement *(Systématique rationnelle)*.

Le fait que, par exemple, on peut, dans le groupe des Bétulacées-Corylacées *(fig. 819)*, ramener tous les chatons mâles ou femelles à des inflorescences composées de petits dichasium réduits, à l'aisselle de bractées, montre l'homologie des deux catégories de fleurs. Ainsi les inflorescences compliquées des *Alnus* nommées chatons mâles comprennent des bractées à l'aisselle desquelles naissent trois fleurs en une petite inflorescence définie « cyme ». Chaque fleur est précédée de deux préfeuilles d'après le schéma ordinaire des Dicotylédonées *(fig. 821)*. Chez les *Alnus*, des six préfeuilles figurées dans le diagramme, quatre (α β et β' β') sont conservées (*fig. 820*). Chez les *Betula*, il y a les préfeuilles α β, mais chaque fleur ne comprend plus que deux étamines bifurquées. A

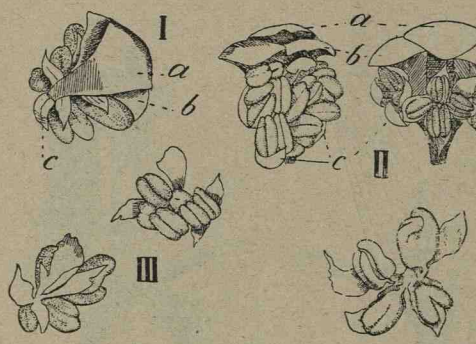


Fig. 820. — *Alnus glutinosa*, les préfeuilles β' β' ne se voient pas; *a*, bractée qui soutient trois fleurs dont on voit en partie les préfeuilles *b*, et les pièces des enveloppes florales *c*; II, Id. vue de face; *a*, bractée; *b*, préfeuilles α β; les trois fleurs sont si contiguës qu'on a quelque peine de les distinguer; à droite cette même figure a été un peu schématisée pour mieux faire saisir le groupe de trois fleurs; III, fleurs isolées, à gauche vues de dos, au milieu et à droite vues de face; les étamines sont incomplètement divisées.

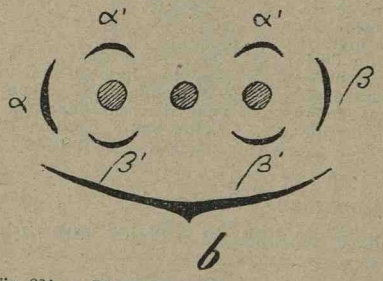


Fig. 821. — Diagramme illustrant l'inflorescence définie triflore des Bétulacées; α β préfeuilles de la fleur centrale; α' β' préfeuilles des fleurs latérales.

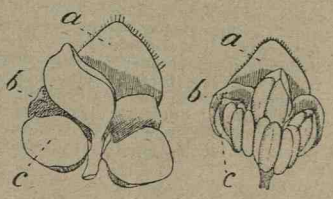


Fig. 822. — *Betula alba*; inflorescence partielle à l'aisselle d'une bractée *a*; *b*, préfeuille α, β; *c*, chaque fleur a deux pièces d'enveloppe florale, l'une grande extérieure, l'autre plus petite interne (c'est l'appendice opposé), à droite même inflorescence à 3 fleurs dont chacune a deux étamines divisées en deux.

l'aisselle de la bractée des *Corylus* on ne trouve plus qu'une fleur centrale nue avec les préfeuilles α et β *(fig. 823)*, mais quatre étamines bifurquées *(fig. 823 b, c)*.

Or, dans cette série des Bétulacées-Corylacées, on peut retrouver partout ce même type d'inflorescence plus ou moins modifié. Dans l'inflorescence femelle des *Alnus*, la fleur centrale fait défaut, tandis que dans le genre *Betula*, cette fleur femelle centrale existe entourée de deux fleurs latérales. Dans l'inflorescence femelle des *Carpinus* et des *Corylus* qui comprend deux fleurs, avec suppression de la fleur centrale, ce qui, dans la suite, devient cupule est formé par l'ensemble des trois bractées.

$$\alpha \begin{matrix} \beta' & \alpha' \\ \alpha' & \beta' \end{matrix} \beta$$

Les préfeuilles α et β sont de la fleur centrale absente et α' β' des deux fleurs latérales; la bractée α s'unissant au groupe α' β', il y a constitution d'un phyllome trifurqué *(fig. 863 V)* en cupule et qui entoure l'ovaire ; il en est de même de la bractée β qui s'unit aux préfeuilles α' et β' qui lui sont contiguës.

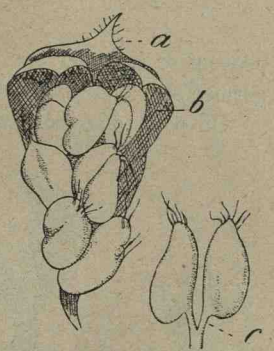


Fig. 823. — *Corylus Avellana* Ici, des trois fleurs de la petite inflorescence définie, seule la terminale est conservée ; *a*, bractée ; *b*, préfeuille α β; la fleur mâle sans enveloppe florale comprend 4 étamines profondément divisées (*c*).

Rien ne s'oppose à ce qu'on admette également ici que la diclinie ne soit dérivée de l'hermaphroditisme ainsi que cela est évident dans d'autres familles de Dicotylédonées comme les Euphorbiacées, les Sapindacées, les Ménispermacées, etc., où, à côté des fleurs habituelles, il y a les fleurs réduites unisexuées nues qui sont disposées en chatons et qui ne sont pas sans analogie avec celles des Amentacées. Ce qui fait qu'il est extrêmement peu probable qu'il existe parmi les Dicotylédonées de véritable diclinie par constitution. L'unisexualité serait dérivée. Tout ceci ne peut être clairement saisi que par ceux auxquels sont familières les variations des types dans les familles naturelles.

Beaucoup de ces plantes diclines ou dioïques à fleurs plus ou moins nues sont fécondées par l'intermède du vent. La pollinisation y est facilitée par la longueur excessive des stigmates *(Alnus, Betula, Corylus, Humulus, Cannabis)* et par la légèreté du pollen. Chez les *Salix*, les insectes sont attirés par des nectaires situés à la base des fleurs nues. C'est un des rares exemples d'une fleur fécondée par les insectes et qui

est dépourvue d'enveloppe florale. Il faut donc bien se garder de généraliser en biologie; dans chaque groupe il y a des dispositions particulières qui rompent le cadre étroit des définitions dites générales.

D'ailleurs beaucoup de plantes qui ont des fleurs hermaphrodites ne

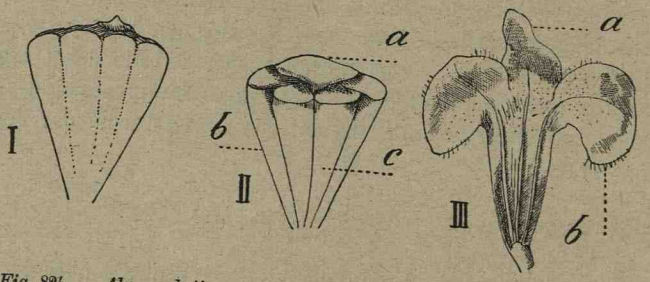


Fig. 824. — ***Alnus, glutinosa*** I, bractée du chaton femelle à laquelle sont soudées les préfeuilles α β, externe et β' β' internes; II, Id., vue d'en haut ($b = \alpha$) $c = \beta'$; III, ***Betula alba***; bractée de chaton femelle fructifère (*a*, bractée; *b*, préfeuille α β).

peuvent se féconder par leur propre pollen, car ce dernier n'arrive pas à germer sur le stigmate et à opérer l'autofécondation.

On peut désigner ces plantes comme auto-stériles. Il est bon d'en citer les plus importantes : *Papaver alpinum, P. Rhoeas, Diclytra spectabilis, Corydalis cava, Pirus communis,* beaucoup de Papilionacées persistantes et d'Orchidées. Beaucoup d'autres se fécondent d'elles-mêmes facilement ; citons : *Forsythia viridissima, Digitalis purpurea, Ranunculus auricomus, Papaver somniferum, Linum usitatissimum, Impatiens Noli tangere, Pisum sativum, Phaseolus vulgaris, Nicotiana Tabacum, Mimulus luteus, Ajuga repens, Ophrys apifera, Triticum vulgare, Hordeum vulgare.*

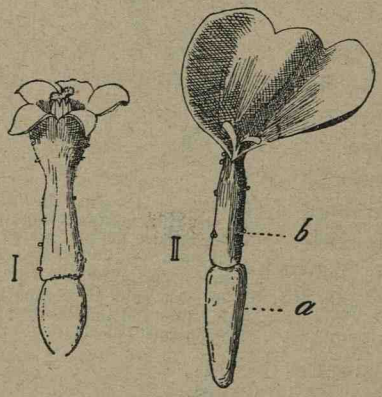


Fig. 824 *bis.* — ***Achillaea Millefolium.*** I, fleur tubuleuse hermaphrodite; II, fleur femelle du pourtour de l'inflorescence fonctionnant comme appareil vexillaire; *a*, ovaire infère; *b*, tube de corolle.

La connaissance de ces deux catégories est d'une grande importance pour résoudre expérimentalement les questions les plus importantes de l'hérédité.

Les plantes citées qui sont susceptibles d'être fécondées directement ont des dispositions qui feraient supposer chez plus d'une la nécessité de la fécondation croisée (*Impatiens*, Papilionacées, à fleurs zygomorphes et à nectar). Plus d'une d'ailleurs est visitée par les insectes, de telle sorte que l'autofécondation étant possible, la fécondation croisée

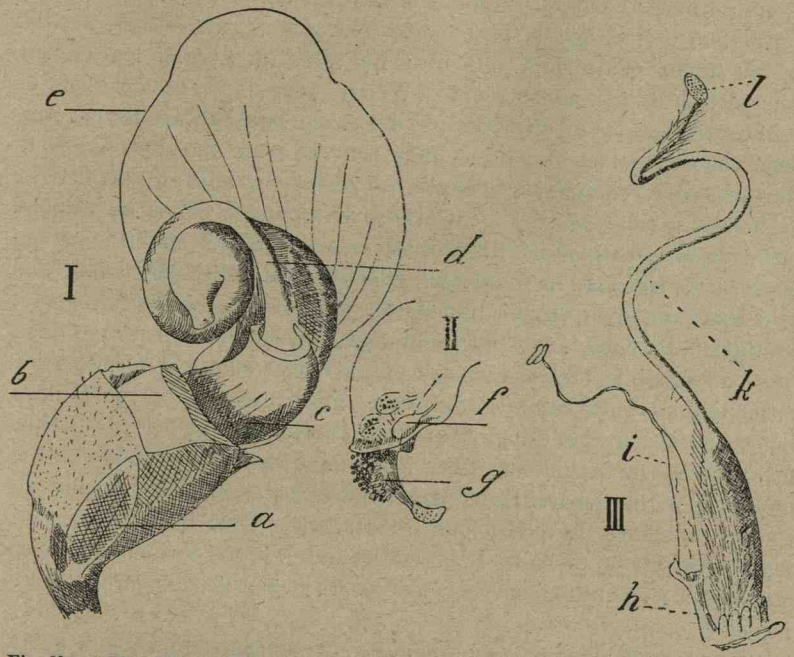


Fig. 825. — Phaseolus multiflorus. I, fleur coupée dont on a enlevé l'étendard *b* et une aile *c* semblable à l'aile (pétale latéral) *e*; *d*, carène, c'est-à-dire deux pétales connés en un tube enroulé en hélice, dans lequel sont les étamines, le style et le stigmate; III *h*, disque nectarifère, *k*, style tordu. *l*, stigmate oblique couvert de papilles; au-dessous une brosse stylaire. Le Bourdon qui vient visiter cette fleur, pressant sur la carène en escargot fait sortir le stigmate qu'il peut polliniser tandis qu'il introduit sa trompe le long des poils collecteurs couverts du pollen (*g*) sorti des anthères (*f*).

n'est pas exclue; même chez les plantes annuelles qui ont ordinairement la fécondation directe, le croisement est avantageux.

Il est bon de répéter que la nécessité de l'autofécondation ne peut être démontrée que par l'expérience. Des plantes à structure florale extrêmement semblable se comportent très différemment. Ainsi, tandis que le *Phaseolus multiflorus (fig. 825)* à fleurs rouges est auto-stérile, le Haricot ordinaire *(Phaseolus vulgaris)* est auto-fertile. D'une manière générale chez les Papilionacées, qui sont parmi les plantes les mieux étudiées, sur 51 annuelles 45 sont autogames, tandis que de 44 espèces persistantes étudiées deux seulement avaient le pouvoir de se féconder par leur propre pollen.

On a souvent discuté sur les causes qui attirent les insectes dans les fleurs. Les uns sont allés jusqu'à prétendre que la forme et le coloris des appareils vexillaires seraient sans effet. Ce qui attirerait les insectes, ce seraient les effluves odorants, le pollen, le nectar. Mais toutes les expériences récentes basées sur la comparaison du degré d'attirance des fleurs corollées comparé à celui des fleurs décorollées démontrent que l'attraction exercée par la forme et le coloris des fleurs sur les abeilles est au moins quatre fois plus forte que celle qu'exercent leur pollen, leur parfum et leur nectar réunis (Wéry). Sans doute, ces résultats ne sont certains que pour une catégorie d'insectes. Sur d'autres, les parfums pénétrants, agréables ou nauséabonds, peuvent avoir une attraction équivalente, si ce n'est supérieure, à celle exercée par les appareils vexillaires.

Toutes ces dispositions n'ont évidemment pour le biologiste d'intérêt que dans la mesure où elles concordent avec un résultat défini en ce qui concerne la fécondation. Pour que celle-ci puisse s'effectuer, il faut non seulement que le pollen soit transporté, mais il doit pouvoir germer sur le stigmate ou dans la chambre pollinique, rencontrer les ovules et effectuer l'amphimixie. Or, le plus souvent, les ovules sont tout formés avant même que la pollinisation ne s'effectue; mais il est des cas où le développement des ovules est provoqué par l'arrivée du pollen sur le stigmate (certaines Orchidées). Chez les Gymnospermes, au moment de la pollinisation, les appareils sexués, comme archégones et œuf, ne sont pas encore constitués. Le pollen doit donc attendre dans la chambre pollinique *(fig. 743)* le moment de la maturation. Il peut s'écouler ainsi chez ces plantes plusieurs mois entre l'arrivée du pollen sur le micropyle et la fécondation.

On vient de le dire, les arrangements morphologiques des fleurs hermaphrodites ne sont pas un sûr indice de la capacité d'autofécondation. Dans des plantes identiques comme apparence *(Cardamine pratensis)* d'une même prairie, il en est d'auto-fertiles et d'auto-stériles, de réciproquement xénostériles et xénofertiles. Certaines races ont le pollen dégénéré, ce qui se voit extérieurement ou intérieurement à l'altération du noyau fécondant *(Solanum* divers, *Tradescantia, Vitis,* Pomacées, etc., etc.). Tout cela est affaire d'expérimentation autant que d'observation. Souvent, mais il faut insister sur le fait contraire tout aussi certain, la fertilité est moindre entre les individus génétiquement rapprochés (Consanguinité), plus efficace entre individus d'origine différente (*Veronica syriaca* auto-stérile), *Zea Mais, Nicotiana* (Tabac). Dans une même espèce morphologique, il peut y avoir des races auto-fertiles et auto-stériles (*Vitis,* Arbres fruitiers, etc.).

Parfois aussi la pollinisation prématurée artificielle, c'est-à-dire avant la vraie réceptivité, amène à la mort de la fleur qui tombe et cepen-

dant, même dans ces cas, les grains de pollen ont germé abondamment et sont arrivés à l'ovaire (*Nicotiana Tabacum*, etc.). Ce sont en général des fleurs protégées. Dans le *Solanum Lycopersicum* (Tomate) à stigmate non protégé, cette pollinisation prématurée n'a pas d'effet nocif.

Parthénogénèse et Apogamie.

On a vu qu'à certains moments de l'évolution ontogénique des êtres organisés, se forment des cellules reproductrices considérées comme sexuellement différenciées parce que, sans amphimixie, elles ne sont pas capables de se développer et de donner naissance à un nouvel être. La différence entre les zoospores et les gamètes est souvent si faible chez les plantes inférieures (Algues, Champignons) qu'on dit alors que l'amphimixie y est facultative. Ainsi les microgamètes d'*Ulothrix*, qui ne diffèrent des microzoospores que par la diminution du nombre des cils, et qui normalement sont incapables d'évoluer, le deviennent parfois.

De même, si, au cours du développement des zygophores, branches sexuelles des Conjuguées et des Mucorinées, on vient à empêcher le rapprochement des deux gamètes, ces deux dernières se développent cependant en azygospore (azygote), c'est-à-dire en un œuf parthénogénétique.

On a aussi expérimentalement provoqué la parthénogénèse, c'est-à-dire le développement de l'oosphère sans amphimixie, chez une Ptéridophyte, le *Marsilia Drummondii*. Chez cette plante, on peut assez facilement isoler les mégaspores des microspores. Tout à fait pures de tout mélange, les premières, qui germent à peu près comme la mégaspore de *Selaginella* (v. *fig. 660*), donnent cependant naissance à des embryons sans fécondation. La parthénogénèse est ici sous la dépendance de la température; rares à 9°, les embryons deviennent nombreux à 18°. Ces embryons sont normaux et se développent en plantes feuillées si on les met sur la terre humide.

La parthénogénèse est devenue habituelle chez plus d'une plante inférieure, ainsi dans l'exemple, déjà anciennement connu, du *Chara crinita*, qui, en certaines localités, n'est représenté que par des pieds femelles et qui, cependant, produit des œufs susceptibles de développement sans le secours des spermatozoïdes.

La parthénogénèse expérimentale a été surtout étudiée en zoologie. On a réussi à inciter au développement, des œufs d'Echinodermes, d'Annélides, de Mollusques, etc., qui, en temps ordinaire, ne sortent de leur passivité que sous l'influence excitante du spermatozoïde. Pour beau-

coup de ces œufs, il suffit de faire varier la concentration de l'eau de mer. On a, d'autre part, reconnu aux ions des substances minérales qui sont en dissolution dans l'eau de mer une influence inhibitoire ou excitante.

On sait que, d'une manière générale, les ions Ca favorisent la coagulation, tandis que les ions K sont décoagulants en ce qui concerne les matières protéiques. L'ion Magnésium est également décoagulant. Le K et le Na se placent entre le calcium et le magnésium à ce point de vue.

C'est ainsi qu'en employant des solutions 5/8 n, de $CaCl_2$, NaCl, KCl et $MgCl_2$, dont la concentration se trouve équivaloir celle de l'eau de mer, la segmentation de l'œuf d'*Arbacia* (Echinoderme) se fait le plus facilement dans la solution magnésienne, puis en série descendante dans les solutions potassique, sodique, calcique.

La segmentation d'une cellule végétative ou reproductrice est un indice de son pouvoir d'évolution. Cette segmentation ne suit pas nécessairement le phénomène de la multiplication des noyaux. Ainsi dans le sac embryonnaire se divisent le noyau secondaire et ses noyaux dérivés souvent pendant longtemps sans qu'il y ait simultanément de cloisonnement.

En cultivant des *Pediastrum* (Algues Protococcacées) dans des solutions plus concentrées que celles auxquelles ces plantes sont ordinairement accommodées, on n'arrête pas la multiplication des noyaux, les cellules deviennent parfois géantes sans que leur contenu (protoplasme) se segmente. Mais si on les transporte dans une solution plus diluée, la segmentation se fait immédiatement. Dans ces expériences, une augmentation dans la concentration avait un effet inhibitoire sur la segmentation.

D'une manière analogue, on a observé que l'eau de mer, à la concentration et dans sa composition normales, a un effet inhibitoire sur le développement, sur la segmentation de l'œuf de plusieurs animaux. L'addition à l'eau de mer d'ions Mg a, dans quelques cas, aboli cette inhibition. L'addition du sel de Magnésium a eu donc le même effet que la pénétration du spermatozoïde.

Ceci autorise à supposer que ce dernier, dans la fécondation, agit bien plus *sur le phénomène* de la segmentation (cloisonnement) par les ions minéraux qu'il apporte que par sa nucléine (voir en ce qui concerne celle-ci le chapitre Hérédité, Hybrides). Cependant, ce qui a été dit des ions acides (malique, maléique, fumarique) et autres substances, comme sucre, albuminoïdes, peptones, sur l'orientation des spermatozoïdes, laisse supposer que l'action inhibitoire ou excitante sur la segmentation des œufs puisse être due à plus d'une catégorie de substances (v. *p. 433*). Ces études nécessitent, comme on le voit, la connaissance des états colloïdaux en fonction de la température, de l'oxygène, de la concentration et des ions actifs, etc.

Une solution de NaCl (chlorure de sodium) a une action inhibitoire sur le développement parthénogénétique des œufs d'*Arbacia*. Mais si à une solution de 96 cm³ 5/8 n, de NaCl on ajoute 2 cm³ 5/8 n. KCl et 2 cm³ solution 10/8 n. $CaCl_2$, l'œuf se développe.

On a reconnu également qu'à côté de l'action spécifique des ions il y a l'influence de la concentration osmotique (moléculaire) : en additionnant l'eau de mer d'une certaine proportion de saccharose ou d'urée, on augmente la pression osmotique et les œufs inhibés jusqu'alors se mettent à se développer parthénogénétiquement.

Or, comme dans plus d'une expérience, le développement d'un œuf sans fécondation s'effectue par le moyen d'une solution hypertonique; on est allé jusqu'à supposer que cette excitation au développement a été produite essentiellement par une déshydratation de l'œuf.

Dans une autre série d'expériences, on a amené au développement les œufs d'un oursin en ajoutant à l'eau de mer hyperalcaline des spermatozoïdes d'étoiles de mer qui, tout en provoquant la segmentation ne jouent pas de rôle dans l'amphimixie. La larve qui en résulte n'a que le caractère maternel. On peut de même, par pollinisation avec les microspores d'espèces étrangères, amener certaines espèces à l'apogamie (voir plus loin), par exemple le *Primula Kewensis* et l'*Atamosco mexicana*.

On sait qu'en général, le chimiotropisme des spermatozoïdes est tel que l'œuf attire les uns et repousse ceux qui ne sont pas de son espèce. Il a été dit plus haut que, chez les Ptéridophytes, certains spermatozoïdes sont fumarophiles, d'autres maléinophiles.

Il ne nous est pas possible d'affirmer que dans la fécondation l'attraction chimiotactique exercée par l'œuf sur le spermatozoïde ait la simplicité que revêtent les expériences au moyen des tubes capillaires. Il est probable au contraire que chaque sorte de spermatozoïde possède un faisceau de sensibilités chimiotactiques sur lesquels l'œuf agit spécifiquement.

Car, règle ordinairement générale, dans un mélange, les œufs de chaque espèce attirent de préférence les spermatozoïdes de leur espèce. Néanmoins, on a pu, en modifiant l'eau de mer (variation dans l'alcalinité) provoquer une élection contre nature, en ce sens que l'œuf d'un oursin attire de préférence le spermatozoïde d'une Etoile de mer. Chez les *Arbacia*, on a pu aussi provoquer la parthénogénèse expérimentale en faisant agir sur des œufs l'extrait des spermatozoïdes de la même espèce (*Sphærechinus*).

Combinant toutes ces observations tirées de la zoologie (Lœb) on arrivera à se convaincre que, dans la règle, les oosphères sont des cellules en inhibition et dont la passivité peut être abolie de plus d'une manière (température, solutions hypo- ou hypertoniques, alcalinité ou acidité du milieu, variation dans la nature des ions métalliques).

Il nous paraîtra donc moins surprenant qu'il puisse exister un grand nombre de végétaux supérieurs dont le développement de l'œuf soit « parthénogénétique ». Cette évolution sans fécondation est certaine pour des plantes telles que le *Thalictrum purpurascens* (espèce dioïque), beaucoup d'espèces d'*Alchimilla* (du groupe *vulgaris* et *alpina*), le *Wikstræmia indica*, certains *Ficus*, les *Taraxacum*, l'*Antennaria alpina*, quelques *Hieracium*, etc. (v. *fig. 826, 827*). Il paraît que dans tous les cas l'œuf qui se développe sans amphimixie n'a pas subi la réduction chromatique. Selon Ernst, Winge, etc., ces plantes apogames devraient leur caractère à l'hybridité (v. Hybridité). S'il en est ainsi, l'oosphère de ces plantes serait une cellule végétative semblable à celle du nucelle. Ce qui ne veut pas dire qu'elle ne soit pas sexuée, car nous savons que la réduction chromatique et la sexualité sont deux phénomènes distincts. Les gamètes des *Coleochæte* sont sexués sans réduction *(fig. 625)*. Le sporophyte peut être, tout entier sexuellement différencié comme dans les plantes dioïques dont l'appareil végétatif est dimorphe et posséder cependant dans ces tissus, avant la sporogénèse, le nombre de $2n$ chromosomes. Les méga et microsporophylles portent l'empreinte de la sexualité alors que le phénomène de la réduction chromatique n'y apparaît qu'au moment de la formation des tétraspores.

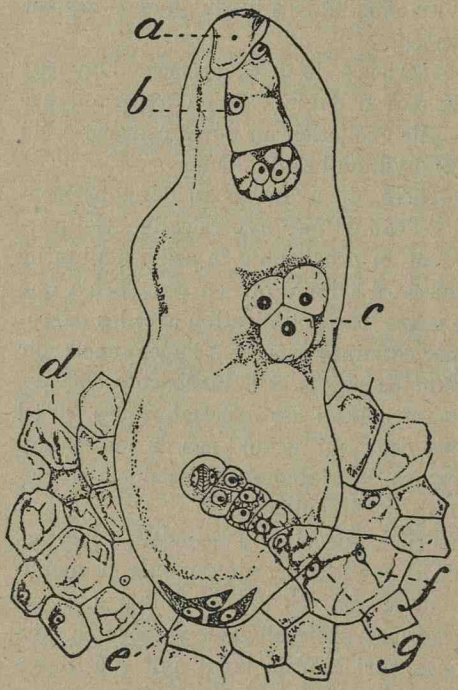


Fig. 826. — *Alchimilla pastoralis* Bus. Partie supérieure et inférieure d'un sac embryonnaire. En haut une synergide *a*, et un embryon formé aux dépens de l'oosphère, trois noyaux polaires, les antipodes en bas et un embryon adventif né à partir de la cellule *f* du nucelle.

On a proposé de ne donner le nom de parthénogénèse qu'aux cas où l'œuf qui se développe sans fécondation est une cellule à n chromosomes. Les autres cas seraient à ranger parmi les phénomènes d'*apogamie*.

Ce qui montre combien cette distinction est spécieuse, ce sont les faits

d'apogamie, c'est-à-dire de développement d'embryons à partir des cellules qui ne sont pas oosphères chez les Fougères. Sur le prothalle des Fougères (à *n* chromosomes), prothalle qui est l'homologue de celui de la mégaspore des Conifères ou de celui du sac embryonnaire des Angiospermes (synergides, antipodes), peut naître, à partir de cellules ordinaires, un embryon normalement constitué (v. *fig. 828*). (On a montré que dans ce cas deux cellules du prothalle unissaient leurs noyaux.)

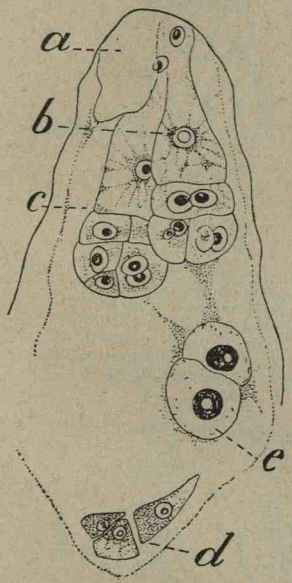


Fig. 827. — *Alchimilla sericata.* Reichb. Partie supérieure et inférieure du sac embryonnaire avec développement de deux embryons, l'un aux dépens de l'œuf, *c*, l'autre d'une synergide; *b*, deux noyaux polaires soudés, *e*, et trois antipodes *d*. (D'après Murbeck.)

Chez plusieurs Phanérogames, des embryons dits adventifs naissent sans fécondation (?) de ces cellules, à partir des synergides (*Iris*, *Vincetoxicum*, *Alchimilla*) à partir des antipodes (*Allium odorum*), à partir des cellules du nucelle (*Funkia*, *Cœlobogyne*, *Symplocos*, *Citrus* sp., *Opuntia vulgaris*, etc.). La démonstration de la perte de la fécondation est facile à faire chez les *Alchimilla*, dont le pollen est ordinairement mal formé et chez lesquels l'embryogénèse se fait souvent avant l'ouverture des fleurs et avant la maturité des étamines. Celle du *Thalictrum* dioïque se démontre aisément par la destruction des pieds mâles. Dans les *Taraxacum*, on rase, avant la maturité des étamines, tous les sommets des fleurs en enlevant ainsi styles, stigmates et étamines. Les ovaires néanmoins produisent des graines.

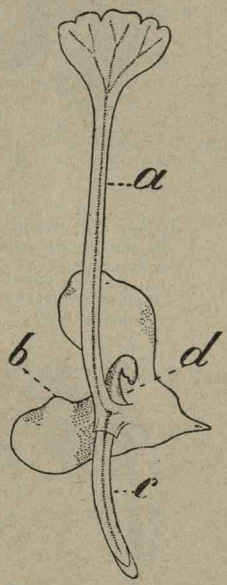


Fig. 828. — Apogamie du prothalle d'une Fougère. (*Pteris cretica*); *b*, prothalle; *d*, cotylédon. (D'après De Bary.)

On connaît, d'autre part, des prothalles à cellules diploïques qui se sont formés à partir d'archidies stériles ou de marge de frondes (par conséquent diploïques) et qui peuvent sans fécondation donner naissance à des sporophytes (embryons) tantôt à partir de l'oosphère diploïque, tantôt à partir d'une cellule prothallienne ordinaire aussi diploïque.

Tout ce qui précède nous montre qu'il faut nettement séparer les

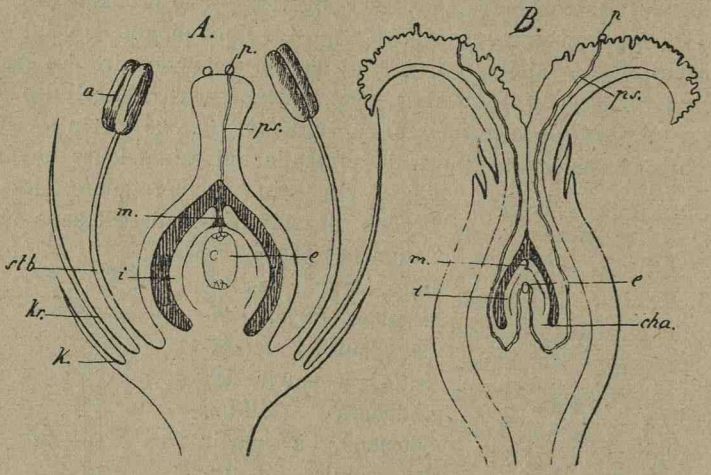


Fig. 829. — *A*, Schéma représentant une fleur d'Angiosperme porogame; *k*, calice; *kr*, corolle; *stb*, étamine; *a*, anthère; dans le pistil : *i*, tégument ovulaire (ovule orthotrope); *e*, sac embryonnaire; *p*, microspore (pollen); *ps*, tube pollinique qui pénètre par le micropyle; *B*, section longitudinale dans le pistil du *Juglans regia*; *cha*, chalaze; *p*, microspore; *m*, micropyle; *ps*, tube pollinique (chalazogamie). (D'après NAWASCHIN, ex-ERNST.)

notions de capacité de développement en un embryon (excitation au

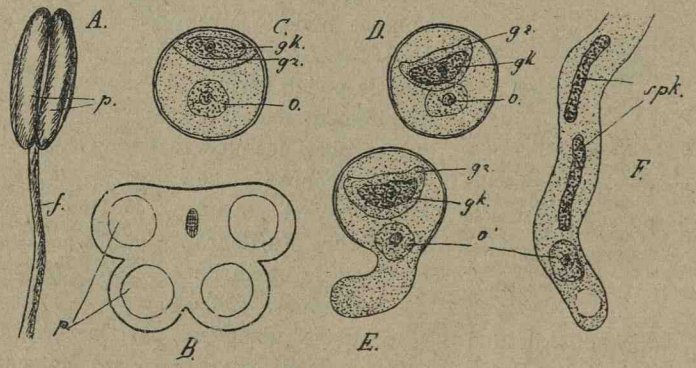


Fig. 830. — *Tulipa gesneriana*. *A*, étamine : *f*, filet; *p*, (anthère); *B*, section à travers l'anthère; *p*, logettes (micrarchidies); *C*, microspore (grain de pollen); *g*, *z*, cellule anthéridiale, cellule mère des gamètes : *o*, cellule stérile; *D*, *id.*, mais à cellule anthéridiale détachée, *E*, formation du tube pollinique; *F*, extrémité du tube pollinique; *spk*. deux noyaux des gamètes résultant de la division de la cellule anthéridiale; *o*, cellule stérile; *gk*, noyau de la cellule anthéridiale. (D'après ERNST.)

développement) et l'amphimixie dans laquelle se soudent deux cellules sexuelles (gamètes) avec leurs caractères individuels.

Mais chez quelques plantes à embryons apogames adventifs, l'action stimulante du pollen n'est pas inutile (*Opuntia*, *Funkia ovata*, *Euphorbia dulcis*).

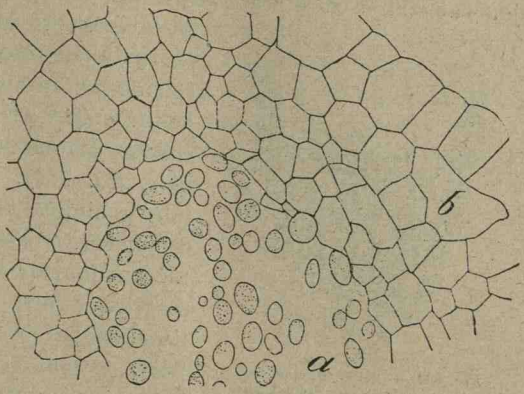


Fig. 831. — Section transversale à travers le style de l'*Allium Molly*; *b*, cellules de la périphérie; conducteur gélifié.

Effets de la fécondation.

Le plus souvent, chez les Angiospermes, la germination du pollen est rapide, la féconda-

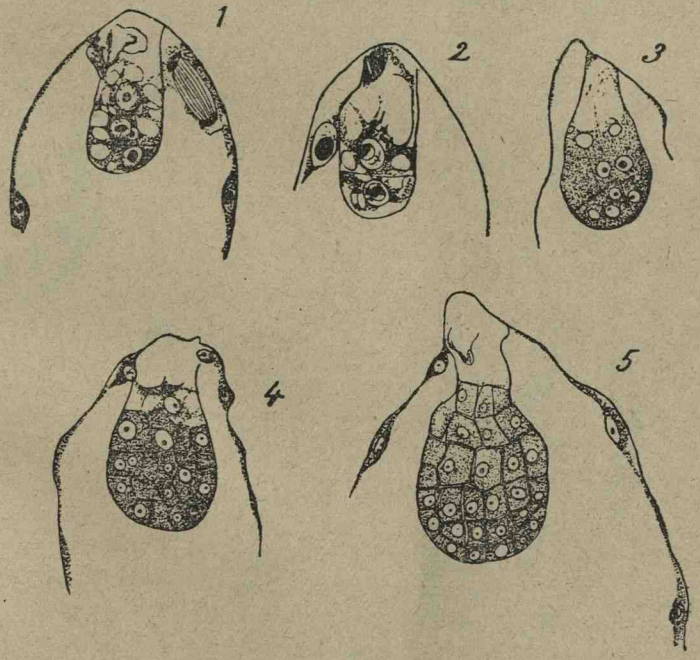


Fig. 832. — *Parnassia palustris*. *1*, sommet du sac embryonnaire peu après la fécondation. On voit contre la paroi du sac les premiers noyaux d'albumen dont l'un, à droite, est en voie de division; l'oosphère s'est divisée, il y a maintenant trois étages; *2*, état un peu plus jeune; *3-5*, stades successifs correspondants aux schémas 2-3 de la figure 835.

tion pouvant se faire peu d'heures après la pollinisation ; la croissance du tube est provoquée par l'humidité et le sucre du stigmate; il pénètre dans le tissu conducteur du style, dont les parois sont gélifiées *(fig. 831)*. Certains stigmates sécrètent des matières graisseuses *(Polygala, fig. 748)*. Le chemin suivi par le tube pollinique est déterminé par le tissu conducteur *(fig. 831)*, tissu modifié de manière à fournir au tube la nourriture nécessaire à son développement. Dans ce tissu, les parois sont molles, souvent gélifiées. Le plus souvent, le tube traversant l'espace qui sépare de l'ovule le tissu conducteur, se dirige vers l'orifice du micropyle, lequel est ordinairement tourné vers le tissu en question; ordinairement, l'espace libre à parcourir est très court; ce sont les *porogames* qui se comportent ainsi *(fig. 829 A)*. On

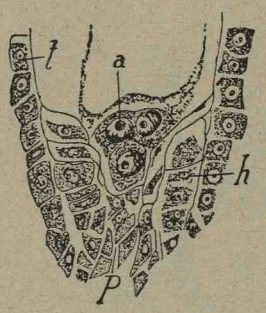


Fig. 833; — Base du sac embryonnaire du *Parnassia palustris*, *a*, antipodes; *t*, cellules épithéliales; *h*, base du nucelle.

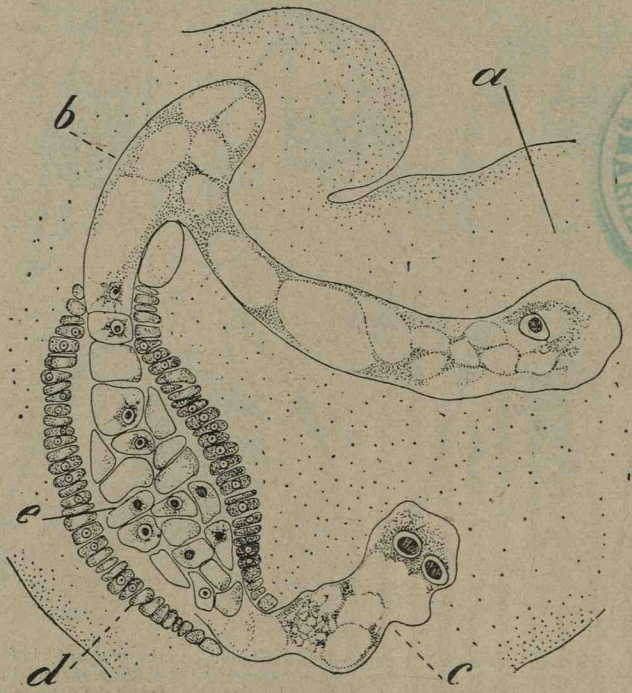


Fig. 834. — *Lathraea squamaria*, *a*, diverticule micropylaire de l'albumen *c*, second diverticule. Les deux se dirigent à travers le gros tégument vers le hile; *e*, cellules d'albumen; *d*, cellules épithéliales, couche la plus interne du tégument. (D'après BERNARD.)

appelle *chalazogames* les plantes chez lesquelles le tube pollinique descendant le long du carpelle vient pénétrer dans l'ovule par sa base, la chalaze (*fig. 829 B*). Découverte pour la première fois chez les Casuarinées, la chalazogamie a été depuis lors constatée chez les Apétales comme les Bétulacées, les *Juglans*, les *Ulmus*, mais aussi dans la Rosacée *Alchimilla arvensis*. Il n'y a aucun rapport entre le mode de pénétration du tube pollinique et la position systématique des plantes qui le possèdent.

On a nommé *mésogames* (*Cucurbita Pepo*, *Houstonia coerulea*, *Cynomorium*, Cannabinées) les plantes chez lesquelles le tube pénètre latéralement sans passer par le micropyle, qui est oblitéré ou fermé de bonne heure.

On a vu plus haut que dans le sac embryonnaire des Spermaphytes Angiospermes, des deux gamètes apportés par le tube pollinique, l'un se porte vers l'oosphère avec le noyau de laquelle il s'unit, l'autre va se souder au noyau secondaire du sac embryonnaire. De cette double fécondation résultent deux zygotes qui se développent immédiatement. La première donne naissance à l'embryon proprement dit, la seconde à un embryon informe qui n'acquerra aucune différenciation interne, le tissu nourricier, l'*albumen* (*fig. 837*). Dans le premier la division des noyaux est suivie d'un cloisonnement défini, dans le second, il n'y a tout d'abord que division des noyaux, le cloisonnement ne se fait que plus tard[1]. Une théorie logique du développement du contenu du sac embryon-

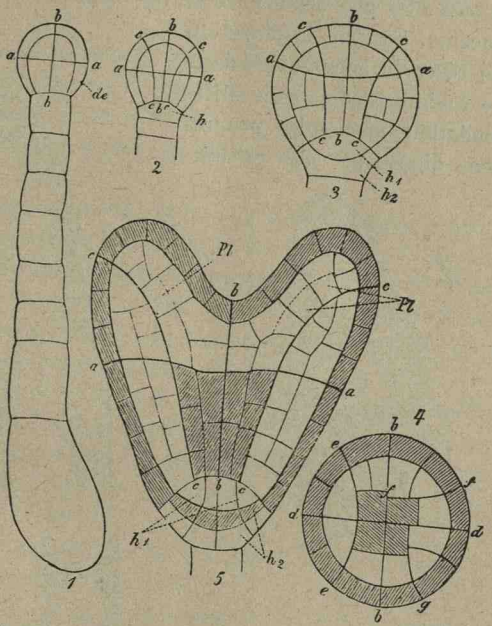


Fig. 835. — *1*, Suspenseur à 8 cellules; la cellule terminale s'est d'abord divisée en croix *a-a b-b*, puis par une péricline a détaché le dermatogène. — *de* = dermatogène; *2*, à la dernière cellule du suspenseur *h*, aboutissent les anticlines *c-c*; *3*, dans la cellule *h* s'est fait un cloisonnement en verre de montre qui sépare une cellule h^1, qui sera le corps de la racine et h_2 l'épiderme; *4*, section à travers un embryon du stade *3*, le dermatogène et le plérome sont en gris; *5*, embryon plus avancé sur lequel se sont déjà dessinés les cotylédons *c*.

(D'après HANSTEIN.)

[1] Il y a cependant des cas où à la suite de la division du noyau secondaire le cloisonnement est immédiat.

naire après la fécondation devrait donner les raisons pour lesquelles l'évolution du premier embryon se fait selon une direction définie aboutissant à une morphologie normale, tandis que celle du second embryon l'albumen aboutit à un être informe sans développement orienté.

L'œuf fécondé se développe en *embryon*. Les tissus qui naissent dans le sac embryonnaire après la fécondation, embryon, albumen, vivront en parasites aux dépens des autres tissus avoisinants, nucelle, tégument, placenta. Souvent la digestion des réserves accumulées dans ces régions se fait sans différenciation de cellules proprement digestives; elle est diffuse. On ne peut alors déterminer le siège des ferments, qui sont diffus.

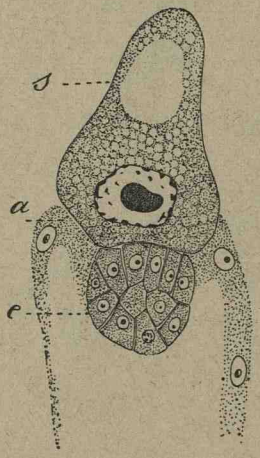


Fig. 836. — *Aponogeton distachyus*. Embryon jeune et suspenseur vésiculeux, à noyau excessivement hypertrophié; sur les côtés, l'albumen. (Dessin de M. Serguéeff.)

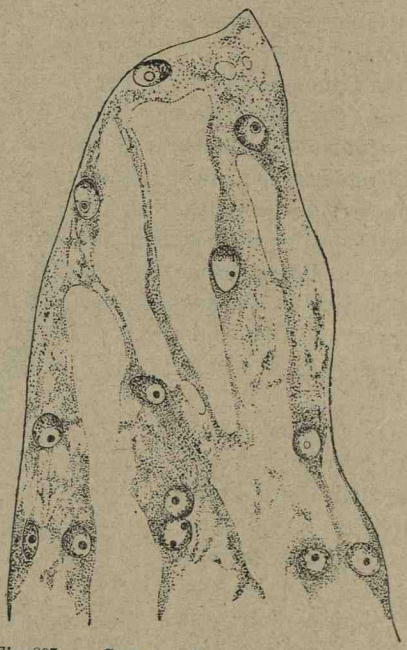


Fig. 837. — Sommet du sac embryonnaire de l'*Agrimonia Eupatoria* dans le plasma duquel se sont divisés et répartis les noyaux de l'albumen.

Chez ceux des Gamopétales et des Dialypétales dont le sac embryonnaire a crevé le nucelle rudimentaire et est venu s'appliquer contre le tégument *(fig. 833, 834)*, on trouve que l'assise interne de ce dernier s'est différenciée en un épithélium dont les cellules portent le caractère de cellules à ferment : cellules digestives. Leur noyau est très riche en chromatine, le protoplasme y est dense; on n'y trouve pas d'amidon ni de vacuoles. Au contact de cette assise digestive, les cellules voisines du tégument épais se vident et finalement sont résorbées (Composées, *Parnassia)*.

Les antipodes fonctionnent aussi souvent comme cellules actives digestives; elles persistent alors longtemps après la fécondation, constituant un groupe bien distinct qui pénètre comme un suçoir vers la chalaze. Parfois elles subissent au préalable une multiplication active (Composées, Convolvulacées, etc.) ; on peut constater alors que les tissus de la base du nucelle ou de l'ovule convergent vers ce suçoir qui sert d'intermédiaire entre l'albumen et l'embryon d'une part et la base du nucelle d'autre part.

Chez beaucoup de Gamopétales il se produit en outre, à partir de l'albumen, des haustorium (suçoirs) qui vont, comme un filament de champignon parasite, absorber les réserves des téguments et même du placentaire. Un des exemples les plus frappants est celui fourni par le *Lathræa squamaria (fig. 834)*.

Ici, après la fécondation, le noyau secondaire s'étant divisé, la cellule inférieure qui en résulte projette latéralement un diverticule large dans lequel pénètre le noyau hypertrophié; ce processus fonctionne comme suçoir et se dirige du côté du funicule; d'autre part, une cellule d'albumen produite dans la partie supérieure du sac se prolonge également hors du sac embryonnaire et se recourbe au-devant du diverticule médian. Chez d'autres il se produit également à la base un suçoir plus ou moins court. Lorsque ces suçoirs basilaires se forment, les antipodes disparaissent de bonne heure. Ces diverses dispositions expriment bien les conditions de parasitisme qui président au développement des appareils du sac embryonnaire.

Dans d'autre cas, c'est une cellule de l'embryon, le suspenseur, qui fonctionne comme cellule digestive *(fig. 836)*.

L'œuf, peu après la fécondation, s'allonge et se divise rapidement pour constituer l'embryon *(fig. 832, 835)* en un *suspenseur* uni ou pluricellulaire qui pousse la cellule terminale, l'embryon, vers le milieu du sac. La cellule terminale se subdivise selon le schéma *(fig. 835)* s'il s'agit d'une Dicotylée. On y voit se différencier les trois histogènes, dermatogène, périblème, plérome. La radicule se forme ordinairement aux dépens de la dernière cellule du filament suspenseur *(h)*. S'il s'agit d'une Monocotylédonée le point végétatif s'organise latéralement sur le côté du corps cotylédonaire. Si l'embryon est d'une Dicotylédonée, le point végétatif est terminal et il détache de bonne heure deux excroissances latérales, les deux premières feuilles, les cotylédons. La moitié inférieure de l'embryon devient le premier entre-nœud, l'axe hypocotylé (v. *fig. 202)*. Lorsque l'embryon est constitué, on y distingue les parties suivantes : la radicule, l'axe hypocotylé, les cotylédons, la plumule ou bourgeon terminal. C'est donc une plante en raccourci; la radicule en est la première racine; l'axe hypocotylé est le premier entre-nœud qui diffère de la radicule par la présence d'un épiderme complet et par l'orientation et la dispo-

sition des faisceaux. Les cotylédons sont des feuilles rudimentaires, ordinairement simples, même si les feuilles ordinaires sont très découpées. Il y a quelques exemples de cotylédons lobés *(Tilia, Pterocarya)*.

Pendant que se fait le développement de l'embryon, le noyau secondaire du sac embryonnaire se divise rapidement par caryocinèse sans que nécessairement entre les noyaux divisés dans le plasma général s'établissent des membranes, des cloisons *(fig. 837)*. Peu à peu, la multiplication des noyaux progresse de la périphérie vers le centre; autour ou mieux dit entre les noyaux se dessinent les parois. Le tissu de l'albumen s'organise ainsi de la péréphérie vers le centre *(fig. 843)*.

Semences.

En ce qui concerne le développement de l'ovule fécondé, nommé *semence*, plusieurs cas peuvent se présenter : 1° l'embryon reste petit et l'albumen finit par remplir tout le sac, qui grossit en même temps que l'albumen, au bénéfice duquel le nucelle est digéré. Alors le sac n'est entouré que par les résidus du nucelle et confine directement au tégument. Il n'y a qu'un tissu nourricier *(fig. 841, B, C, D)*; 2° l'embryon reste petit, le sac grossit peu à peu et reste entouré par le nucelle, qui, accumulant des réserves, constitue une seconde enveloppe nourricière, le *périsperme*. La semence est dite alors doublement albuminée (Nymphéacées, Pipéracées, Zingibéracées) *(fig. 841, A)*.

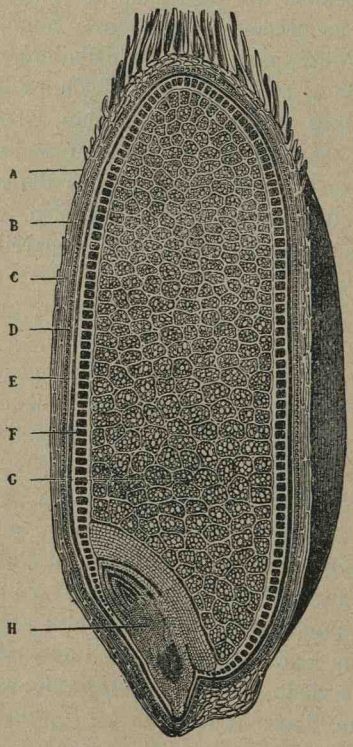


Fig. 840. — Caryopse du *Triticum vulgare* *A-E*, Péricarpe. *F*, première assise de l'albumen, couche à aleurone (gluten) *G*, (albumen) plein d'amidon. *H*, embryon dont on voit la plumule enveloppée dans la coléoptile et le scutellum appliqué contre l'albumen.

3° L'embryon en grossissant remplit tout le sac embryonnaire et fait disparaître l'albumen. Il n'y a pas de périsperme et le sac confine directement aux téguments. La semence est dite alors *exalbuminée (fig. 841 E* et *842 b)*.

Le tissu de l'albumen est très régulier; on n'y distingue aucune structure différenciée, point d'hy-

drocytes. Tout au plus peut-on y reconnaître parfois à la périphérie une zone de cellules protectrices, l'épithélium albumineux des céréales (Graminées, *fig. 840 F*).

Souvent les parois restent minces; très souvent aussi elles s'épaississent par des couches cellulosiques, hémicellulosiques, interrompues

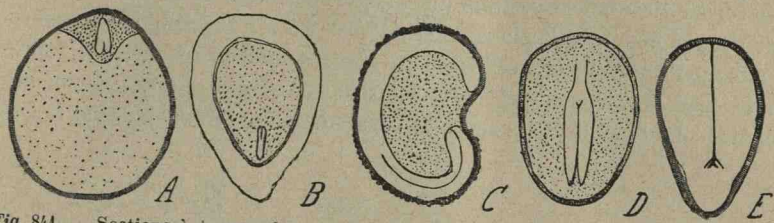


Fig. 841. — Sections à travers des semences de Dicotylédonées; *A. Piper* (périsperme); *B, Ribes* albumen (incl. embryon) et à petit embryon à tégument pulpeux; *C, Agrostemma*, embryon courbé autour de l'albumen; *D, Ricinus communis*, embryon médian entouré par l'albumen; *E*, l'embryon avec ses cotylédons entre lesquels on voit la plumule et la radicule remplir toute la semence.

par des pores plus ou moins nombreux *(Polygala Chamæbuxus, Oxalis)*, Dattier *(Phœnix dactylifera) (fig. 83)*. Chez le *Strychnos nucifera*, les

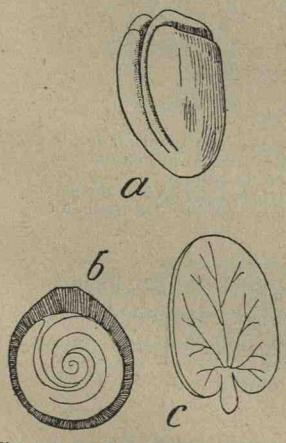


Fig. 842. — *Crambe maritima; a*, Cotylédons repliés et radicule courbée s'appliquant contre la marge des cotylédons; *b, Kœlreuteria* sp., embryon contourné, enroulé (circiné); *c, Ricinus communis*, les deux cotylédons nerviés, la radicule.

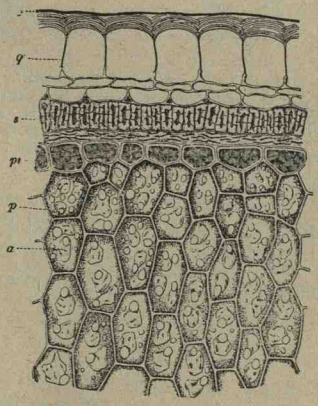


Fig. 843. — *Linum usitatissimum*, Section dans la semence : *c, q*, épiderme gélifié; *s*, scléréides; *pi*, cellules pigmentées : *p*, albumen à grain d'aleurone; *c-s, tégument.*
(Tschirch.)

épaississements sont en apparence dépourvus de pores, mais on y reconnaît des filets protoplasmiques nombreux, les plasmodesmes, qui traversent les membranes très épaisses.

Lorsque les membranes sont plus minces, les réserves hydrocarbonées ne sont plus cellulosiques. Dans chaque cellule se fait un dépôt abondant de globules de graisse ou d'amidon séparés seulement par le plasma desséché. Souvent aussi, lorsque l'albumen est huileux ou graisseux, l'albumine y est alors sous forme de grains d'aleurone, sorte d'albumine cristallisée enfermée dans une vacuole qui contient en outre souvent une réserve minérale, le globoïde *(fig. 35* et *843 p, a)*. Enfin, les semences à albumen charnu sont celles où la réserve hydro-carbonée est représentée par des sucres (glycose, sucrose, dextrines, etc.). Ces mêmes dépôts s'observent chez les semences exalbuminées. Ainsi, dans les Légu-

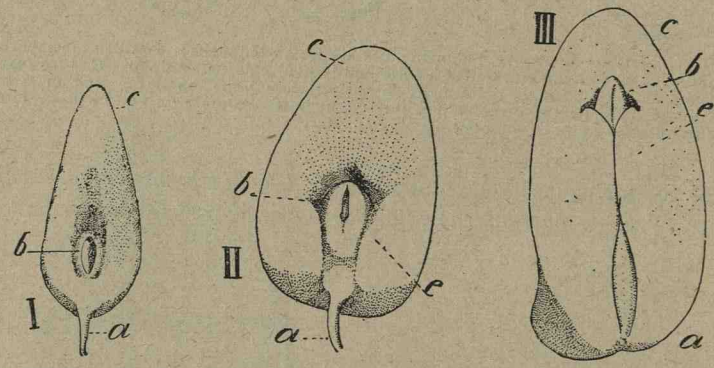


Fig. 843 *bis.* — *Zea Mays.* I, jeune embryon muni encore de son suspenseur *(a)*, le cotylédon *(c)* produit vers sa base une stipule circulaire (ligule) qui entoure la plumule encore rudimentaire; II, stade plus avancé, la stipule (coléoptile) s'élève en forme de cornet, tandis que la base du cotylédon devient *(e)* un peu engainante: III, stade plus avancé; *b*, coléoptile recouverte par les replis du cotylédon *e*.

mineuses *(Pisum, Phaseolus)*, on a à la fois dans les cotylédons, des parois épaissies, de l'amidon et de l'aleurone. Chez l'amandier, l'amidon est remplacé par l'huile. Chez d'autres, le sucre ou la dextrine se substituent à l'amidon.

Pendant que dans l'intérieur du sac se font ces transformations, les téguments s'organisent. Tantôt les deux téguments sont conservés, tantôt l'externe seulement persiste *(fig. 843, e, q, s)*.

On peut reconnaître les couches suivantes dans le tégument du *Lepidium sativum* en différenciation : le tégument externe comprend quatre couches tout d'abord différenciées; l'interne épaissit ses membranes, qui se sclérifient; les deux couches moyennes conservent leurs parois minces; l'externe agrandit beaucoup ses cellules et devient une assise à mucilage. Quant au tégument interne contre l'assise sclérifiée

il comprend également trois à quatre couches. Mais, pendant que l'embryon s'accroît, l'albumen est refoulé, ce qui comprime le tégument interne contre l'assise sclérifiée qui l'entoure. Par compression, il constitue une couche membraniforme qu'on retrouve comme un mince feuillet dans la semence adulte. Durant l'accroissement de l'embryon, tout l'albu-

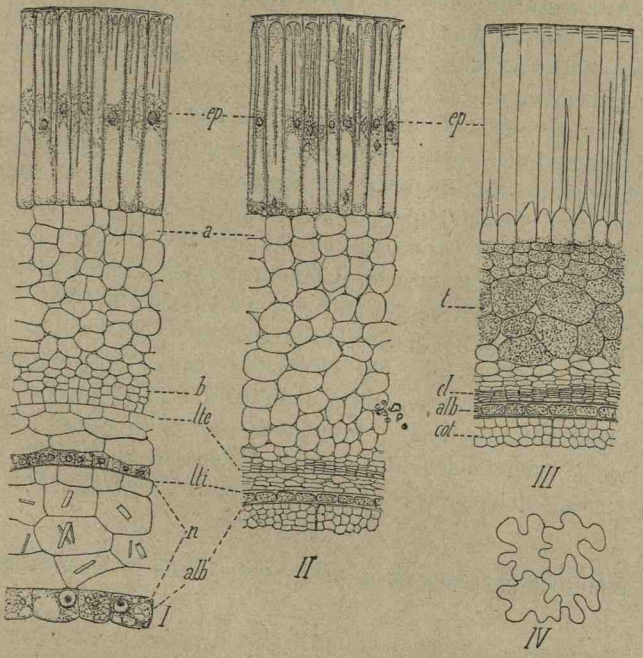


Fig. 844. — Formation du tégument de la graine chez l'*Hippophae rhamnoides* *I*, section transversale, dans la région moyenne d'une jeune graine ; *alb*, albumen : *n*. nucelle; *lti*, limite interne du tégument interne de l'ovule; *lte*, limite externe de ce tégument; *b*. cloisonnement de l'assise épidermique interne du tégument externe; *a*, cloisonnement de l'assise sous-épidermique externe; *ep*, épiderme ; *II*, un mois et demi plus tard; *III*, le tégument de la graine mûre; *t*, cellules tanifères; *cl*, couche lamelleuse provenant de l'écrasement du tégument interne et des parties voisines du tégument externe.
(D'après SERVETTAZ.)

men disparaît excepté l'assise la plus externe, qui devient une assise protéique, c'est-à-dire une assise de cellules bourrées de substances azotées et contenant des ferments digestifs.

Chez les plantes Gamopétales dont les ovules n'ont qu'un tégument, deux cas principaux peuvent se présenter : La semence est nue, c'est-à-dire qu'elle est expulsée du fruit à la maturation; ou bien elle reste enfermée dans un achaine qui la protège. On sait que chez ces plantes Gamopétales le nucelle est plus petit ; de bonne heure, on distingue

dans l'unique tégument qui l'entoure une différenciation en une zone interne et une zone externe (Borraginées, Composées). L'interne est vidée par l'action de cellules digestives qui se sont différenciées au contact du sac embryonnaire et aux dépens de l'assise du tégument. Ce parenchyme de la zone interne se résorbe peu à peu en direction centrifuge. A la maturité, le tégument séminal est donc exclusivement formé par la zone externe du tégument. Mais il ne s'y forme pas d'assises sclérifiées. Cela s'accorde avec le fait que la semence reste enfermée dans un tissu protecteur de l'achaine.

Beaucoup de semences ont sur leur tégument une cuticule excessivement résistante qui s'oppose complètement aux échanges gazeux quand la semence est desséchée; même les téguments relativement minces des pois et des haricots sont imperméables dans ces conditions. Pour que ces enveloppes deviennent perméables, il faut qu'elles gonflent dans l'eau.

Chez le *Lamium purpureum*, le tégument séminal de la graine même est réduit au plus haut degré, puisqu'il n'est formé que par l'épiderme du tégument ovulaire. Ici encore le rôle protecteur est dévolu à la paroi de l'achaine. Mais tel n'est pas toujours le cas. Il arrive *(Centaurea Jacea)* que l'épiderme du tégument ovulaire allonge ses cellules en palissades sclérifiées qui, venant s'appliquer contre les assises également sclérifiées de l'achaine à petites cellules, établissent un système inhomogène dont les tensions variées pourront faciliter la germination.

Effets morphogènes de la pollinisation et de la fécondation.

La fécondation n'a pas pour seul effet d'exciter à un développement particulier. Le pistil tout entier subit cette influence. Le ou les carpelles gonflent, s'accroissent et se métamorphosent en modifiant leur anatomie, s'organisent en fruits qui varient d'espèce à espèce, parfois de genre à genre, de famille à famille. Le fruit proprement dit, c'est le pistil après la fécondation.



Fig. 845. — Baie de l'*Atropa Belladona.*

Parfois ce sont d'autres pièces florales qui subissent également l'influence de la fécondation. On appelle ces pièces accessoires *induvies*. Le réceptacle floral dans les fraises *(Fragaria)* devient charnu et comestible. Le périgone, chez les Nyctaginées, forme un appareil nommé anthocarpe; le périgone devient charnu chez les *Morus*, le calice vésiculeux chez le *Physalis alkekengi*, il s'accroît, et se couvre de crochets

chez l'*Agrimonia Eupatoria*. Parfois c'est l'involucre qui prend un nouvel accroissement comme celui de quelques Composées (*Xanthium*). Le pédicelle floral dans les *Anacardium* ou l'axe de l'inflorescence comme dans les *Hovenia*, les Figues (*Ficus Carica*), la bractée de l'inflorescence chez les *Tilia*, les rameaux stériles de l'inflorescence, comme chez le *Rhus Cotinus*, sont tout autant d'induvies. Parfois le pédoncule se lignifie pour porter le fruit lourd. On verra plus loin les accroissements et courbures que subissent les tiges fructifères ou les pédicelles avant la dissémination.

Si l'on ajoute à ces actions positives celles où l'activité de la plante est totalement arrêtée, modifiée, lorsque s'est faite la fécondation (*Bambusa*, Palmiers, etc.), on conviendra que la plante tout entière est parfois

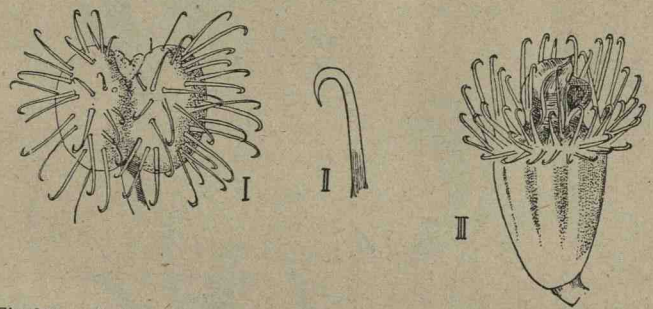


Fig. 846. — *Galium rotundifolium*. Diachaine couvert de crochets; II, l'un des crochets plus fortement grossi; III, *Agrimonia Eupatoria*. calice accrescent (induvie) qui porte vers le haut du tube des crochets tout autour des sépales.

influencée par ce phénomène de la fécondation. Ainsi, certains bambous du Bengale et de la Birmanie, quoique plantes vivaces, se dessèchent sur de grandes étendues immédiatement après la fructification; l'*Agave americana* voit ses grandes feuilles se flétrir après la fécondation. Le magnifique Palmier *Corypha* ne fleurit qu'une fois, puis meurt.

A ce propos, il ne sera pas inutile de faire remarquer que ces morphoses induites ordinairement par la pollinisation, la germination du tube pollinique dans le stigmate ou le style, l'action de l'ovule en croissance sur les appareils ovariens et les caractères sexuels secondaires, ne sont pas des développements nécessairement liés à la fécondation proprement dite, c'est-à-dire l'excitation au développement produite par amphimixie. On connaît beaucoup de fruits de plantes cultivées qui se développent actuellement sans semences (variétés de Pommes, *Pirus Malus*), Poires (*Pirus communis*), de raisin (*Vitis vinifera*), de banane (*Musa sapientium*), figue (*Ficus Carica*). Ces parthénocarpes n'ont plus besoin de l'action du pollen ou si celui-ci est encore nécessaire pour stimuler au

parfait développement du fruit, il n'effectue cependant aucune fécondation; il a seulement une action morphogène. En outre, la nécessité du développement des semences qui retentit sur le fruit en l'induisant à se développer n'existe plus. Cependant, les loges qui portent les semences (pommes) sont les plus grosses; les fruits parthénocarpes sont plus petits que les fruits à semences. Il y a donc lieu, ici aussi, de séparer le

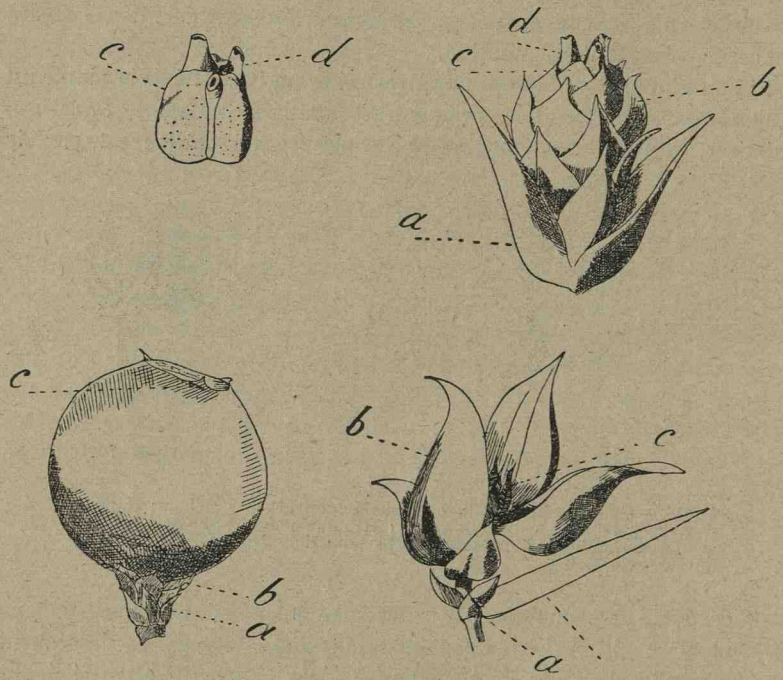


Fig. 847. — ***Juniperus communis***. Trois bractées qui alternent avec les ovules dressés *d*, *B*, Sommet d'un axe femelle; *a*, feuilles de la base: *b*, écailles bractées moyennes; *c*, dernières bractées: *d*, ovules. *C*, baie issue de l'axe précédent par développement excessif des bractées *c*, les autres sont restées rudimentaires, *D*. ici il n'y a pas eu de fécondation et ce sont des bractées inférieures qui se sont développées.

fait d'excitation au développement exercé sur l'ovaire de celui d'amphimixie suivie de la production d'un embryon.

D'ailleurs, même chez des plantes qui normalement ne développent leur ovaire que sous l'effet de la pollinisation, l'arrivée de pollen étranger, lorsqu'il germe sur le stigmate et pousse un tube pollinique jusque dans la cavité ovarienne, provoque un commencement de carpogénèse même si ce pollen n'a aucune action fécondante. Ainsi dans l'*Orchis mascula* traité par le pollen de *Cypripedium*; l'*Orchis Morio*, traité par le pollen de *Fritillaria*, etc. Même l'action de larves parasites qui se développent

dans l'ovaire de certaines plantes peut avoir un effet carpogène. Le fruit qui se développe est alors en quelque sorte une galle. Ainsi dans la figue, le *Liparis latifolia*, les *Calanthe* ; enfin une blessure en dehors de toute fécondation suffit parfois pour inciter l'ovaire des Courges à se développer partiellement.

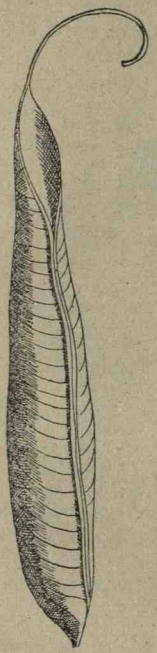


Fig. 848. — *Aquilegia vulgaris.* Follicule ouvert à son sommet.

Chez beaucoup d'Orchidées tropicales à longue floraison, la présence des pollinies sur les stigmates a pour effet rapide le gonflement de la colonne gynostemium et le flétrissement des enveloppes florales. Cette action peut être remplacée par celle d'une substance chimique extraite des pollinies qui résiste à la température de 100° et paraît, par conséquent, ne pas être de la nature d'un ferment. D'ailleurs, une simple blessure des stigmates suffit parfois pour produire le même effet à distance: une irritation faite sur le stigmate par un corps chimique est transmise à un appareil même distant comme l'enveloppe florale ou le *gynostemium*.

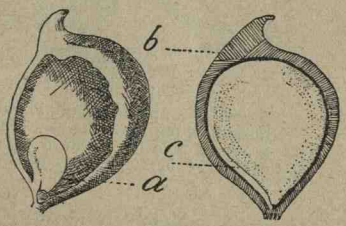


Fig. 849. — *Ranunculus acris.* Jeune achaine, c'est-à-dire carpelle à ovule anatrope unique (*a*); on a coupé une partie de la paroi pour montrer la cavité ovarienne; à droite, l'ovule est devenu semence; cette dernière remplit toute la cavité entourée par le péricarpe (*b*); *c*, funicule de la semence.

On voit par ces exemples que la morphogénèse du fruit et des induvies est induite par des causes variées, mais qui, mieux étudiées, rentreront sans doute dans une catégorie de chimiomorphoses bien définies.

Fruits.

On peut faire une première distinction entre les fruits secs et les fruits charnus. Le *péricarpe* est l'ensemble des enveloppes du fruit. On y distingue une zone externe appelée *épicarpe*, une zone moyenne nommée *mésocarpe* et une zone interne, l'*endocarpe*. Ces termes désignent bien plus des régions anatomiques différentes du péricarpe que de véritables régions topographiques bien délimitées.

Les fruits *bacciens* sont ceux dont tout le péricarpe est charnu; leurs cellules se sont multipliées, ont grossi; elles sont remplies d'un suc plus ou moins sucré ou acide (groseilles, *Ribes*, *Atropa*) *(fig. 845* et *847)*.

Les fruits *drupacés* sont ceux dont le mésocarpe est charnu et où

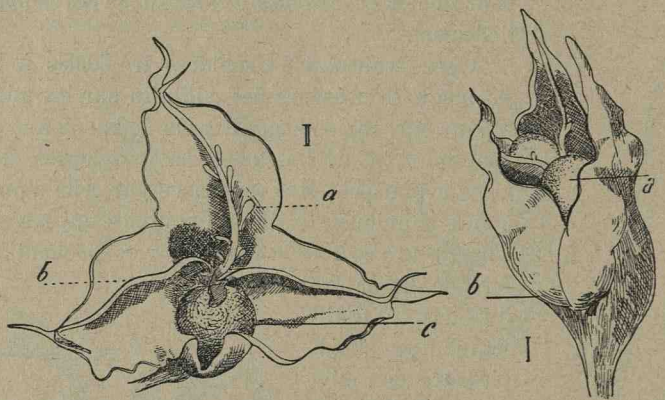


Fig. 850. — Capsule loculicide du *Crocus vernus*. I, vue de côté; *b*, valves bosselées par les semences *a*. II, vue du sommet de la capsule déhiscente à déhiscence loculicide à valves étalées: *a*, ovules non développés en semences; *b*, cloisons brisées de la capsule; *c*, semence mûre.

l'endocarpe scléreux constitue ce qu'on appelle un noyau (cerises, prunes, abricots).

Les fruits *secs* sont ceux dont le péricarpe s'est desséché après avoir subi sa différenciation.



Fig. 851. — *a*, Déhiscence septifrage; *b*, loculicide: *c*, septicide.

Chez ces derniers, il faut séparer les fruits *déhiscents*, c'est-à-dire ceux qui s'ouvrent pour laisser sortir les semences lorsqu'elles sont mûres, de ceux qui sont *indéhiscents*, c'est-à-dire dans lesquels la ou les semences sont enfermées jusqu'au moment de la germination.

1° En effet, le *follicule (fig. 698)* est un carpelle isolé s'ouvrant à la maturité (expl. *Helleborus)*. Cette déhiscence s'effectue grâce aux différentes tensions de la face externe et de la face interne; l'endocarpe y est généralement fibreux, tandis que l'épicarpe est plus parenchymateux. Par conséquent, la dessiccation produit un rétrécissement plus grand à l'extérieur qu'à l'intérieur; de là le reploiement de la feuille carpellaire.

2° Le *légume* est, comme le follicule, constitué par un seul carpelle

qui se dessèche, mais sa déhiscence se fait à la fois par la suture et par la nervure dorsale (Légumineuses) *(fig. 869)*.

3° L'*achaine* est également un carpelle isolé, mais indéhiscent et ordinairement à une semence libre *(fig. 849)*.

4° Le *caryopse* est une sorte d'achaine, mais la semence unique n'y est pas libre ; elle adhère intimement au péricarpe sur lequel elle se moule (Graminées) *(fig. 840)*.

5° Dans la *drupe*, nous avons l'analogue du follicule ou de l'achaine, mais l'endocarpe est ligneux et le mésocarpe charnu. Ex. *Amygdalus* (amandes vertes), *Persica* (pêches).

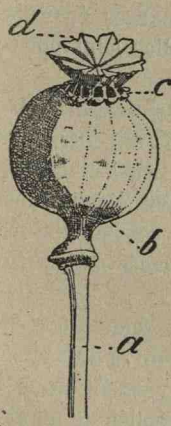


Fig. 852. — *Papaver somniferum.* Capsule poricide : *a*, pédicelle ; *b*, base de la capsule ; *c*, pores ; *d*, stigmates disposés en étoile.

Chez les fruits syncarpés on peut faire une semblable distinction. Les *capsules* sont des fruits secs pluricarpellés uniloculaires ou pluriloculaires, déhiscents. Souvent la déhiscence se fait par des fentes qui correspondent à la ligne médiane dorsale de chaque carpelle ; la loge est alors ouverte *(capsules loculicides fig. 850)*.

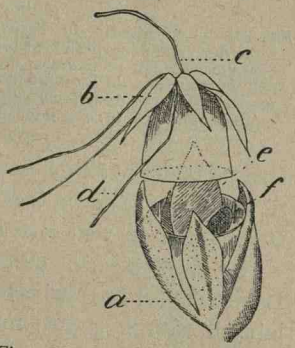


Fig. 853. — *Plantago media.* Pyxide accompagnée de l'enveloppe florale devenue scarieuse ; *a*, calice ; *b*, sommet de la corolle : *d*, filets des étamines : *e*, paroi de séparation des deux loges ; *f*, semences.

Souvent les carpelles tendent à se séparer ; lorsqu'il s'agit d'une capsule uniloculaire *(Viola)*, chaque carpelle se détachant de haut en bas, il se fait une déhiscence *valvaire*. Elle est dite *septicide* lorsque dans une capsule pluriloculaire, les carpelles tendent à se détacher les uns des autres *(Colchicum)* ; *septifrage* lorsque les parois des loges sont découpées et séparées du dos des carpelles (ex. *851*, *851 a* et *c*), *poricides* lorsque dans la capsule se font des trous par lesquels les semences pourront sortir *(Papaver)*. La *pyxide* est une capsule qui s'ouvre circulairement, par conséquent perpendiculairement à la direction des carpelles *(Anagallis, Nicotiana, Lecythis, Marcgravia, Plantago) (fig. 853)*.

Certains fruits secs sont divisés par ce qu'on appelle une fausse cloison. Ainsi la silique et la silicule des Crucifères *(fig. 854)*. Ici les carpelles sont, au début, séparés par un placentaire charnu, dont la valeur morphologique est encore problématique, mais qui très proba-

blement représente un carpelle fertile. C'est sur ces deux placentaires étroits que sont situés ovules et puis semence. Or dès le début, il se produit, réunissant ces deux placentaires, un tissu qui divise le fruit en deux loges. A la maturité, les carpelles stériles se détachent de bas en haut et restent suspendus comme deux valves, tandis que la fausse cloison persiste, flanquée de deux marges épaissies, sur lesquelles sont portées les semences.

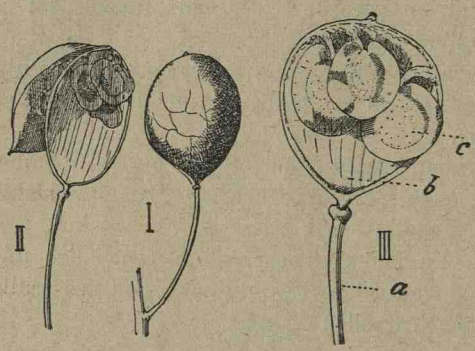


Fig. 854. — I, Silicule du *Vesicaria utriculata;* II, l'une des valves (carpelle) est tombée, l'autre est encore attachée par le sommet; on voit la fausse cloison au pourtour de laquelle sont attachées les semences: III, vue de la fausse cloison qui fonctionne comme étendard (*b*); *c*, semences ailées; *a*, pédicelle.

Cette disposition constitue un appareil sur lequel le vent a prise et qui, secoué, revient élastiquement à sa première position, ce qui ordinairement projette les semences mûres. Si, en outre, ces dernières sont bordées par une aile formée par le tégument, l'effet du vent sera encore facilité *(fig. 854)*.

On dit également qu'il y a fausse cloison lorsque, comme chez les Labiées et les Borraginacées, de deux carpelles unis en un ovaire biloculaire il résulte quatre nucules. L'histoire du développement nous en donne l'explication. Les deux carpelles du début sont repliés de manière à constituer un ovaire biloculaire avec deux ovules dans chaque loge. Or, avant même que le sommet du pistil ne soit fermé, on voit que vis-à-vis de chaque ovule, le dos de chaque carpelle s'exagère en une gibbosité qui proémine de plus en plus. C'est dans ces gibbosités que se glissent les ovules. Finalement l'ovaire paraît quadruple et le style n'est plus terminal; il est dit *gynobasique*. Chaque gibbosité n'est plus attachée aux carpelles primitifs, qui se sont peu accrus, que par une anastomose étroite; les nucules mûrs se détachent séparément et simulent autant d'achaines; alors ces nucules sont au fond du calice persistant comme dans une capsule, d'où ils sont projetés au dehors lorsque la plante est secouée *(fig. 855)*.

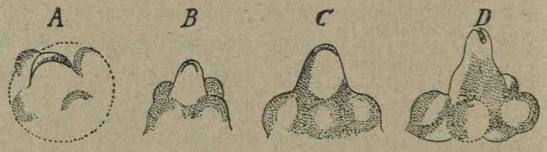


Fig. 855. — Origine des nucules dans le *Cynoglossum officinale*. *A*, vue de sommet, les carpelles ont encore leur sommet béant, mais on voit déjà les quatre gibbosités qui vont se former devant les ovules; *B*, vue de côté; *C*, stade plus avancé: *D*, encore plus âgé; le style commence à devenir gynobasique.

Les fruits *lomentacés* sont des légumes ou des siliques, qui ont produit des articles superposés, et qui, finalement, se désarticulent en

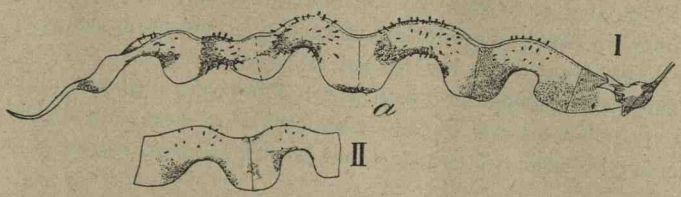


Fig. 856. — I, *Hippocrepis comosa*, légume sinueux, lomentacé: on voit qu'à chaque étranglement correspond une semence ; *a*, ligne de rupture transversale ; II, deux articles séparés.

pseudoachaines superposés *(fig. 856)*, *Hippocrepis*, *Hedysarum*, etc.

Les *baies* sont des fruits pluricarpellés unis ou pluriloculaires, dont le péricarpe est devenu charnu. En général, les loges sont restées petites, les semences sont alors comme plongées dans une pulpe. (Tomates, groseilles, courges et melons, etc.).

Dans les *piroïdes*, nous avons des fruits drupacés à plusieurs carpelles qui dérivent des baies. Mais ici, autour de chaque loge, le péricarpe devient papyracé (pomme, poire) ou scléreux *(Sorbus, Cratægus)*; alors il y a dans ce fruit charnu plusieurs noyaux. Chez les poires sauvages, les sclérites (groupes de cellules piereuses) sont isolées ou réunies en une masse ligneuse.



Fig. 857. — Capsule en déhiscence de l'*Epilobium angustifolium*.

Les *hespéridies* doivent leurs pulpes au fait que de la surface de l'endocarpe qui tapisse le pourtour des loges, naissent des poils pluricellulaires juteux, qui remplissent les cavités des fruits pluriloculaires. Par leur mutuelle pression, ces poils forment le tissu grossièrement cloisonné qui remplit chaque loge (quartier de l'orange) *(Citrus vulgaris, C. Bigaradia, C. Aurantium)*.

Dissémination (Semences et fruits).

Il faut tout d'abord remarquer qu'en général, les semences des fruits indéhiscents n'ont qu'un tégument mince, papyracé ou plus mince encore (cerise, amande, etc.) ; les semences des fruits déhiscents au contraire

sont entourés le plus souvent par un tégument solide. Il est évident que, dans les deux cas, le contenu de la semence est protégé. Il est assez rare que le tégument de la semence soit charnu ou demi-charnu *(Magnolia, Evonymus)*; alors la graine prend une vive coloration rouge qui lui donne l'apparence d'une baie et qui attire les oiseaux.

Tantôt les semences sont petites et nombreuses, elles sont alors facilement transportées par le vent. Les Orchidées, beaucoup d'Ericacées, Pirolacées, le *Parnassia palustris*, ont des semences excessivement petites et légères.

Parfois une partie du tégument de ces semences est vésiculeuse et remplie d'air, ce qui allège encore ces graines scrobiformes *(Parnassia, Gentiana)*. Il en est de si légères que 100.000 semences pèsent à peine 0,4 gr. (*Pirola uniflora*, Orchidées); dans le *Parnassia palustris* chaque semence pèse à peine 0,00003 gr. Souvent elles ont une aigrette de poils ou une houppe qui les rendent plus légères et offrent au vent une prise plus grande *(Salix, Myricaria, Epilobium*, Apocynacées et Asclépiadacées, Bombacées, etc.) *(fig. 857, 858)*.



Fig. 858. — A, Semence du *Myricaria germanica; B*, capsule déhiscente hors de laquelle le foisonnement des poils soulève les semences que le vent va emporter.

Chez les *Salix*, le grand développement des poils fait sortir les semences hors de la capsule. Chez les *Epilobium*, les extrémités des poils restent adhérentes aux valves du fruit, qui en divergeant les distendent et suspendent les semences dans l'intervalle; il se forme ainsi une espèce de toile d'araignée. Le vent peut alors facilement les emporter *(fig. 857)*.

Chez les Apocynacées et chez les Asclépiadacées, il y a des poils qui prennent leur origine tout autour du micropyle; parfois, comme chez les *Strophanthus*, la semence se prolonge en une longue arête qui porte au sommet la touffe de poils. Les Bombacées ont de gros fruits capsulaires hors desquels sortent à la maturité des semences nues entourées par une laine abondante. Ces poils n'appartiennent pas à la semence, mais se détachent de la paroi interne du péricarpe et soulèvent les semences. Celles du *Myricaria germanica* sont prolongées en un bec garni de poils étalés, dont le développement pousse aussi les semences supérieures hors de la capsule *(fig. 858)*.

Parfois les semences sont ailées, c'est-à-dire que leur tégument se développe en une aile mince à cellules remplies d'air, laquelle tout en allégeant la semence fonctionne aussi comme appareil de vol. Ainsi les

semences de beaucoup de Conifères; on appelle ces semences ailées *samaroïdes* par analogie avec les fruits secs nommés samares *(fig. 859, 854)*.

Chez les Angiospermes, les semences ailées sont communes *(fig. 854) (Vesicaria utriculata)*. Les fruits ligneux qui restent suspendus aux arbres en produisent souvent; ainsi dans le *Xylomelum pyriforme* d'Australie, dont le fruit est à la maturité une capsule à deux grosses valves ligneuses ; les Bignoniacées avec leurs deux séries de semences à grandes ailes blanches qui les font ressembler à des papillons *(fig. 859) (Pithecoctenium)* ont de longues capsules en forme de haricots qui atteignent parfois un mètre de longeur *(Oroxylum indicum)* et qui, persistant sur les arbres ou lianes, ne s'ouvrent que successivement, laissant au vent le transport des *anémospores*.

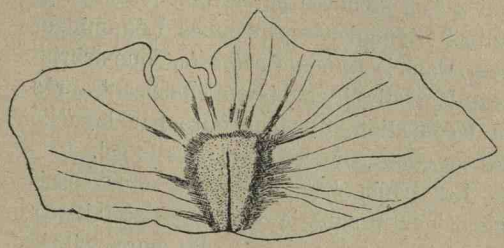
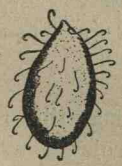


Fig. 859. — Semence ailée du *Pithecoctenium echinatum*.

Les semences *glochidiées* s'accrochent aux animaux qui passent; ce sont en général de petites semences couvertes de poils ou d'émergences crochues *(Polygala glochidiata)*. Cette catégorie n'est représentée que par peu d'espèces, car ordinairement ce sont les fruits qui portent les crochets *(fig. 860)*.

Les fruits présentent tout autant de dispositions biologiques curieuses si ce n'est plus. Remarquons tout d'abord les mouvements qu'ils exécutent pendant leurs nasties de maturation.



Fig, 860. — *Polygala glochidiata* Semence à émergences glochidiées.

Les pédicelles floraux, qui sont souvent penchés pendant l'anthèse, se relèvent et portent la capsule vers le ciel; souvent aussi ils s'allongent beaucoup après la fécondation et deviennent ainsi plus accessibles au vent *(Lilium Martagon, Pirola uniflora, Papaver)*. Ils constituent alors des supports fermes et élastiques, qui fonctionnent comme ressorts *(fig. 862)*.

Si alors, sous la poussée du vent ou d'une autre cause mécanique, ils sont écartés de leur position, ils y reviennent élastiquement avec force. Dans ces conditions, les semences, secouées dans les capsules ou les follicules, sont projetées à une distance assez grande *(fig. 852)*.

Chez plusieurs plantes de rochers, les pédicelles floraux deviennent

négativement héliotropiques et, se courbant vers la fente sombre d'une roche, y vont déposer les semences *(Linaria Cymbalaria, Poterium ancistroides, Fumaria corymbosa) (fig. 461)*.

D'autres fois, au contraire, par exemple chez beaucoup d'arbres, ils se courbent vers le sol de manière à suspendre les capsules qui seront secouées par le vent *(Catalpa* et autres Bignoniacées, quelques Légumineuses). Dans le *Fumana vulgaris*, sous-arbrisseau, les pédicelles subissent également, après la fécondation, une courbure par laquelle les semences sont tournées vers le sol.

Les fruits des *Campanula* nous enseignent que lorsque la déhiscence se fait par des pores situés à la base de la capsule, le pédicelle au lieu de se relever se courbe de manière à placer la capsule verticalement, les orifices tournés vers le ciel; alors les petites semences sortiront successivement par les pores lorsque le vent secouera ces tiges (voir *fig. 861)*.

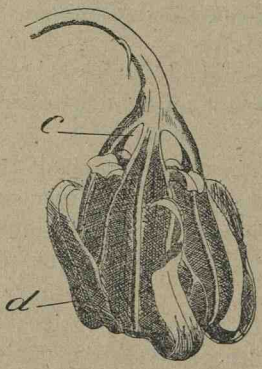


Fig. 861. — *Campanula Trachelium*. Capsule poricide à pédicelle géocline, ce qui tourne les pores vers le ciel (*c*); *d*, pièces du calice épigyne.

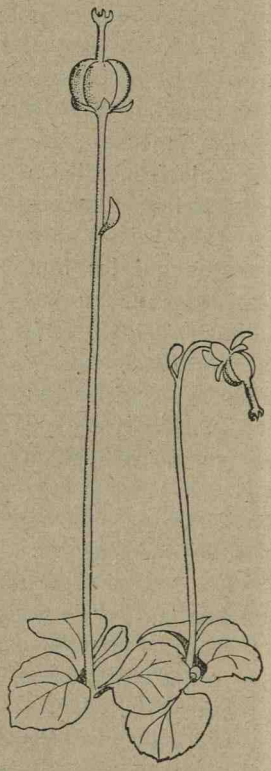


Fig. 862. — *Pirola uniflora;* à droite la fleur est fécondée, les pétales sont tombés, le pédicelle est encore penché; à gauche le pédicelle s'est allongé et dressé portant la capsule vers le ciel.

Chez plusieurs follicules, siliques et légumes, à la maturité, les valves se détachent élastiquement. Les semences sont projetées avec force à une distance qui peut atteindre un ou plusieurs mètres *(Ricinus communis)* Crucifères des bois *(Cardamine impatiens, Lathyrus vernus, Oxalis acetosella)*. L'exemple le plus frappant de ce mode de dissémination nous est fourni par l'*Impatiens noli tangere*, dont les valves du fruit encore vert se détachent et se courbent élastiquement en projetant les semences.

Chez les *samares*, nous avons des fruits ailés (diachaines), tantôt

tout autour, tantôt d'un seul côté. Parfois chaque carpelle se prolonge en aile (*disamare, trisamare*) (*fig. 863, 864*). Celles de nos arbres (*Fraxinus, Acer, Ulmus*), sont suspendues à des pédicelles plus ou moins longs qui leur donnent une grande mobilité. On remarque alors que ces

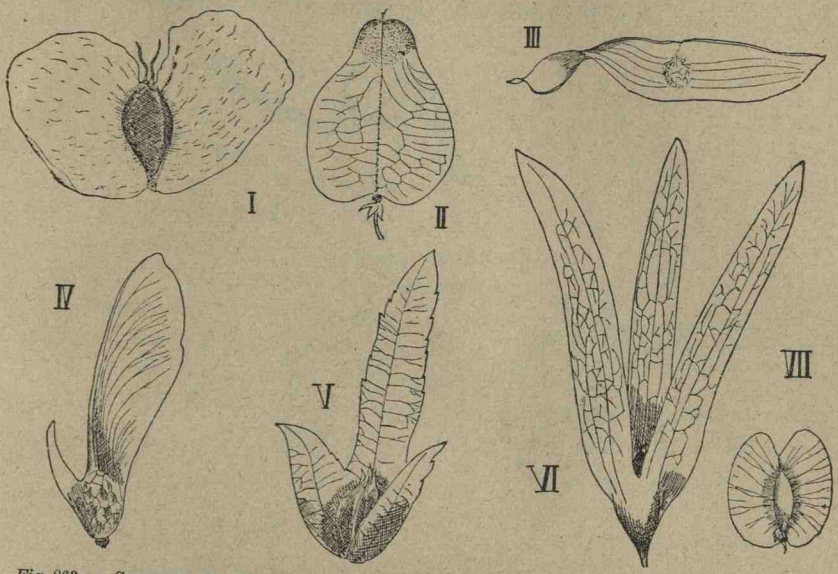


Fig. 863. — Samares et samaroïdes. I, Samare du *Betula alba*; II, Samare d'une Sapindacée *Serjania Laruotteana*; III, Samare de l'*Ailanthus glandulosa*; IV, Samare du *Securidaca Riviniana*; V, Cupule samaroïde au fond de laquelle il y a un achaine : *Carpinus Betulus*; VI, *Triplaris* sp. calice samaroïde; on voit au fond le petit achaine; VII, *Monnina Lorentziana*.

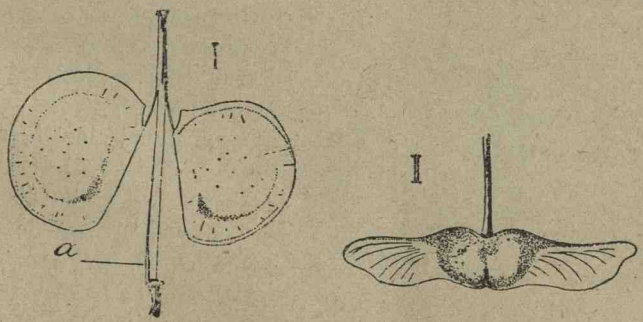


Fig. 864. — I, *Biscutella laevigata*. Crucifère à carpelles séparés de la fausse cloison et fonctionnant comme ailes; Disamare de l'*Acer campestre*.

pédicelles sont constitués comme autant de petits câbles (*fig. 864 II*).

Les dispositions qui facilitent la dissémination sont variées dans les

achaines. Chez les Renonculacées, les achaines peuvent être samaroïdes *(Anemone narcissiflora, Thalictrum aquilegifolium)*. Le vent peut également les emporter grâce aux appendices stylaires poilus et légers,

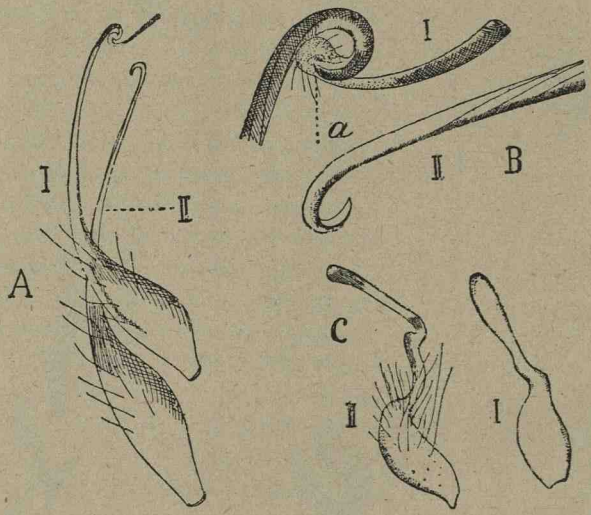


Fig. 865. — *Geum urbanum*. A, deux achaines terminés par un style genouillé, dont le sommet s'étant cassé donne naissance au crochet figure II: B, I, sommet du style durci ; on voit en pointillé la zone de rupture et en *a* le sommet du futur crochet ; B, II, sommet crochu ; C, jeune achaine I et II.

qui fonctionnent comme aigrettes *(Clematis, Anemone Pulsatilla)*. Ces achaines ont parfois un coude en crochet au milieu de leur prolongement stylaire, comme dans les *Geum* (Rosacées). Grâce à ce crochet le fruit adhère facilement à la plume ou au pelage des animaux, qui contribuent ainsi à sa dissémination *(fig. 865)*. On trouve également des fruits disséminés par ce procédé dans le *Galium rotundifolium*, *G. Aparine (fig. 846* et *bis)* et le *Sanicula europæa*. Ces dispositions ne se rencontrent guère que chez les plantes basses.

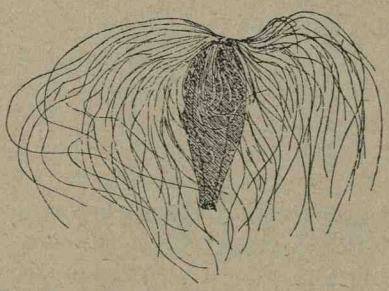


Fig. 866. — *Sonchus oleraceus*. Achaine terminé par une aigrette soyeuse qui soulève la semence au moindre coup de vent.

Les *induvies* peuvent ou remplacer les appareils de dispersion des fruits ou servir d'auxiliaires. Ainsi les achaines des *Agrimonia* restent

enfermés dans un calice qui porte sur sa périphérie de nombreuses émergences en forme de crochets. Ce sont ces calices caducs que les animaux transportent *(fig. 846, III)*.

Dans les *Tilia* (Tilleul), l'induvie consiste en une bractée qui fonctionne comme aile, allégeant le poids des fruits lourds et durs *(fig. 187)*.

Les oiseaux frugivores trouvent facilement les fruits colorés, les baies noires, rouges ou bleues dont ils mangent la pulpe. Tantôt ils se débarrassent des semences en se frottant le bec contre des écorces *(Viscum album)*, dans les fentes desquelles elles germent; tantôt les semences passent par leur canal digestif et sont déposées souvent en un lieu très éloigné de celui où les fruits ont été consommés. (Baies en général.)

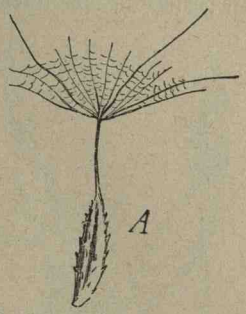


Fig. 867. — *Taraxacum officinale.* Achaine prolongé en bec, et terminé par une aigrette à rayons plumeux.

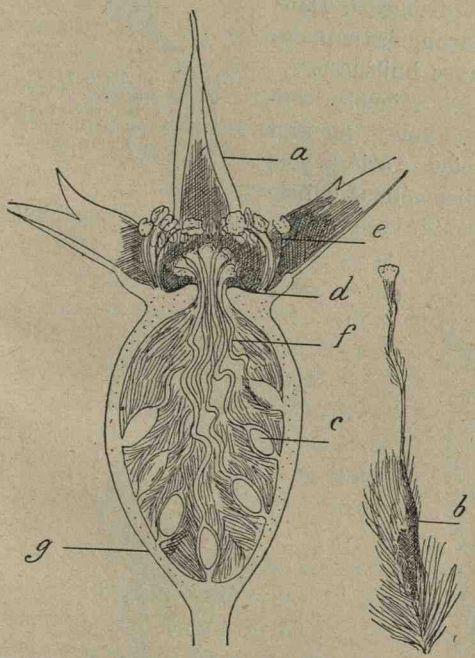


Fig. 868. — Section longitudinale dans le faux fruit d'un *Rosa*; *a*, sépales; *e*, étamines insérées sur le bord d'un disque annulaire, *d*, (axe creusé) qui entoure l'orifice de l'ascidie *g*; *c*, semence dans l'achaine dont le style sinueux va associer son stigmate dilaté à ceux des autres, ce qui ferme l'entrée de l'ascidie: cette fleur est du type à pollen par ses nombreuses étamines et les stigmates situés à même hauteur que les anthères; *b*, pistil poilu de la même plante.

Il en est de même de certaines *drupes* ou *drupéoles*. Mais les oiseaux et autres animaux frugivores sont tout aussi souvent attirés par des indivies charnues, comme dans les faux fruits du *Rosa (fig. 868)* où le calice (y compris le réceptacle floral) devient un tissu charnu et rouge enfermant des achaines à style très poilu, comme aussi dans le faux fruit du *Fragaria vesca* où les achaines nombreux à style gynobasique sont disposés sur un réceptacle charnu et sucré, ou comme dans le *Ficus Carica (fig. 788)* où l'inflorescence en forme de cupule ou d'urne à orifice

étroit, constitue le faux fruit charnu, enveloppant le strate fructifère qui en tapisse la face interne. Dans le *Morus alba* ou *M. nigra*, ce sont les pièces de l'enveloppe qui, en fermant l'achaine, ont grossi, se sont rapprochées en fausse baie rouge ou noire.

A ces exemples, on peut ajouter ceux des semences transportées par les fourmis ; ce sont généralement des semences munies d'un appendice d'origine variable, la caroncule ou l'arille et qui, de couleur brillante, attire l'attention. Ainsi celles de l'*Ulex europæus*, du *Viola odorata*, du *Chelidonium majus*, de *l'Asarum europæum*. Dans ces caroncules sont des réserves huileuses.



Fig. 869. — Légume déhiscent du *Lathyrus pratensis*; les deux moitiés du carpelle sont tordues et les semences sont disséminées.

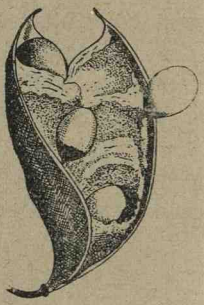


Fig. 870. — *Abrus precatorius.* Légume ouvert portant les semences visibles de loin grâce à leur couleur rouge et noir.

Ces exemples suffisent pour montrer combien variées sont les dispositions qui assurent la dispersion des fruits et des semences ; dissémination spontanée

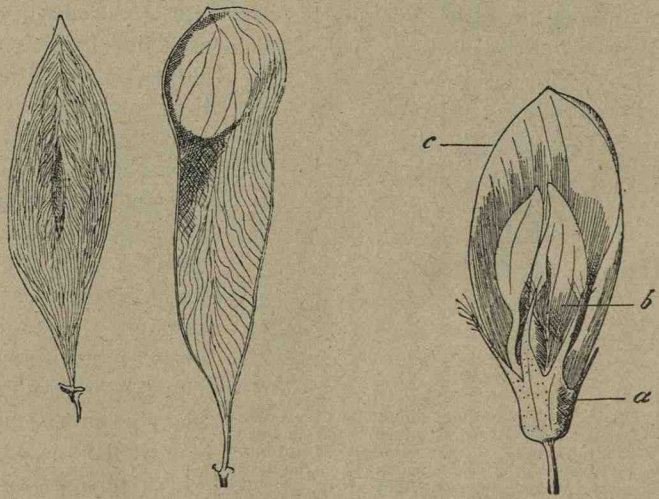


Fig. 871. — Légume samaroïde du *Peltophorum Vogelianum : II*, légume samaroïde du *Platypodium*, la semence est au sommet : *III*, *Trifolium badium*. le calice *a*, la corolle, ailes (*b*), et l'étendard *c*, fonctionnent comme appareils de vol : ils persistent tout en devenant scarieux.

par balistique, par le vent, par les animaux. Mais il convient de montrer par des exemples tirés d'une seule famille, qu'il s'agit, dans ces dispositions, de variations spécifiques et qui, le plus souvent, sont en relation étroite avec le mode de vie.

Ainsi, dans la grande famille des Légumineuses, la carpelle unique qui, ordinairement, se transforme en un légume du type *Pisum* (Pois) ou *Phaseolus* (Haricot) subit des variations excessivement importantes.

Dans le type ordinaire, les semences vertes ou colorées sont disposées sur les deux valves du fruit, qui, secouées par le vent ou une autre cause, laissent tomber à une certaine distance leurs lourdes semences. Cela arrive surtout chez les plantes de terrains découverts. Dans le *Lathyrus vernus* (Orobus) des forêts, il y a propulsion mécanique par une brusque déhiscence *(fig. 869)*. Dans l'*Abrus precatorius*, les semences à tégument corné d'un rouge très vif et muni d'une tache noire ressemblent à de petites baies. Les oiseaux qui s'y laissent tromper les abandonnent dès que leur méprise est reconnue (v. *fig. 870)*.

Dans les *Cassia*, les *Peltophorum*, etc., le fruit est souvent samaroïde *(fig. 871)*; il en est de même chez un grand nombre de Dalbergiées.

Le légume de l'*Entada polystachya*, Mimosacée des rivages tropicaux développe autour de chaque semence un tissu subéreux, comme le liège du *Quercus Suber (fig. 872)*. A la maturité, l'épicarpe s'exfolie et le mésocarpe subéreux se subdivise transversalement en articles quadrangulaires, renfermant chacun une semence. Cette disposition permet à ces semences de flotter sans être mouillées et de pouvoir aller germer sur d'autres rivages *(fig. 873)*.



Fig. 872. — *Entada polystachya*. Légume; *ep*, épicarpe; *en*, article d'endocarpe.

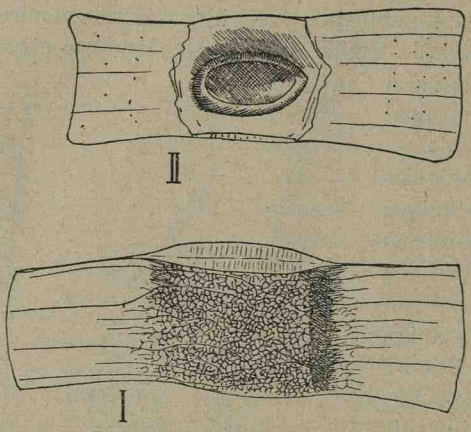


Fig. 873 — *Id.*, I, un des articles d'endocarpe du légume *fig.* 872, le tissu tubéreux enferme la semence II, position de la semence dans l'article ouvert.

Les carpelles des *Krameria* (genre aberrant des Césalpiniacées) s'arrondissent, deviennent de petites noix couvertes d'émergences terminées par des crochets en forme d'ancres, au moyen desquelles ils sont transportés par les animaux *(fig. 874)*.

Ceux des *Medicago* sont excessivement variés. Tantôt ils sont accompagnés de crochets ; ils s'enroulent en disques orbiculaires ou se tordent en spirale formant une sphère qui roule facilement ou qui est munie de crochets (v. *fig. 875)*.

Chez l'*Anthyllis vulneraria*, le carpelle reste inclus dans le calice lequel est renflé en outre pleine d'air et qui fonctionne comme ballon *(fig. 878, I)*. Mais c'est dans le genre *Trifolium* qu'on voit les plus grandes variations du fruit et de ses accessoires. L'achaine (légume réduit) reste enfermé dans le calice : tantôt celui-ci développe ses dents *(fig. 879)*, tantôt il devient vésiculeux *(fig. 880)*. Toutes ces petites vésicules restant sur le capitule, il en résulte une tête arrondie, légère, que le vent fait aisément rouler sur le sol. Chez le *Trifolium badium* et le *T. agrarium*, les pièces de la corolle persistent,

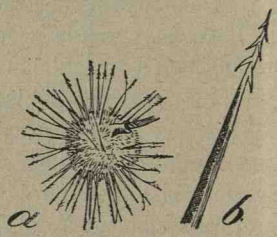


Fig. 874. — *Krameria Ixina*. *a*, légume réduit indéhiscent couvert de piquants, à crochets recourbés ; *b*, sommet de chaque piquant en hameçon.

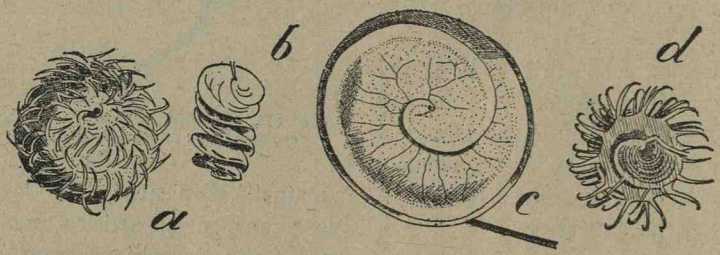


Fig. 875. — Légumes de *Medicago*. *a. Medicago echinus ; b, M turbinata ; c, M, orbicularis ; d, M. Gerardi.*

prennent une consistance scarieuse, brunissent et fonctionnent comme une aile de samare *(fig. 871, III)*.

Enfin dans le *T. subterraneum*, nous avons des pédoncules géoclines; la fécondation étant effectuée, le capitule tout entier est porté vers le sol et, finalement, plus ou moins enfoui.

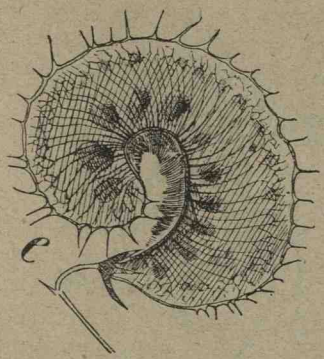


Fig. 876. — *e*, *Medicago radiata.*

On trouve la même disposition dans beaucoup de plantes dites géoclines et qui enfouissent leurs fruits *(Arachis hypogaea, Proboscidea lutea, Martynia montevidensis) (fig. 881)*.



Fig. 877. — *Medicago lupulina.*

Les gros légumes renflés en outres vésiculeuses du *Colutea arborescens*, persistent en hiver longtemps pendant la mauvaise saison sur la branche; les quelques petites semences qui étaient attachées à la suture dorsale du carpelle tombent au fond de cette outre naviculaire; pendant ce temps, le carpelle s'ouvre un peu vers le sommet par une fente assez étroite. C'est par cette dernière que, les légumes étant secoués, les

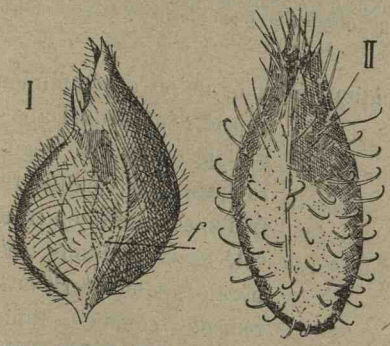


Fig. 878 — I, calice vésiculeux, ballon, de l'Anthyllis vulnéraire que le vent peut rouler sur le sol; *f*, le légume achaine vu à travres la paroi du calice renflé; II, calice renflé et couvert de crochets du *Myosotis sylvatica.*



Fig. 879. — *Trifolium arvense.* Calice (grossi) dont les dents sont très poilues et servent à la façon d'une aigrette; dans le calice renflé est le légume réduit (achaine).

semences sortent une à une lorsque le fruit revient élastiquement à sa position primitive (v. *fig. 882*).

Enfin les fruits de beaucoup de Légumineuses se désarticulent et deviennent ainsi plus transportables (v. *fig. 856*).

On pourrait multiplier à l'infini les exemples d'une étroite conformité des appareils avec leur mode de dissémination. C'est ce qu'on a communément appelé *adaptation*. Dans tous les appareils des végétaux, racines, tiges, feuilles, fleurs, fruits, semences, on trouve à côté de dispositions très générales qu'on décrit ordinairement comme typiques, d'autres qui frappent l'attention par leur étroite conformité au milieu ou au mode de dissémination ou à toute autre fonction physiologique ou biologique.



Fig. 880. — *Trifolium fragiferum*. Ensemble des calices vésiculeux, en petits ballons à parois percées à jour.

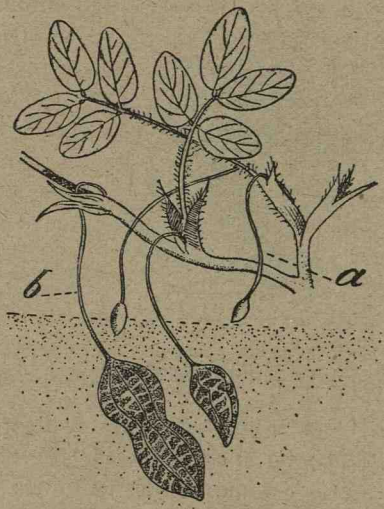


Fig. 881. — *Arachis hypogaea*. Légumes indéhiscents mono et dispermes qui s'enfouissent dans le sol ; *a*, pédicelles géoclines qui dirigent les jeunes fruits ; *b*, état plus avancé.

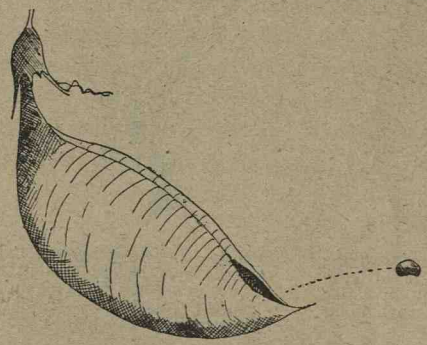


Fig. 882. — *Colutea arborescens*, légume renflé en outre vésiculeuse au fond de laquelle sont les semences ; secouées par le vent dans cette bourse, les semences finissent par sortir par l'orifice ménagé au sommet du légume.

Germination.

Le moment de la dissémination étant arrivé, il se peut que les semences soient capables de germer immédiatement; mais le plus souvent elles doivent passer par une période dite de repos pendant laquelle se font sans doute des procès chimiques qui, pour n'être pas liés à un échange de matière appréciable, nécessitent cependant un temps prolongé (oxydations, changements d'état colloïdal par la dessiccation ou par le gel, etc.). De cette période préparatoire, nous ne savons pas grand'chose sinon qu'elle est nécessaire pour amener beaucoup de semences à la capacité de germination. Cette période étant atteinte, elle varie excessivement selon les végétaux. Il faut, pour que la germination commence, l'action de l'eau qui produit le gonflement et permet la solubilisation des matières qui agissent comme catalysateurs et sous l'influence desquelles les proferments passent à l'état de ferments actifs. En général, même si les semences contiennent des ferments à l'état actif, leur quantité augmente rapidement avec la germination jusqu'à un optimum pour diminuer ensuite.

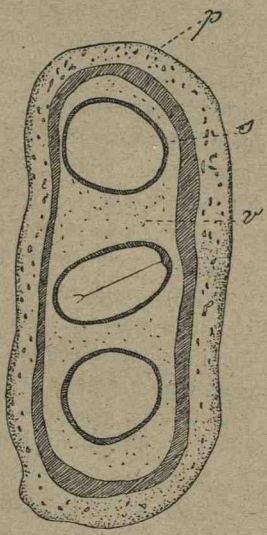


Fig. 883. — Légume indéhiscent de l'*Hymenaea stilbocarpa*. *p*, péricarpe subéreux dur comme du bois; *v*, endocarpe médulleux dans lequel sont incluses les semences à tégument solide *s*.

L'ovule fécondé se développe en semence; au cours de cette évolution de grands changements morphologiques s'opèrent. Des réserves s'accumulent dans les nouveaux tissus, albumen ou embryon, périsperme, etc.. on dit que la semence est mûre quand elle peut germer. Ce moment est arrivé quand les procès de synthèse sont si affaiblis qu'ils ne l'emportent plus sur les phénomènes d'hydrolyse. Il arrive un moment où les procès chimiques sont en équilibre. Cela est réalisé tout d'abord par l'accumulation des réserves qui arrêtent l'apport et la synthèse et qui permettent également la constitution définitive des enveloppes séminales. Celles-ci isolent les semences qui se détachent du fruit ou se libèrent plus ou moins de ce dernier en suspendant la communication avec ses éléments conducteurs. D'ailleurs le plus souvent le fruit lui-même s'étant détaché de la plante l'apport de nourriture cesse à moins que pour un

temps encore le fruit ne fournisse des réserves. Mais même avant que celles-ci ne soient épuisées, la semence est déjà constituée et physiologiquement isolée.

Il y a d'ailleurs une très grande diversité et on n'a jusqu'à présent aucune règle un peu générale.

La plupart des semences ou des fruits qui en ont pris la fonction passent par un temps de repos. Ces semences entourées par un tégument différencié peuvent se dessécher complètement. Elles passent alors par l'état de vie ralentie pendant lequel on ne constate aucune relation avec le milieu ambiant. Même la respiration est arrêtée. Ces appareils sont comme des machines intactes au repos. On peut, lorsque ces semences ou les spores ou tout autre appareil qui fonctionne comme disséminateur sont suffisamment desséchés, pousser la dessiccation excessivement loin, en les faisant séjourner au-dessus d'un corps déshydratant comme l'acide sulfurique anhydre, le chlorure de calcium, etc., sans leur enlever la puissance de vie. (Spores de Bactéries, de Myxomycètes, thalles de certaines Muscinées, tiges et feuilles du *Selaginella lepidophylla*, plusieurs Fougères, etc., semences.) On peut même les stériliser par la chaleur sèche (100-150°, semences). Le pouvoir de germer persiste ainsi parfois fort longtemps dans les organes desséchés lentement.

On a même pris la précaution de perforer le tégument séminal pour faciliter la dessiccation dans le vide à 45° C et en présence de la baryte caustique. Maintenues pendant deux ans dans un air excessivement raréfié, des semences n'ont pas perdu leur vitalité.

On a même constaté à partir de plantes d'herbier, d'âge connu, que des semences au repos depuis plus de 80 ans peuvent encore germer (*Cassia*, 87, *Cytisus*, 84, *Trifolium*, 68, *Lavatera*, 64, etc.). Mais d'autres semences ne conservent leur pouvoir de germination que fort peu de temps (*Salix sp.*).

En général, la germination est possible dans l'obscurité la plus complète. Certaines semences ne germent cependant qu'à la lumière. L'humidité est naturellement la condition indispensable. Quant à la température, son action a été décrite précédemment (v. p. 44).

La lumière a cependant un effet retardateur sur la germination de beaucoup de plantes (*Drosera*, *Delphinium*). Le froid hivernal est aussi une condition préalable favorable pour la germination au printemps de beaucoup de végétaux alpins.

La germination peut être courte ou lente. On entend par germination ou période de germination le temps pendant lequel l'embryon devenu plantule est encore dépendant des réserves accumulées dans l'albumen, le périsperme ou les cotylédons. Lorsque les réserves sont dans les cotylédons (Légumineuses), les ferments qui dissolvent l'amidon, les

grains d'aleurone, les graisses, etc., sont sécrétés dans les cotylédons mêmes, qui, sous leurs actions combinées, voient leurs réserves se dissoudre et émigrer vers les jeune organes.

Mais lorsqu'il y a un tissu nourricier distinct de l'embryon, ce sont généralement les cotylédons qui excrètent ces ferments et fonctionnent comme suçoirs. Parfois il se développe, à la surface du suçoir, un épithélium digestif formé de papilles, au contact desquelles les réserves sont hydrolysées. La sécrétion des diastases est alors parfois si considérable qu'on a utilisé industriellement comme source de ferment les semences en germination (Malt, germe d'orge contenant l'amylase et la dextrinase).

Chez les Palmiers *(fig. 884)*, l'albumen corné n'est dissous qu'avec lenteur; certains prennent de un à huit ans pour terminer leur germination.

Parfois ces réserves nutritives n'existent pas: ainsi les semences très petites des Orchidées dans lesquelles il n'y a pas ou peu de réserves et un embryon rudimentaire, absorbent rapidement une partie de leur nourriture de l'humus dans lequel elles germent. A cet effet, elles s'associent de bonne heure avec des Champignons qui probablement servent d'intermédiaire dans le phénomène de digestion du sol. On voit alors se former, dans la terre noire, à l'abri de la lumière, le tubercule primitif d'où procéderont racines et tiges. La semence étant microscopique, ce fort développement qui aboutit à

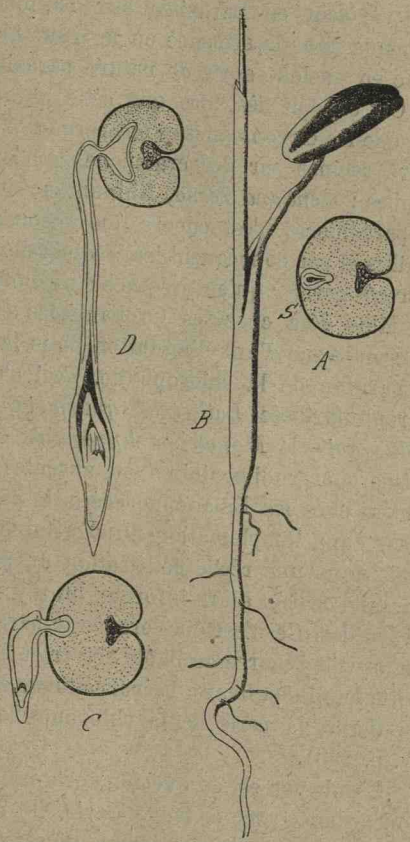


Fig. 884. — *Phœnix dactylifera*, *A*, semence en section transversale ; *S*, embryon ; *C*, germination, on voit le sommet du cotylédon fonctionner comme suçoir; le cotylédon est engainant et protège la plumule; *D*, stade plus avancé, le suçoir élargi, la plumule se développe, la première racine se dessine à l'intérieur; *B*, germination plus avancée, apparence extérieure, la plumule s'est allongée et a percé la gaine du cotylédon.

(D'après Sachs.)

un tuberucule n'a pu donc se faire que par nutrition de l'embryon aux dépens de l'humus, sans ou avec l'intermédiaire des Champignons.

A côté de ces embryons qui vivent en saprophytes, sont les autres qui végètent en parasites sur l'albumen ou les tissus nourriciers contenus dans la semence ou le fruit. La première phase du végétal est donc en quelque sorte de nature parasitaire.

On conçoit dès lors que cette phase ait pu parfois se prolonger, lorsque les circonstances l'ont permis. Ainsi les végétaux suivants fixent leurs racines par des crampons sur les tiges ou les racines d'autres plantes : *Gentiana verna*, Rhinanthacées, Santalacées; chez ces plantes, le parasitisme n'est encore que secondaire, car elles conservent leurs feuilles et par conséquent leurs appareils d'assimilation. Mais d'autres ne peuvent germer qu'en présence d'un hôte *(Lathraea, Orobanche)*.

Mais déjà chez les Orobanchées on remarque que le parasitisme s'accompagne d'une diminution dans la dimension des feuilles, et de la disparition de la chlorophylle. Ceci s'observe tout aussi bien dans la Scrophulariacée *Lathraea squamaria*, les Orchidées du type *Neottia nidus avis*, le *Monotropa hypopitys*, etc. Dans la Cuscute les feuilles même sont rudimentaires ou absentes. Chez les Rafflésiacées et plus encore chez les Balanophoracées, le parasitisme ne consiste plus seulement dans l'implantation du végétal sur l'hôte au moyen de suçoirs, mais dans une réelle pénétration du parasite dans l'hôte. Le thalle du parasite devient alors informe; on n'y peut distinguer ni racines ni tiges ni feuilles. Ce n'est que lorsque le parasite arrive à la maturité sexuelle qu'on voit l'écorce de l'hôte crever et hors d'elle sortir un bourgeon qui porte feuilles et fleurs. Le parasitisme est donc suivi par une déformation du thalle, la perte de la chlorophylle, la disparition des feuilles, etc. (v. p. 528).

L'embryon est en quelque sorte un parasite dont les appareils sont en concordance avec ce mode de vie. On ne s'étonnera donc pas du fait que les cotylédons qui sont les premières feuilles ne soient que rarement du type des autres feuilles de la plante.

Lorsque ces cotylédons fonctionnent comme suçoirs, ils restent tantôt engagés complètement dans la semence, tantôt ils s'allongent par leur base; alors leur sommet seul fonctionne comme suçoir. Un exemple intéressant est celui tiré de l'*Oenothera bistorta*, où le sommet du cotylédon (cotylédon primitif) conserve sa forme primitive, tandis que sa base développée tardivement présente les caractères d'une feuille ordinaire. On voit bien par cet exemple que la forme et la consistance du cotylédon sont déterminées par les conditions de vie.

La germination peut être précoce, c'est-à-dire que l'embryon continue sa croissance sans passer par un temps de repos. C'est ainsi que les

Palétuviers *(Rhizophora)* sont vivipares : sur les fruits encore attachés à cet arbre des estuaires tropicaux, on voit se développer une plantule dont la radicule et l'axe hypocotylé sortent par le sommet du fruit et finissent par se détacher des cotylédons et tomber dans la vase. Dans le *Melocanna bambusoides (fig. 885)*, qui est aussi vivipare, le caryopse des Gra-

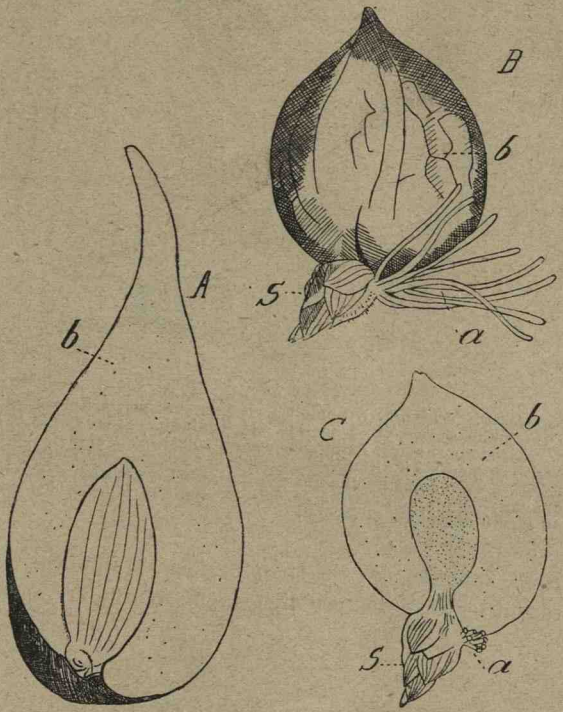


Fig. 885. — Viviparie du *Melocanna bambusoides*. Graminée sans albumen dont le péricarpe gorgé d'amidon est devenu charnu. *A*, fruit en section longitudinale, l'embryon avec son gros cotylédon-suçoir remplit tout le sac embryonnaire ; le tégument de la semence est à peine indiqué ; *B*, pendant que le cotylédon engagé dans le fruit digère les réserves, la plumule (*s*) sort accompagnée d'un faisceau de radicelles adventives (*a*) ; *c*, section dans le fruit précédent ; *b*, péricarpe réservoir ; *a*, radicelles coupées ; *s*, plumule. (D'après Stapf.)

minées a été remplacé par une sorte de baie, dont le péricarpe est devenu amylacé. On sait que le caryopse des Graminées ordinaires a un tégument mince souvent exfeuillé et que le tissu nourricier y est représenté par un albumen copieux amylacé. Ici l'albumen a disparu, l'embryon remplit tout le sac embryonnaire et le suçoir massif absorbe la nourriture accumulée dans le péricarpe.

Pendant cette période de germination, les cotylédons, le suçoir sécrètent des ferments qui dissolvent les parois épaissies des cellules (cellulase ⟹ cellulose, séminase ⟹ hémicellulose, Palmiers, etc.),

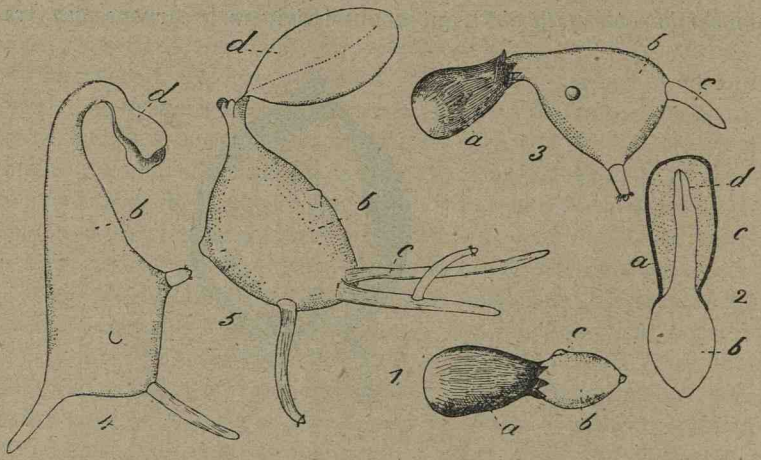


Fig. 886. — *Myrmecodia echinata.* *1*, Semence en germination ; *b*, hypocotyle tubérisé ; *c*, origine d'une racine adventive ; 2, section longitudinale, *a*, tégument ; *b*, hypocotyle tubérisé ; *d*, cotylédons-suçoirs ; l'albumen est en pointillé ; *3*, stade plus avancé, les racines adventives sont déjà allongées ; *4*, plantule à tubercule fortement grossi et vert dans lequel se formeront les chambres qui seront habitées par des fourmis ; *5*, *id.*, mais l'un des cotylédons bien étalé à côté de la plumule. (D'après des germinations effectuées au Jardin botanique de Berne.)

qui solubilisent l'amidon des tissus nourriciers (amylase, dextrinase) ou qui dégradent les matières protéiques. On peut suivre au microscope

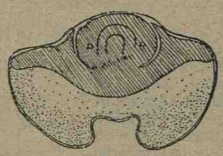


Fig. 887. — Section transversale dans une semence de Graminée au début de la germination ; on a représenté l'embryon par des hachures ; le scutellum a déjà solubilisé l'amidon de l'albumen à son contact.



Fig. 888. — Corrosion de grains d'amidon au cours de la germination de la semence du *Zea Mays.* (Maïs).

cette solubilisation des grains d'amidon qui sont diversement corrodés. Le plus souvent l'attaque du grain par l'amylase se fait à partir du

centre et se manifeste par des canalicules radiaires qui finissent par briser le grain *(fig. 887, 888)*.

La germination peut être *épigée*, c'est-à-dire se faire à la surface du sol, ou *hypogée*, dans le sol à l'abri de la lumière. Celle du *Myrmecodia echinata*, plante épiphyte, peut nous servir d'illustration d'une germina-

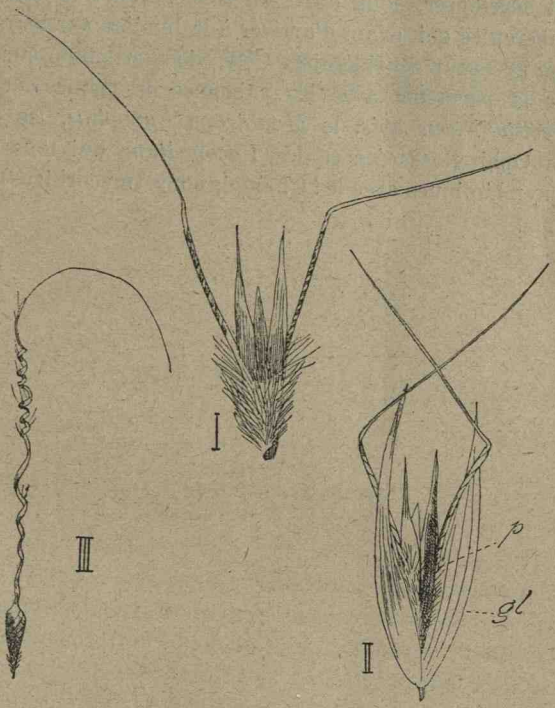


Fig. 889. — Avena fatua ; épillets fructifères à deux fleurs, chaque épillet (inflorescence) est entouré de deux glumes (*gl*) ; chaque fleur est précédée par deux glumelles dont l'externe porte sur le dos une longue arête tordue et hygroscopique qui, par ses mouvements dus aux variations d'humidité, facilite la pénétration dans le sol. I, fruits (caryopse) enveloppés par les glumelles aristées. III, Carpelle (l'un des achaines) de l'*Erodium cicutarium* terminé par une longue arête qui manifeste des mouvements hygroscopiques par lesquels il s'enfonce dans le sol.

tion épigée avec développement d'un tubercule. Ici les cotylédons fonctionnent comme suçoirs, l'axe hypocotylé verdit rapidement, assimile à la lumière et grossit en un tubercule qui sera plus tard un réservoir d'eau et finira par être envahi par des fourmis qui viennent habiter les cavités formées dans ses tissus (v. *fig. 886*).

Les semences sont souvent munies d'appareils qui facilitent leur adhésion au substratum ou leur enfouissement. Ainsi l'assise mucilagi-

neuse épidermique des semences de Crucifères, *Linum*, etc. D'autres fois, les fruits, par des appareils qui, alternativement, se tordent et se détordent sous l'action des variations hygroscopiques, s'enfoncent dans la terre (Géraniacées, Céréales à barbes, *Avena*, *fig. 889*). Parfois même, en l'absence de réserves, des semences fort petites, comme celles des Orchidées, peuvent développer, sous terre, en association avec des Champignons, des tubercules qui, avant d'arriver à la lumière par leurs feuilles, atteignent une grosseur considérable. Cette vie saprophyte sur l'humus, ces semences la partagent avec les rhizomes de plantes saprophytes comme le *Neottia Nidus avis*, le *Monotropa hypopitys*, les prothalles tubérisés des Ophioglossacées et des *Lycopodium*, qui tous vivent en associations symbiotiques avec les Champignons (mycorhizes).

IV

GÉNÉTIQUE (PHYLOGÉNIE)

CHAPITRE IX

VARIATION, HÉRÉDITÉ

Individus, Espèces.

Lorsqu'on fait le relevé des productions végétales dans la nature, on constate rapidement que le nombre des formes et plus encore des individus est excessif. Par analogie avec lui-même, l'homme a établi la notion d'individu; c'est pour lui ce qui correspond à sa propre individualité : un être distinct des autres, ayant son origine propre, sa croissance particulière, son développement spécial, sa reproduction selon son type. Mais c'est avant tout une unité capable d'un développement distinct et dont les parties sont harmoniquement dépendantes les unes des autres. C'est en outre un individu, c'est-à-dire un fragment de la nature vivante et qui n'est pas divisible.

Or, cette notion de l'individu indivisible a dû disparaître de la science depuis qu'on connaît des animaux qui fonctionnent comme individus et qu'on peut multiplier par fractionnement (polypes, etc.).

Cette divisibilité de l'individu est plus marquée encore dans le végétal. Chacun connaît la multiplication des végétaux supérieurs par boutures, c'est-à-dire des branches qu'on a détachées et qu'on place en terre; elles prennent racine et sont le point de départ d'un nouveau végétal *(Salix*, Conifères, etc., etc.).

On a pu reproduire le végétal tout entier par bourgeons détachés (bulbilles des *Cardamine*, *Allium*, *Ficaria*). Des feuilles détachées de Crassulacées, de *Begonia* surtout, peuvent prendre racine et reproduire l'ensemble; des fragments de pétioles *(Begonia)* suffisent encore. Un fragment de l'intérieur de la pomme de terre est susceptible de germer, à condition que l'on prenne quelques précautions; des fragments de tiges *(Coleus, Selaginella)*, des morceaux de racines (*Taraxacum*, rondelle transversale de la racine charnue) sont autant d'individus en puissance. Enfin, chez les végétaux inférieurs (Bryophytes), de menus fragments constitués parfois par quelques cellules peuvent régénérer l'ensemble *(Marchantia)*. L'individu n'est donc plus quelque chose d'indivisible, c'est seulement un tout à croissance harmonique.

Quelques-uns ont voulu aller plus loin; ils ont même prétendu que lors de la multiplication par boutures, par fragments, l'ensemble des nouveaux individus et l'ancien, issus du premier par fragmentation, ne sont qu'un seul et même individu. Nous verrons plus loin que cette manière de voir ne saurait se soutenir. Pour nous, avec la disjonction cesse l'individualité; *l'individu est un tout coordonné dont les parties par conséquent sont en dépendance harmonique.*

Dès le début des sciences, on a remarqué que des individus se ressemblent plus qu'ils ne ressemblent à d'autres groupes d'individus. Ainsi, les poiriers se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux pommiers. Quelque nombreuses que soient les variétés de ces deux groupes d'individus, même en culture, personne n'hésitera à reconnaître une poire d'une pomme. On a donné à ces groupes d'individus qui se ressemblent plus qu'ils ne ressemblent à d'autres le nom d'*espèce*. L'*espèce* est donc un nom collectif par lequel nous distinguons les groupes d'individus semblables. Comme toutes les notions, celle-ci est relative, c'est-à-dire qu'elle dépend de définitions acceptées préalablement. Cette notion spécifique n'est pas une notion strictement scientifique; le plus souvent elle est le résultat d'un propos délibéré, d'un choix. Aussi la voit-on varier d'auteur à auteur. Lorsque la distinction entre deux groupes de formes s'exprime par des caractères morphologiques frappants, elle s'impose sans autre à l'attention. Ainsi, dans le Pommier et le Poirier, où la forme de l'arbre, les pétioles, la couleur des fleurs, l'union des styles et la nature des fruits diffèrent assez pour que personne n'ait jamais mis en doute l'indépendance systématique des deux groupes d'individus.

Mais, ordinairement, il faut une étude approfondie pour démêler l'enchevêtrement des formes de deux groupes d'individus voisins en deux espèces clairement et nettement définies. Le plus souvent, c'est par intuition, c'est-à-dire par un jugement rapide et sommaire, que le systé-

maticien groupe les individus en espèces de valeur souvent très inégale. La systématique n'est par conséquent, dans bien des cas, qu'une succession d'énoncés qui n'ont aucune rigueur scientifique. C'est un travail préliminaire dont la valeur dépend en majeure partie du degré d'intuition du classificateur. Le plus souvent aussi on se borne à appliquer la méthode de comparaison. L'expérience, cette grande méthode de vérification, ne joue encore qu'un rôle infime en systématique.

Le classificateur essaie de découvrir quels sont les caractères les plus constants, c'est-à-dire ceux qu'on retrouve le moins modifiés dans tous les individus ; il établit en outre quels sont les caractères accessoires, qui semblent liés avec le premier, choisi plus ou moins arbitrairement.

Ainsi, il remarque que dans le pommier le caractère d'avoir des styles soudés à la base va toujours de pair avec la forme arrondie du fruit et un goût particulier, tandis que dans le poirier les styles sont libres à la base, le fruit pyriforme et la pulpe plus ou moins envahie par des scléréides. De même, dans chaque espèce bien définie, on trouve ainsi un groupe de caractères qui sont associés et qu'on ne retrouve pas dans une espèce voisine ou qui s'associent avec d'autres caractères en une autre mosaïque.

A côté des caractères morphologiques, il y a ceux qu'on ne sait déceler que par l'odorat, le goût et plus scientifiquement par des constantes physiques ou chimiques. Ainsi les diverses espèces et variétés d'Orangers, *Citrus vulgaris*, *C. Aurantium*, *C. Bigaradia*, *C. Limonium*, *C. medica*, *C. Bergamia*, etc., nous fournissent des fruits à saveur très différente, et à essences variées. Chez des *Eucalyptus*, nombreux en espèces, une enquête approfondie a révélé qu'aux trois sortes de nervation représentées par les espèces *I. E. corymbosa*, *II. E. Smithii*. *III. E. amygdalina* correspondent des différences chimiques résultant de l'absence ou de la présence de certains terpènes comme le pinène, le cinéol et le phellandrène.

La différence morphologique se traduit donc par un chimisme différent. Or, comme il est plus aisé de décrire des variations morphologiques que des différences physiques ou chimiques, la systématique, même contemporaine, s'est bornée à énumérer ces distinctions morphologiques grossières. C'est dire que, du végétal, nous ne connaissons guère que l'extérieur et que des différences plus essentielles qui ont leur siège dans le plasma, nous ne voyons le plus souvent que l'une de ses manifestations exprimées par un caractère morphologique.

On a trouvé un moyen pour définir ces différences physiologiques par lesquelles des espèces, des genres ou des familles diffèrent. C'est d'immuniser des animaux par des extraits de plantes. On sait qu'en

injectant dans le sang d'un animal l'extrait d'une plante, il se produit peu à peu une réaction de l'animal par laquelle il se fait dans ce sang une excrétion d'une substance particulière (précipitine). Si on utilise le sérum d'un animal traité, comme réactif vis-à-vis de l'extrait d'une plante à analyser, il se produit un précipité dans le cas où la plante est identique ou voisine de celle qui a été utilisée pour immuniser l'animal. Ainsi ce sérum, immunisé par le blé, donne une réaction avec le suc d'autres Graminées, mais pas avec des extraits de Cypéracées, Commelinacées, Liliacées qui sont d'autres familles des Monocotylédonées, etc.

Ces différences expliquent que les parasites du groupe des Champignons Urédinées ou des Péronospacées sont souvent si spécialisés qu'ils n'attaquent que les représentants de certaines familles de Spermaphytes ou dans ces familles certains genres, ou enfin certaines espèces ou variétés. Ainsi les végétaux diffèrent tout autant par leurs sucs spécifiques, leurs colloïdes protoplasmiques, que par leur morphologie (v. p. *508*).

Grâce à la morphologie comparée, on a pu, dans un premier classement, grouper les individus en espèces, puis, par une généralisation plus vaste, les espèces en *genres*, les genres en *familles*, les familles en *classes* et les classes en *embranchements*. Chaque notion taxonomique plus générale est basée sur un ou plusieurs caractères plus répandus, communs à un plus grand nombre d'unités systématiques.

Malgré les défauts nombreux du procédé, le système des végétaux basé sur la méthode comparative s'est précisé de plus en plus, les rapports établis ont pris la valeur des règles. Le Système est devenu un tout coordonné. La connaissance de certains caractères systématiques permet d'en prédire d'autres. Chaque groupement est, en quelque sorte, une hypothèse qui se vérifie ou se perfectionne au fur et à mesure que le nombre des individus ou des espèces étudiés devient plus grand.

Il a fallu à ce travail de bénédictin plus de deux siècles de recherches assidues. Il en est résulté de grandes énumérations des productions naturelles, les *flores* locales, régionales, puis les *Species* comprenant toutes les espèces décrites, comme l'œuvre des de Candolle, le *Prodromus Systematis naturalis Regni Vegetabilis*, puis l'œuvre plus récente de Baillon (l'*Histoire des Plantes)*, et celle d'Engler et de ses collaborateurs *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, et enfin le grand Species : *Das Pflanzenreich* (en cours de publication).

L'œuvre des systématiciens est loin d'être terminée; elle doit être constamment revisée à mesure que de nouvelles découvertes viennent modifier d'anciennes conceptions, à mesure que des matériaux plus nombreux viennent combler les lacunes, à mesure que la paléontologie

nous livre ses secrets, et surtout dans la mesure où le botaniste quittant le matériel fragmentaire des herbiers retourne à la nature pour y étudier sur place les individus d'une même espèce.

Mais, si la systématique a pour fonction d'établir un ordre des productions naturelles, de les grouper selon des principes de comparaison, elle permet par ses généralisations toujours plus hardies, d'*entrevoir* certains grands problèmes, comme ceux de l'*origine des espèces* et l'établissement d'un *arbre généalogique de la création vivante*. La notion de ressemblance fait naître celle de communauté d'origine. Le besoin d'unité et de simplification ne nous pousse pas seulement à trouver pour des multitudes de phénomènes un énoncé court et simple, mais fait surgir dans notre esprit l'idée d'évolution : les êtres vivants auraient une commune origine; ils seraient le résultat de différenciations successives dans des directions variées. Par l'imagination nous voyons la matière vivante primitive se modifier en formes diverses dont chacune est le point de départ d'une série systématique qui aboutit aux groupes actuels. La paléontologie nous faisant connaître des êtres différents de ceux d'aujourd'hui, réunissant parfois des caractères actuellement isolés dans des groupes distincts, nous imaginons l'apparition de groupes anciens, leur déclin et l'avènement de types nouveaux, leurs descendants. Des hypothèses sont émises sur ces questions; le raisonnement s'en empare, il croit pouvoir déjà, à la lumière de la systématique et de la morphologie comparée, reconstituer tout le passé. Des esprits hardis imaginent possible une histoire du monde vivant sur les données actuelles morphologiques. Sans expériences suffisantes, ils croient reconnaître les causes de l'évolution. Ils ne remarquent point qu'ils abandonnent le chemin lent, mais sûr, de la méthode scientifique pour s'engager dans les impasses de la spéculation. Nouvelle scolastique qui prétend en imposer aux vrais savants par une dialectique plus compliquée qu'objective et où, au mépris de la vraie systématique, on choisit les comparaisons dans les groupes les plus hétéroclites.

On a dit, avec beaucoup de justesse : « Le chemin de la science est pavé de difficultés ; il n'y a pas de raccourci pour arriver à la vérité. »

Ces questions soulevées par la systématique et la morphologie comparée doivent être abordées par tous les moyens rigoureux dont dispose la science actuelle.

Sans nul doute, les hypothèses soulevées n'ont pas été sans utilité. Grâce à elles et aux discussions auxquelles elles ont donné naissance, d'importants problèmes ont été abordés. Finalement, de la masse des observations qu'elles ont provoquées, s'est élevée la théorie purifiée. La méthode s'est affinée. Il s'agit maintenant d'examiner quelques-unes des

conséquences que la morphologie comparée a engendrées, les méthodes qui ont pris corps et l'application de ces méthodes au matériel d'études.

On verra qu'en dernière analyse, la systématique rationnelle est affaire de physiologie et surtout d'expérimentation.

La variation.

On comprend sous ce nom le phénomène par lequel les membres similaires d'une même plante ou des individus d'une même espèce diffèrent entre eux. Il y aurait identité lorsque, pour l'ensemble des caractères, il n'y aurait entre deux feuilles d'une même plante ou de plantes différentes, aucune différence, tant en ce qui concerne la nature de ces caractères que par rapport à leur valeur. Ce cas ne paraît jamais se réaliser.

Il faut évidemment préciser ce que l'on veut définir par ce mot caractère. Prenons une feuille de houx. Cette feuille est coriace. Toutes les feuilles de houx *(Ilex Aquifolium)* sont-elles également coriaces ? Y a-t-il une mesure de cette coriacité ? Cette nature dépend de la structure de l'épiderme. De quelle épaisseur est la paroi externe des cellules épidermiques? Quelles sont les substances chimiques qui les incrustent? Quel est le degré de cette incrustation? La paroi externe est lisse et brillante. Toutes les feuilles de Houx sont-elles également lisses et brillantes? De quoi dépend ce caractère? La couleur est verte; mais de quelle intensité? A la face inférieure la teinte est plus pâle. Il y a ainsi une infinité de caractères susceptibles d'être distingués dans un seul organe. Comment exprimer exactement ces différences, de manière à pouvoir les comparer? Si l'on ne dispose d'une échelle des valeurs, les comparaisons deviennent imprécises et vagues; on ne peut les formuler en termes scientifiques. Toutes les mesures sont d'ailleurs inexactes ; cela provient d'appareils défectueux, de l'impureté du matériel, du tonus accidentel de l'observateur (erreurs systématiques).

Pour faire œuvre utile, il faut donc, avant d'aborder une étude de la variation, définir clairement l'objet dont on veut connaître les divers aspects, puis établir une échelle qui permette d'évaluer aussi exactement que possible les différences observées. A ce propos, il conviendra de connaître l'importance du degré de précision auquel il faut atteindre.

Nous avons vu qu'il serait facile de démontrer que dans chaque organe et, à plus forte raison, dans chaque plante, il y a un nombre infini de caractères à évaluer. Chaque portion d'être vivant est, en quelque sorte, une mosaïque de caractères, et chacun de ces derniers

peut être subdivisé à son tour en éléments dont la combinaison le détermine (voir plus haut l'exemple tiré du Houx).

A mesure qu'on analyse cette notion du caractère, on la voit s'effacer pour faire place à celle du phénomène, c'est-à-dire l'ensemble des circonstances qui produisent sur nos sens l'impression du caractère considéré.

Quelques auteurs s'imaginent que les caractères sont comme des unités irréductibles qui ont une existence réelle personnelle, ou tout au moins qu'ils correspondent à des entités dont ils ne seraient que la manifestation extérieure. C'est une manière commode d'envisager la constitution du matériel vivant. Cette question sera reprise plus tard.

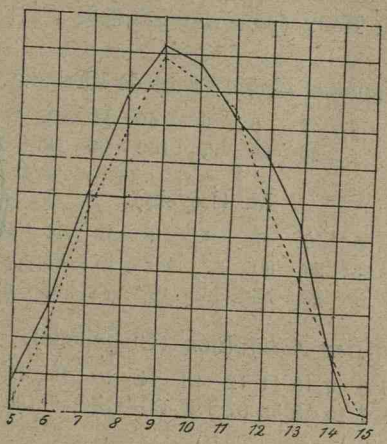


Fig. 890. — Polygone de variation du nombre des nervures sur la moitié de la feuille d'un seul arbre de *Rhamnus alpina* (Leysin). La ligne pointillée indique la courbe théorique, chaque division des ordonnées égale dix individus.

Il importe maintenant, et avant toute autre chose, de savoir si ce qu'on appelle caractère est une empreinte à la façon d'un sceau marqué sur le végétal, c'est-à-dire quelque chose de fixe, ou s'il n'est que l'expression d'une fonction variable.

Peut-on exprimer par une relation simplifiée les différences observées? S'il y a des différences, ces dernières ne sont-elles que des accidents à côté d'un type, ou, au contraire, peut-on les ramener à une règle?

Il convient de choisir tout d'abord un seul caractère à évaluer, par exemple le nombre des nervures d'une feuille, le nombre des dents, celui des fleurs ligulées dans une inflorescence de Composée, la longueur absolue d'un organe, son poids, etc. Lorsqu'il s'agit de valeurs discontinues comme le nombre des pièces d'une corolle ou celui des sépales d'un périgone, il est facile de classer les valeurs observées (variantes).

Mais si l'on a affaire à des valeurs continues, comme dans le cas de mesures ou de pesées, on établit des classes équivalentes qui se partagent l'amplitude totale de la variation.

Par exemple, dans le cas des semences de *Phaseolus vulgaris*, on a établi des classes comme suit :

Semences de 500-550, 550-600, 600-650 mgr. (d'après Johansen).

On détermine alors sur un très grand nombre d'individus choisis au hasard la fréquence des classes établies. Ainsi dans le *Rhamnus alpina* (Fort de l'Ecluse) on a déterminé le nombre des nervures qui sont à la moitié droite des feuilles ou, dans le coquelicot *(Papaver Rhoeas)*, on a compté le nombre des bandes stigmatiques sur la capsule, ou celui des dents des feuilles du Houx *(Ilex Aquifolium)*.

Rhamnus alpina (Fort de l'Ecluse).

Nombre des nervures	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Fréquences	1	2	25	60	99	139	90	76	34	33	7	3	1

Id. (Leysin).

Nombre des nervures		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Fréquences	Observées	8	29	60	87	102	97	83	73	34	18	3	2
	Calculées	2	23	55	76	97	93	85	59	38	15	6,7	1,4

Ilex Aquifolium (Chambotte).

Nombre de dents	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Fréquences	1	4	7	10	13	53	87	136	151	170	146	100	63	33	14	8	3	1	

Papaver Rhoeas (Aix-les-Bains).

Nombre des bandes stigmatiques		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Fréquences	Observées	2	1	20	54	74	100	89	41	24	5	2
	Calculées	1	5	20	48	83	100	83	48	20	5	1

Ces valeurs peuvent être représentées graphiquement en portant sur une abscisse (axe des x), à des distances égales, les valeurs successives des variantes; on inscrit en ordonnées la fréquence des variantes observées. En réunissant les sommets des ordonnées par des droites, on obtient un *polygone* dit de *variation*. Les ordonnées indiquent combien de fois le nombre des nervures, des dents, des bandes stigmatiques (variantes) a été observé dans un nombre de feuilles ou de fleurs.

On voit que les fréquences diminuent à partir d'un maximum qu'on appelle *mode*. Ce polygone de variation se rapproche d'autant plus d'une courbe théorique que le nombre des cas observés est plus considérable.

Le plus souvent cette courbe a pour expression un binôme $(p + q)^n$ où $p = q$ ou $p < q$ ou $p > q$.

Si $p = q$ la courbe est symétrique, si $p > q$ ou $< q$ l'asymétrie apparaît.

On sait qu'une courbe semblable est l'expression de facteurs petits, multiples, indépendants les uns des autres, agissant sur le phénomène considéré, les uns positivement, les autres négativement. Ces causes peuvent être simultanées ou successives, égales ou inégales. On peut facilement démontrer cette distribution des valeurs dans ces conditions au moyen de l'appareil de Galton *(fig. 891)*.

Sur une planchette, on a disposé régulièrement des aiguilles en quinconce. Vers le haut, on a mis une espèce d'entonnoir en papier fort qui dirige la grenaille menue qu'on fait couler en tenant l'appareil un peu oblique. A la base, il y a un nombre correspondant de casiers de carton. Les grains rencontrant les aiguilles sont déviés à droite ou à gauche. Les chances positives et négatives étant égales et la direction centripète étant donnée par l'entonnoir, la grenaille va se loger dans les casiers dessinant une courbe de probabilité.

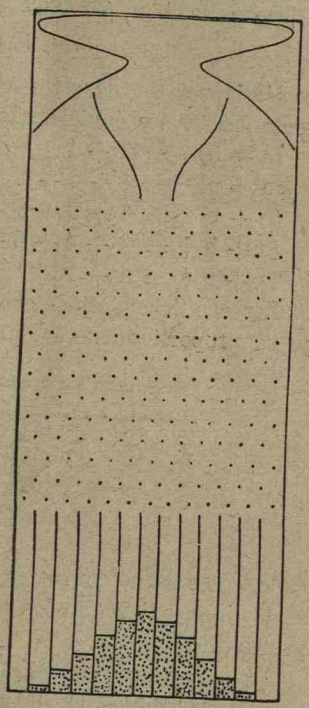


Fig. 891. — Appareil de Galton.

On appelle *amplitude de variation* l'écart extrême des variantes. Cette valeur n'a qu'une signification relative car elle n'exprime que la variation dans un matériel donné comparée à celle d'un matériel de même catégorie.

L'amplitude croît avec le nombre des observations, mais c'est une mesure variable de la variabilité ; elle dépend de causes accidentelles. Théoriquement, elle est infinie.

Dans un matériel de graines de *Phaseolus*, les écarts entre les valeurs extrêmes étaient pour 120 sem., 4,75 mm.

2500	»	8,00 »
5000	»	8,75 »
10000	»	9,00 »
12000	»	9,00 »

Si on calcule la formule $(p + q)^n$ pour une certaine valeur de l'exposant et que l'on considère les coefficients successifs du développement, on voit qu'ils nous fournissent la base pour la construction de ce qu'on a nommé courbe de probabilité. Le développement contient un nombre limité de termes égal à $(n + 1)$.

$$o + n_o\, p^n q^o + n_1\, p^{n-1} q^1 + n_2\, p^{n-2} q^2 + \ldots\ldots + n_{n-2}\, p^2 q^{n-2} + n_{n-1}\, p^1 q^{n-1} + n_n p^o q^n + o$$

les développements de $(p + q)^n$ et $(q + p)^n$ étant identiques, les coefficients des termes équidistants des extrêmes sont égaux.

$(a + b) = 1 + 1$
$(a + b)^2 = 1 + 2 + 1$ si $a = b = 1$
$(a + b)^3 = 1 + 3 + 3 + 1$
$(a + b)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$
$(a + b)^{10} = 1 + 10 + 45 + 120 + 210 + 252 + 210 + 120 + 45 + 10 + 1$

Les coefficients étant choisis comme ordonnées dont on fait la longueur proportionnelle à leur valeur, on dispose ces ordonnées comme

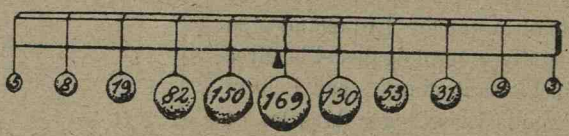


Fig. 892.

dans le cas d'une courbe empirique à des distances égales sur l'axe des x; la ligne qui réunit les sommets de ces ordonnées est la courbe de probabilité.

La *moyenne* arithmétique des mesures, A, est la valeur la plus anciennement déterminée. On l'obtient en multipliant les variantes par les fréquences correspondantes et en divisant la somme par le nombre total des cas observés.

On a appelé *indice de variabilité* une valeur obtenue de la manière suivante :

$$\sigma^2 = \frac{\Sigma\,(x^2 f)}{n}$$

Ce chiffre est valable pour un matériel donné, mais si on veut le comparer à un autre matériel, il faut obtenir un chiffre relatif, c'est-à-dire relatif à la moyenne. x est l'écart de chaque variante de la moyenne. Ainsi, si dans la statistique relative à l'*Ilex Aquifolium* A = 14.4, x est l'écart de 14 à 14.4, de 13 à 14.4, 12 à 14.4, 11 à 14.4, etc., soit 0.4, 1.4, 2.4, 3.4, etc. — puis 15 — 14.4, 16 — 14.4, 17 — 14.4, 18 — 14,

4 soit 0.6, 1.6, 2.6, 3.6, etc. — Cet écart élevé au carré [1] est multiplié par la fréquence soit $(0.4)^2 \times 151$; $-(1.4)^2 \times 136$; $-(2.4)^2 \times 87$, etc.

On établit la somme de ces produits et on divise par la somme de toutes les fréquences, autrement dit par le chiffre des cas observés.

Cette formule peut être déduite du calcul ou de l'observation suivante : si l'on prend un fléau léger, gradué uniformément, comme celui représenté plus haut *(fig. 892)* et placé sur un pivot au point correspondant à la moyenne des systèmes et que nous attachions aux points correspondants de la graduation des poids proportionnels aux fréquences et que le fléau soit mis en mouvement avec une certaine vitesse, le frottement produira un ralentissement insensible et finalement l'arrêt du mouvement.

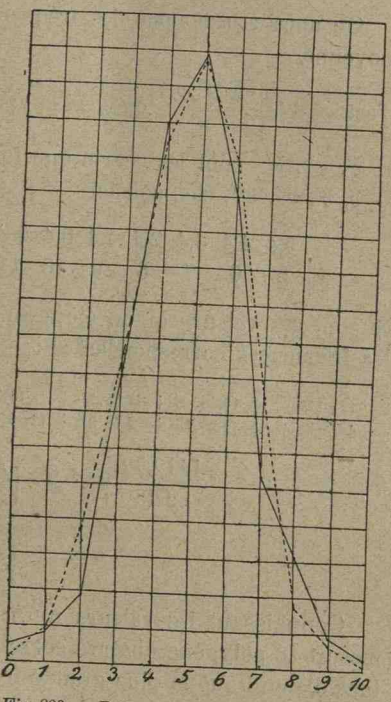


Fig. 893. — Polygone de variation (*Orchis Morio* var. *longicornu*). Sur l'abscisse le nombre des taches rouges sur le tablier blanc; les ordonnées indiquent les fréquences en dizaines. La ligne pointillée indique la courbe de probabilité calculée.

Or, l'expérience montre que, plus grande sera la concentration des poids autour du pivot, plus rapidement aussi sera atteint le repos. En d'autres termes, le temps que le fléau met à reprendre son équilibre est la mesure que nous cherchons de la concentration ou de la dispersion (l'éparpillement) des poids le long de l'échelle (ou fléau). Les physiciens nous apprennent que ce temps est proportionnel au carré d'une certaine quantité qu'on nomme rayon de giration *(spirradius)*; c'est ce que nous appelons σ. La valeur σ^2 est donc la moyenne des carrés de toutes les déviations individuelles. On l'appelle aussi déviation étalon ou indice de variabilité (σ).

Par des considérations mathématiques on démontre (Gauss) que cette méthode, qui est dite méthode des carrés, est à utiliser toutes les fois que le nombre des observations est grand, et c'est toujours le cas dans les enquêtes biologiques sérieuses.

[1] On élève au carré pour donner aux écarts les plus grands une plus grande valeur

Par exemple : Nombre des nervures saillantes d'un seul côté dans les feuilles du *Rhamnus alpina* (un arbre à Crettaz)

5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
4	8	18	30	34	40	43	35	32	21	3	3	

On appelle la somme des fréquences n ($n = 270$). A est appelé la moyenne.

C'est ici $A = \frac{\Sigma (f.\, v.)}{n}$ où v est la variable (5, 6, 7, etc.) soit $\frac{2816}{270} = 10{,}4$.

x, x', x'', x''' sont les écarts que font avec la moyenne A les variantes — v, v', v'', v''', etc., soit ici

5,4 4,4 3,4 2,4 1,4 0,4 0,6 1,6 2,6 3,6 4,6 5,6 correspondant
à 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16

ce sont ces valeurs qu'on élève au carré et qu'on multiplie ensuite par les fréquences correspondantes :

$$\left.\begin{array}{l} +\ 29{,}16.\ 4 + 19{,}36.\ 8 + 11{,}56.18 + 5{,}76.30 + 1{,}96.34 + 0{,}16.40 \\ +\ 0{,}36.43 + 2{,}56.35 + 6{,}76.32 + 12{,}96.21 + 21{,}16.\ 3 + 31{,}36.\ 3 \end{array}\right\} \Sigma = 1412{,}52$$

$$\frac{1412{,}72}{270} = 5{,}23 \qquad \sqrt{5{,}23} = 2{,}28691 = \sigma$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{(\Sigma.\, x^2\, f.)}{n}}$$

Connaissant les valeurs n, A, σ, on peut déterminer dans quelle mesure le polygone observé correspond au polygone théorique. Constatons d'abord que la plus grande fréquence (y^o) peut être déterminée par la formule

$$y^o = \frac{n}{\sigma\sqrt{2\,\pi}} \text{ ici } \frac{270}{2{,}28691\ \sqrt{2\,\pi}} = \frac{270}{2{,}28691\ .\ 2{,}506} = 47$$

la valeur observée est 43.

Les traités de biométrie apprennent à déterminer la courbe théorique correspondant à un polygone de variation observé. Nous ne donnerons ici que la méthode empirique. Comme exemple nous choisissons l'*O. Morio* étudié par nous dans l'île Majorque. Le nombre des taches sur le labellum étant relevé, on obtient les variantes suivantes :

Nos des taches .	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	A = 4,92
Fréquences . .	5	8	19	82	150	169	130	53	31	9	3	σ = 1,6248

on établit les déviations de la moyenne (A) soit

$x, x', x'', x''' = V - A, V' - A, V'' - A$ soit les variables

	V — A	$\frac{V - A}{\sigma}$
0	4.9	3.14
1	3.9	2.40
2	2.9	1.72
3	1.9	1.16
4	0.9	0.553
5	0.1	0.0615
6	1.1	0.62
7	2.1	1.29
8	3.1	1.90
9	4.1	2.52
10	5.1	3.13

Cette valeur $\frac{x}{\sigma} = \frac{V-A}{\sigma}$ étant connue, on se sert d'une table dans laquelle sont calculées les ordonnées d'une courbe normale, soit les valeurs $\frac{y}{y^o}$ correspondant aux valeurs $\frac{x}{\sigma}$ où x = déviation de la moyenne = V — A. y^o la plus grande fréquence théorique, y les autres fréquences. σ la déviation moyenne.

Nous avons donné cette table d'après Davenport.

TABLE DES ORDONNÉES DE LA COURBE NORMALE OU VALEURS DE $\frac{y}{y^o}$ CORRESPONDANT AUX VALEURS DE $\frac{x}{\sigma}$

x = déviation de la moyenne ; y = fréquence correspondante ;

σ = indice de variabilité ; $y^o = \frac{n}{\sigma\sqrt{2\pi}}$ = fréquence maximum

$\sqrt{2\pi} = 2.506628 = \log. 0.39909$

x/σ	y/y^o	x/σ	y/y^o	x/σ	y/y^o	x/σ	y/y^o
0	1	0,8	.7262	1,6	.2780	2,8	.0198
0,1	.9950	0,9	.6670	1,7	.2357	3,0	.0111
0,2	.9802	1,0	.6065	1,8	.1979	3,2	.0060
0,3	.9560	1,1	.5467	1,9	.1645	3,4	.0031
0,4	.9231	1,2	.4868	2,0	.1353	3,6	.0015
0,5	.8825	1,3	.4286	2,2	.0889	3,8	.0007
0,6	.8353	1,4	.3753	2,4	.0561	4,0	.0003
0,7	.7827	1,5	.3246	2,6	.0340	5,0	.000004

Il suffit maintenant de multiplier chacune des valeurs trouvées par la fréquence maximale observée, y^o, pour obtenir les fréquences théoriques.

Ainsi à	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10 correspondent les
valeurs observées	5	8	19	82	150	169	130	53	31	9	3
valeurs théoriques	1,3	9,4	38,5	86,2	145,2	168,3	139,4	75,6	17,7	7	1,3

Plus grand est le nombre des observations (n), plus aussi la courbe observée se rapproche de la courbe calculée si l'on est en présence d'un matériel pur.

Feuilles du *Fagus sylvatica*.

Nombre des nervures.	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Fréquences	1	7	34	110	318	479	595	516	307	181	36	15	1

(PEARSON.)

On peut donc s'assurer, grâce à ce procédé, si, à un polygone de variation symétrique donné, correspond une courbe théorique de variation. Dans le cas qui nous intéresse, la ressemblance est satisfaisante et quelque peu nombreuses que soient les fleurs observées, la race est si pure que la statistique fournit un polygone extrêmement satisfaisant *(fig. 893)*.

Ordinairement, lorsque la concordance du polygone théorique est satisfaisante, on est en présence d'une race pure.

Par analogie, nous considérons σ comme l'indice de variabilité; cette valeur exprime la moyenne des déviations de la moyenne, en d'autres termes, la déviation moyenne. Par conséquent, σ est bien l'indice de variabilité puisqu'il donne la mesure approchée de la variabilité, c'est-à-dire l'écart moyen du type moyen.

En résumé, les valeurs essentielles à noter sont : moyenne A, qui est d'autant plus exacte que le nombre des observations est plus grand, puis les deux extrêmes. Ceux-ci augmentent ordinairement, soit absolument en fréquence, avec le nombre des observations. La moyenne (A) et la déviation moyenne (σ) sont, au contraire, des valeurs qui dépendent *moins* du nombre des observations que les extrêmes. On a proposé de déterminer rapidement l'allure de la courbe en calculant le point (Q) de la demi-courbe de chaque côté qui est dépassé par la moitié des observations et qui n'est pas atteint par l'autre moitié de la demi-courbe. Ce qui fait que par la moyenne et les deux points appelés *Quartiles* (Quételet) on définit sommairement le polygone.

On détermine facilement le Q par la formule $q = \sigma . 0{,}6745$. Le quartile indique en quelque sorte la forme de la courbe mais sans respecter chaque écart.

Exemple : *Phaseolus multiflorus* (longueur des semences).

Longueur	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33 mm
Fréquence	5	13	38	41	95	124	152	134	129	100	70	45	38	7	7	2	
Somme . .	5	18	56	97	192	316	468	602	731	831	901	946	984	991	998	1000	

Quartiles . . . . . q^1 q^2 q^3

$$q^1 = 22.47 \quad q^2 = 24.24 \quad q^3 = 26.19$$

$$q = \frac{q_3 - q_1}{2.} = 1.86.$$

Mais l'inspection d'un polygone de variation donne déjà cette notion. Cette inspection révèle aussi du premier coup le mode, c'est-à-dire la variante la plus fréquente exprimée par le sommet de la courbe; c'est ce que les biométriciens appellent le type.

Lorsque par ce procédé nous avons décrit une courbe à un sommet, il se peut que le polygone qui correspond à cette courbe binomiale exprime l'allure d'un type unique. Mais il se peut aussi que toute régulière qu'elle paraisse, elle n'en soit pas moins l'expression générale de variations de races diverses qui se laissent grouper de la même manière que les individus d'une race spéciale. La valeur réelle d'un polygone de variation ne peut être connue que par l'expérience (v. plus loin lignées pures).

Mais à côté des polygones réguliers à un sommet, c'est-à-dire unimodaux, il existe des polygones plurimodaux à deux ou plusieurs sommets. Ils sont tantôt l'expression d'un polymorphisme à l'intérieur de la race, tantôt l'indication de la coexistence de plusieurs races. A chaque mode correspond un état particulier (polymorphisme) ou une race spéciale.

Un exemple du premier type nous est fourni par l'*Ulmus montana* chez lequel on trouve deux sortes de feuilles, les unes situées du tiers inférieur des rameaux au sommet, les autres placées à la base, le tout constituant une disposition en mosaïque.

Nombre des nervures :	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	2	16	29	26	37	55	77	64	35	9

Il y a ainsi deux sommets, l'un sur 6, l'autre sur 10. Le dimorphisme foliaire s'exprime ainsi clairement. La courbe n'a plus l'allure simple qu'elle prend lorsqu'il s'agit de feuilles d'un seul type. Les deux catégories de feuilles se groupent autour de leur type (feuilles juvéniles, feuilles habituelles).

On obtient également des polygones à deux sommets dans le cas du dimorphisme sexuel. On sait que dans les formes hétérostylées il y a deux longueurs principales des styles ou de l'insertion des étamines.

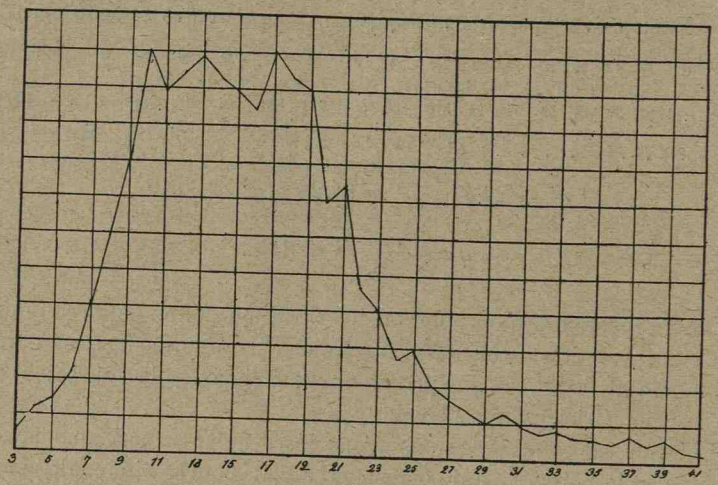


Fig. 894

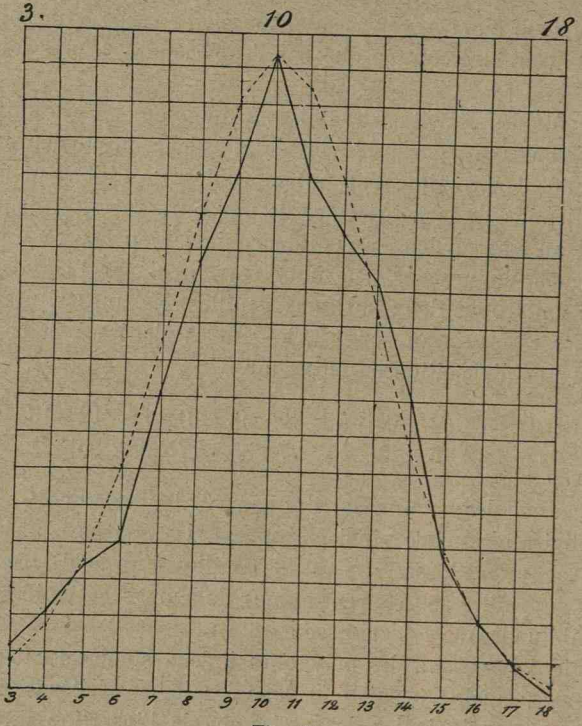


Fig 895

La statistique montre qu'ici encore, il s'agit de valeurs variables qui se groupent en deux polygones qui, par leur confluence, constituent un polygone à deux sommets.

Dans la *fig. 894* nous avons donné le polygone de variation tel qu'il

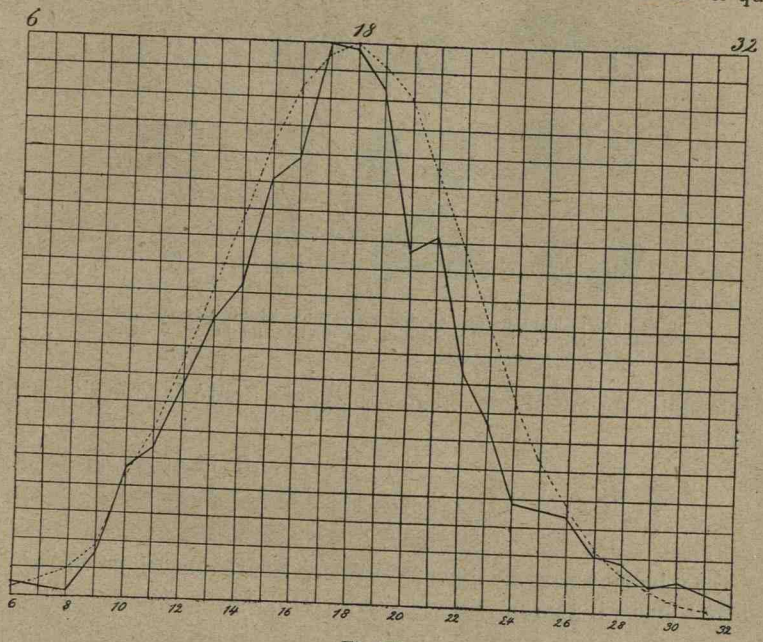


Fig. 896.

résultait d'une statistique extensive appliquée à un matériel extrêmement variable et luxuriant d'*Orchis Morio* croissant au milieu des prairies sèches mais fertiles. Plantes étudiées : 472, avec 3420 fleurs.

Nombre des taches	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Fréquences . . .	12	23	27	47	83	119	159	221	198	207	217	205	198
Nombre des taches	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Fréquences . . .	188	220	204	201	137	147	92	80	54	58	42	32	27
Nombre des taches	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
Fréquences . . .	20	25	17	14	16	13	14	9	15	9	12	6	

On obtient ainsi une courbe à plusieurs sommets. Une semblable courbe peut être l'indice d'un polymorphisme de cette espèce ou l'expression combinée de plusieurs races mélangées. Mais même un matériel fournissant par statistique une courbe symétrique peut être un mélange de races plus ou moins nombreuses se faisant selon la loi de probabilité.

L'analyse biométrique n'est qu'un premier pas dans l'inspection du matériel biologique. Si dans ce matériel d'*Orchis Morio* on sélectionne les individus dont le tablier porte de *grosses* taches disposées seulement

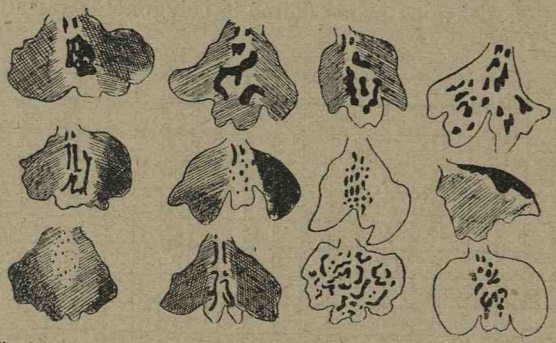


Fig 897. — Tabliers de l'*Orchis Morio* pour illustrer la variation du nombre et de l'importance des taches, médianes, éparses, confluentes, etc.

sur le milieu du tablier, on obtient le polygone figuré dans le diagramme *(fig. 895)*.

3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
12	20	34	41	81	117	141	174	141	125	111	80	38	21	8	1

$n = 1146$; = A 10,1 ; $\sigma = 2{,}837$.

On a indiqué par une ligne pointillée la courbe théorique correspondante. Comme il apparaît au premier abord, les deux courbes sont assez

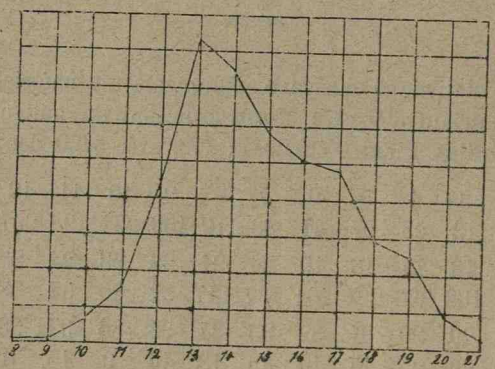


Fig. 898. — Polygone de variation du nombre des pétales dans l'*Anemone stellata* (Hyères). On voit qu'à une forme dont le mode est de 13 s'associe une seconde forme dont le mode est 17.

voisines pour que l'on puisse conclure que, par cette sélection, on est arrivé à extraire d'un mélange une race normale à polygone de variation unimodal.

Par une sélection semblable, on a extrait du même matériel les individus dont les tabliers sont à très petites taches (279 plantes; fleurs [n] 1978). $\sigma = 4{,}4$.

6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
5	3	2	16	46	54	79	103	134	155	162	206	204	191	128
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32			
135	85	69	39	36	35	21	19	11	13	8	4			

La courbe calculée ne donne pas ici une concordance aussi satisfaisante; cela s'explique à cause de la grande amplitude qui rend possibles des erreurs d'appréciation quand on attribue telle inflorescence à la première ou à la seconde des catégories *(fig. 896)*.

Voici donc une méthode qui permet de prévoir dans un matériel mélangé tel qu'il nous apparaît le plus souvent en nature, l'existence de deux races qu'on finit par extraire d'une manière satisfaisante.

On peut appliquer cette méthode statistique à la description des « petites espèces » de micro-organismes, algues unicellulaires Flagellées, Conidies ou spores des Champignons parasites.

Il en est de même lorsque le nombre des pièces, par exemple les fleurs d'une inflorescence, sont disposées en étages ou en inflorescences composées. Il n'y a pas alors de continuité; chaque sommet correspond à une augmentation périodique due à des influences partielles. Ainsi, dans l'inflorescence en fausse ombelle du *Primula officinalis*.

Nombre de fleurs.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Fréquences . . .		33	55	136	197	143	169	96	98	80	45	33	14	12	6	4

Il y a lieu de distinguer la variation individuelle de la variation raciale. Les feuilles d'une même plante sont loin d'être identiques, ce sont des pièces homologues; les fleurs d'une inflorescence sont souvent variées. Ainsi dans l'*Orchis Morio* le nombre des taches qu'on rencontre sur le tablier des fleurs dans chaque inflorescence est variable. En général, la variation individuelle est inférieure à la variation raciale. Tandis que chez l'*O. Morio* l'amplitude de variation individuelle oscille de 1-11 avec une moyenne oscillant de 4-6, l'amplitude raciale va de 1-45. On voit, par conséquent, que la variation individuelle est ordonnée et que chaque plante a son type spécial autour duquel oscillent les variantes.

Voici quelques chiffres :

(18.19.17.16.20.21.23.22.18.19.18.17.19) — (12.9.6.11.13.8.12.9 11.10.11) — (13.16.15.17.18.15.14.13.12) — (23.20.19.21.24.23.22) (9.8.8.7.7.6.7) — (3 5.4.5.4.4.6).

Chaque inflorescence comprend les chiffres mis entre parenthèses.

Chaque chiffre correspond au nombre des taches sur le tablier d'une fleur. Par conséquent, chaque individu (inflorescence) a une variation de ses organes homologues moins grande que celle de la race. Une inflorescence est donc une colonie de variantes au même titre qu'une association d'individus de même race. L'amplitude de la variation y étant moindre, la variabilité individuelle est donc ici l'image atténuée de la variation raciale.

Il est à remarquer que dans ce cas de l'*Orchis Morio*, quel que soit le type de la race (M = 9, 11, 13) et quelle que soit l'amplitude de la variation raciale, l'amplitude de la variation individuelle varie peu puisqu'elle n'est guère qu'entre 4 et 6. On conçoit dès lors que la variation individuelle soit plus faible dans les races à amplitude faible.

L'exemple de l'*Orchis Morio* nous montre que la race est composée d'individus qui ne sont pas eux-mêmes l'expression d'un type unique, mais le résultat de causes variées s'exprimant dans l'instabilité du type floral dans chaque inflorescence. L'individu est donc un composé ou tout au moins l'expression d'une fonction variable.

Parmi les causes qui déterminent la variabilité pendulaire, il faut citer en première ligne la nutrition. Il faut entendre par ce terme général l'ensemble des facteurs tels que lumière, chaleur, sol, situation réciproque, espace utilisable, eau, nourriture proprement dite. Sur une



Fig. 899. — *Acer campestre.* Deux feuilles représentant les extrêmes de la variation en ce qui concerne le contour du limbe (prises sur un seul arbre).

plante ramifiée l'intensité dans le développement d'un organe, d'une feuille, d'une inflorescence, dépend de la robustesse de la branche qui les porte ou de la grosseur de la feuille à l'aisselle de laquelle ils se sont

formés. Dans les feuilles ramifiées ou composées nous avons vu que le plus souvent les lobes les plus gros sont aussi ceux qui apparurent en premier lieu. De petites plantules issues de petites semences donnent souvent des plantes chétives. La saison influe aussi beaucoup sur la valeur numérique, sur l'épanouissement ou le rabougrissement des organes.

Le rôle de la biométrie est, dans ce cas, d'évaluer l'influence de chacun de ces facteurs ou la résultante de leur action combinée.

Chaque mesure, même celles qui sont relatives au σ et à A, sont sujettes à des erreurs qui sont proportionnelles, ainsi que le démontrent l'expérience et la théorie à $\sqrt{n}$, c'est-à-dire à la racine carrée du total des observations.

L'erreur moyenne ne diminue donc pas proportionnellement au nombre des observations, mais proportionnellement à la racine carrée de ces observations.

On peut aussi exprimer cette variabilité pendulaire en disposant un lot d'organes en une série linéaire d'après leur grandeur. Par exemple une troupe de soldats. La ligne qui passe par-dessus leur tête est dite de Galton, elle est à double courbure. Le plus grand nombre des individus ne s'écarte guère de la moyenne.

La variabilité individuelle est particulièrement visible dans des plantes comme le *Viola tricolor* qui porte souvent des fleurs jaunes, jaunes et bleues et uniformément bleues, ou chez les arbres dans la grandeur des feuilles et le nombre de leurs nervures. On conçoit, dès lors, la difficulté qu'il y a de définir en une diagnose courte une espèce donnée; le type des systématiciens n'est donc le plus souvent qu'une des variantes individuelles ou l'ensemble des variantes d'un individu. Dans ce dernier cas, la variabilité individuelle étant l'image affaiblie de la variation raciale, la description soignée d'un individu permet le plus souvent de reconnaître les autres individus de la même race. Dès lors, il devient évident que le descripteur qui n'a à sa disposition qu'un seul ou un très petit nombre d'individus, devra noter chaque valeur des organes homologues et ne pas les réunir dans une abstraction. Il donnera donc les mesures de toutes les feuilles et de tous les organes séparément. Ce faisant, non seulement il traduit fidèlement la nature, mais il fournit des bases utilisables pour la biométrie.

On a souvent appliqué le terme de variation au fait qu'une espèce, c'est-à-dire des collections d'individus qui se ressemblent par un ensemble de caractères, diffèrent par d'autres sans cependant avoir perdu la possibilité de se féconder mutuellement. Le systématicien distingue les espèces stables des espèces variables. Parmi ces dernières on peut citer d'abord les espèces qui varient en nature, comme le *Viola tricolor*, les Orchidées (*O. Morio, O. sambucina, Ophrys arachnites, Ophrys apifera*), puis

celles qui ont varié en culture comme les innombrables variétés de *Brassica oleracea* (choux), de *Chrysanthemum*, de Pommiers *(Pirus Malus)*, de *Rosa centifolia* (Roses), dont on connaît actuellement des centaines, des milliers de variétés.

Il est difficile de dire actuellement, sans expériences, dans quelle mesure toutes ces variétés constituent des variations proprement dites, c'est-à-dire des écarts individuels susceptibles de donner une descendance qui retourne au type ou s'il en est qui constituent des races distinctes.

Corrélation.

On dit qu'il y a corrélation entre deux valeurs, entre deux organes de la même plante ou de plantes différentes, lorsque ces valeurs sont fonction l'une de l'autre. A une variation donnée de l'une correspond une variation déterminée de la seconde. A ce propos, il ne faut pas oublier que si la valeur permettant d'exprimer un caractère était la même dans tous les organes homologues (feuilles, nervures, dents, pédicelles, etc.), la valeur de cet organe, c'est-à-dire sa longueur, sa largeur, sa surface, son poids, sa couleur, etc., s'exprimerait facilement par un point dans un système de coordonnées. Or nous savons que cette valeur varie d'un organe homologue à un autre dans le même individu et dans les individus de la race. Cet ensemble de valeurs doit donc être représenté par une ligne droite. Ainsi, quand il s'agit du nombre des taches sur le tablier d'une fleur Orchidée, par les valeurs successives : 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14.

Lorsque dans une inflorescence, par exemple d'*Orchis Morio*, on connaît l'une des valeurs, c'est-à-dire la mesure prise d'une des fleurs, déterminer la corrélation, c'est arriver à connaître la valeur de ce caractère dans une seconde fleur ou dans toutes les autres fleurs.

Mais il ne faut pas oublier qu'il s'agit en réalité non pas de déterminer la valeur réelle mais la valeur probable ou, si l'on aime mieux, la valeur moyenne. A chaque variante correspondra donc dans le même individu une valeur moyenne d'organes homologues associés. Ces secondes valeurs seront également représentées par une ligne qui est généralement une droite. Si à chaque valeur observée correspond la même valeur associée on dit qu'il y a corrélation parfaite. Si au contraire à chaque variante observée correspond une variante associée, dont la valeur est égale à celle de la moyenne, il y a régression, c'est-à-dire retour au type complet. Or ni l'un ni l'autre de ces cas n'est jamais complètement réalisé.

Pour déterminer l'indice de corrélation ou de régression, il faut établir une table de corrélation. Celle-ci s'obtient si nous choisissons

comme exemple une inflorescence d'*Orchis*, en déterminant quelles sont les valeurs associées dans chaque inflorescence; par exemple, à une fleur portant 5 taches sont associées 9 fleurs, 2 à 4, 1 à 5, 3 à 3, 2 à 6.

Ceci se répète pour chaque valeur de l'inflorescence, c'est-à-dire successivement pour chaque fleur. On établit ainsi l'association réciproque. Puis on passe à une autre inflorescence jusqu'à l'épuisement du matériel. On a ainsi établi la corrélation pour l'*Orchis Morio* de Majorque dont on a donné plus haut le polygone de variation.

Nombre des taches sur l'une des fleurs	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre moyen des taches sur les fleurs associées dans la même inflorescence	3,66	3,27	3,9	4,5	4,96	5,1.	6,14	6,4	7,7	7,5

Il s'ensuit qu'à chaque déviation de la moyenne est associée une moyenne de déviations, qui tendent vers le type moyen et ceci d'une quantité qui est voisine de la moitié de la différence que présente cette variante avec la moyenne de la race. C'est cette tendance qui prend le nom de *régression*. Dans les études faites par nous sur l'*O. Morio*, cette valeur approche de 0,5, quand la courbe de variation correspond sensiblement à la courbe théorique normale.

Mais on peut choisir des organes non homologues ou des mesures différentes, et chercher le lien qui les unit. Cette recherche n'a pas encore été faite d'une manière précise pour les végétaux. On a bien reconnu que certains caractères sont toujours liés, mais on a négligé d'établir la mesure de ce lien. Or, lorsqu'il s'agit d'étudier la variation d'une plante, il ne suffit pas de connaître la variation d'un seul caractère, mais il faudrait savoir aussi dans quelle mesure les autres caractères sont fonction du premier. Ce n'est qu'alors qu'on pourrait prétendre connaître la variation d'une race. Ce travail étant très compliqué, on ne l'a pas abordé jusqu'à présent d'une manière précise.

Pearson donne les résultats suivants en ce qui concerne l'homme :

Fémur et tibia	0,81 — 0,89
Fémur et humérus	0,84 — 0,87
Humérus et radius	0,74 — 0,84
Stature et fémur	0,80 — 0,81
Stature et index céphalique	0,08
Fémur droit et fémur gauche	0,96 etc.

autrement dit, quand on connaît la valeur d'un organe, on peut prédire la valeur moyenne d'un autre organe ou de la stature en général. Ceci nous montre que dans une mesure indiquée par le coefficient de corrélation, les organes d'un même individu sont fonction l'un de l'autre ou

les uns des autres : quand l'un varie les autres varient, tantôt d'une manière absolue, tantôt d'une façon relative.

On peut, d'une manière analogue, appliquer le problème de la corrélation à la comparaison des organes homologues des ascendants et des descendants et déterminer ainsi dans quelle mesure les caractères des descendants sont fonction de ceux des ascendants.

Voici un exemple plus simple donné par Pearson :

Pour établir la table de corrélation figurée p. 761, on a choisi 5513 paires de capsules de Coquelicot *(Papaver Rhoeas)*; chaque paire avait été détachée de la même plante. Ceci étant, on choisit de cet ensemble les paires de capsules associées qui ont cinq bandes stigmatiques sur l'une des capsules. On en trouve 12 qui appartiennent à cette catégorie. De ces 12 paires, 8 avaient sur la seconde capsule 6 bandes stigmatiques, et 4 portaient 7 bandes stigmatiques sur la capsule associée.

Si maintenant de ces 5513 paires on choisit celles qui ont 6 bandes stigmatiques sur l'une des capsules, on en trouve 113 dont l'association des capsules est la suivante :

Nombre des bandes stigmatiques	5	6	7	8	9	10	11
Fréquences	8	38	46	23	11	5	2

Dans ce tableau, les paires qui ont 6 et 6 sont comptées deux fois, une première fois pour le premier membre, une seconde fois pour le second membre.

De même si nous sélectionnons les paires qui ont 7 bandes stigmatiques sur une capsule nous en trouvons 661.

Nombre des bandes stigmatiques	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Fréquences	4	46	184	163	146	78	31	8	1

On voit clairement qu'à mesure que s'élève le nombre des bandes stigmatiques dans l'un des membres, le mode de l'autre s'élève aussi; pour 5, c'était 6 (mode), pour 7 le mode de la capsule associée s'élève à 8. La moyenne dans ce lot étant sensiblement 10, on voit que la valeur probable de chaque capsule associée tend vers la moyenne.

De même si on choisit toutes les paires où l'un des membres a 13 bandes stigmatiques, nous trouvons :

Nombre des bandes stigmatiques	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Fréquences	..	..	1	32	68	112	160	178	92	23	11

Ici, le mode est sur 12; il y a donc également tendance vers la moyenne. Ceci est le phénomène de la *régression.* Si on choisit un membre d'une paire d'associés on voit qu'à la valeur de l'un correspond une valeur de l'autre qui, en moyenne, tend vers la moyenne de toute la population.

Voici une table de corrélation qui illustre, d'après Pearson, l'exemple choisi :

Nombre des bandes stigmatiques sur la capsule associée	Nombre des bandes stigmatiques sur la capsule sujet												Total
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
5	..	8	4	..	..	..	..	..	..	..	..	..	12
6	8	38	46	23	11	5	2	..	..	..	..	..	133
7	4	46	184	163	146	78	31	8	1	..	..	..	661
8	..	23	163	390	398	279	111	75	32	4	..	..	1.475
9	..	11	146	398	554	415	250	161	68	9	5	..	2.017
10	..	5	78	279	415	514	520	240	112	27	10	..	2.200
11	..	2	31	111	250	520	770	366	160	52	9	..	2.271
12	..	..	8	75	161	240	366	252	178	35	12	..	1.327
13	..	..	1	32	68	112	160	178	92	23	11	..	677
14	..	..	..	4	9	27	52	35	23	28	12	..	190
15	..	..	..	..	5	10	9	12	11	12	4	..	63
16	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Totaux . .	12	133	661	1.475	2.017	2.200	2.271	1.327	677	190	63	..	11.026
Moyenne .	6,33	7,11	8,22	9,06	9,51	10,12	10,73	10,96	11,19	11,82	12,05	..	10,04

Le diagramme *900* exprime cette statistique d'une manière plus évidente. On a indiqué sur la ligne supérieure le nombre des bandes

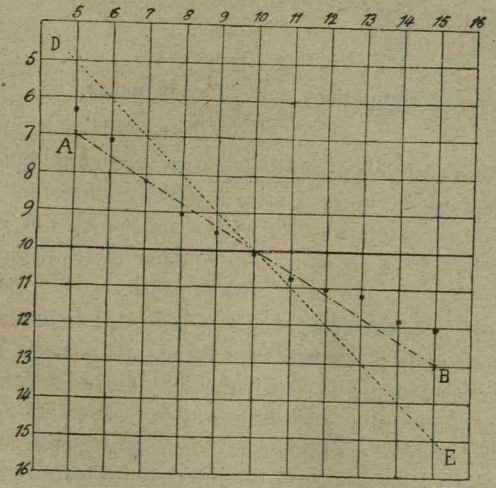


Fig. 900.

stigmatiques sur la première capsule. Les ordonnées sont exprimées en même valeur et les points indiquent les valeurs moyennes correspon-

dantes; à 5 correspond une valeur moyenne des capsules associées 6,33, à 6 une valeur moyenne de 7,11, etc.

S'il y avait corrélation parfaite, à une capsule à 5 bandes stigmatiques correspondrait une capsule associée à 5 bandes stigmatiques. S'il y avait régression parfaite à une capsule à 5, à 6, à 7 bandes correspondrait une capsule associée à 10 bandes, c'est-à-dire au type moyen.

La ligne *A-B*, obtenue par une interpolation des valeurs moyennes observées, s'appelle *ligne de régression*. C'est en général une ligne droite qui passe par la moyenne.

L'inclinaison de la ligne *A-B* est une mesure de la régression ou de la *corrélation*. On exprime cette dernière par la lettre ρ. Dans le cas décrit $\rho = 0{,}56$.

On détermine la valeur de ρ par la méthode suivante :

$$\rho = \frac{\Sigma\,(\text{dev. } x \times \text{dev. } y \times f.)}{n\,\sigma_1\,\sigma_2}$$

c'est-à-dire qu'on détermine la valeur des déviations de la moyenne tant dans le polygone de variations des organes ou des individus choisis comme sujets (x_1 x_2 x_3, etc.), que dans ceux qui sont considérés comme relatifs (y_1 y_2 y_3 y_4, etc.), chaque déviation étant multipliée par la fréquence.

n est ici la somme totale des individus ou des organes, σ_1, l'indice de variabilité du sujet et σ_2, l'indice de variabilité du relatif (donc l'associé).

Populations. — Lignées pures.

Lorsque nous établissons dans la nature une statistique quelconque, nous avons presque toujours affaire à des *populations*, c'est-à-dire à des mélanges de races ou, tout au moins, de *lignées* différentes. Depuis longtemps les botanistes se sont donné pour tâche l'étude des lignées pures.

On a reconnu, par exemple, que dans la levure de brasserie ou de vin *(Saccharomyces vini, S. cerevisiæ)* coexistent un assez grand nombre de races. Pour les séparer, il faut isoler les cellules et conserver séparément les descendants d'une seule cellule. Ceci est facilité par la propriété qu'ont ces cellules de se multiplier rapidement par bourgeonnement. On a bientôt reconnu que dans une population de levures qui paraissent homogènes au point de vue morphologique, il se trouve plusieurs races physiologiques et aussi morphologiques caractérisées par leur pouvoir fermentescible différent. On a constaté aussi que, une fois sélectionnées,

ces levures descendant d'une cellule unique se maintiennent inaltérées et constantes pendant de longues générations.

Dans l'industrie des fermentations on se sert de ces levures sélectionnées à partir d'une cellule unique; on maintient ainsi constante la fermentation qui se passe avec la précision d'un phénomène chimique.

Dans l'étude des organismes inférieurs, on ne devrait plus étudier le cycle évolutif et la variation qu'en partant d'une cellule unique.

De même dans une population récoltée dans une ou plusieurs prairies, il peut coexister, mêlées, plusieurs races, en tout cas plusieurs lignées d'inégale valeur. En général, la statistique révèle cette complexité par l'allure irrégulière de la courbe ; cette dernière présente plusieurs sommets ou se montre irrégulière et asymétrique. La plupart des courbes obtenues à partir du matériel récolté au hasard dans la nature sont ainsi à plusieurs sommets *(fig. 894)*. On peut parfois reconnaître à l'inspection du matériel l'existence de plusieurs races. C'est ainsi que, classifiant les *Orchis Morio* d'une seule localité, nous avons vu que si on groupe les individus dont le tablier présente de grosses taches médianes (fleurs 1142), la courbe de variation exprimant la fréquence du nombre des taches devient parfaitement symétrique et correspond sensiblement à la courbe théorique *(fig. 895)*.



Fig. 901. — Espèces élémentaires extraites du *Draba verna*. 1. *D. violacea* ; 2, 3 et 4. *D. scabra* ; 5. *D. subnitens* : 6. *D. majuscula* ; 7, *D. obconica* ; 8, *D. glaucina* ; 9. *D. elongata* ; 10. *D. graminea*. (De Bary-Rosen).

3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
12	21	34	41	81	117	141	174	141	125	111	80	38	21	8	1

Cependant dans une population qui est donc constituée par un mélange de races, la courbe générale peut affecter la forme d'une courbe de probabilité lorsque, et c'est ce qui arrive assez souvent, l'équilibre est établi ; les différentes lignées se sont multipliées selon la loi des chances. L'équilibre de l'ensemble s'exprime alors comme une unité biométrique alors qu'il y a mélange, ce que révèle la sélection (v. p. 765).

L'étude systématique soignée des espèces en nature a montré que des espèces qui paraissaient unes et indivisibles aux anciens botanistes, sont en réalité des collectivités dans lesquelles le botaniste moderne (Jordan) a su distinguer une foule de formes constantes. L'*Erophila verna (Draba verna)* de nos champs s'est ainsi trouvée formée par au moins 20 formes qu'on trouve souvent mélangées *(fig. 901)*. Lorsque ces formes peuvent se féconder mutuellement, le type qui en résulte est une mosaïque complexe indéfinissable sans analyse méthodique. Mais lorsque le mélange est impossible, comme dans les *Alchimilla* parthénogénétiques ou apogames des Alpes et du Jura, on peut rencontrer, coexistant sur une seule montagne, plus de 30 espèces.

Voici, d'après Buser, l'énumération des espèces (apogames) qui coexistent sur la montagne le Salève, près de Genève :

ALCHIMILLES DU SALÈVE

ALPINÆ.

1. *alpina* L.

*

2. *alpigena* Buser.
3. *nitida* B.
4. *conjuncta* Babington.
5. *petiolulans* B.
6. *chirophylla* B.
7. *floribunda* B.

**

8. *Hoppeana* Rchb.
9. *pallens* B.

PUBESCENTES.

10. *lutescens* Lam.
11. *colorata* B.
12. *plicata* B.

SPLENDENTES.

13. *Schmidelyana* B.

CALICINÆ.

14. *flexicaulis* B.

VULGARES.

15. *coriacea* B.
16. *alpestris* Schmidt.
17. *obtusa* B.
18. *glomerulans* B.
19. *racemulosa* B.
20. *multidens* B.
21. *tenuis* B.
22. *heteropoda* B.
23. *undulata* B.
24. *filicaulis* B.
25. *exigua* B.
26. *strigosula* B.
27. *pratensis* Schmidt.
28. *micans* B.
29. *subcrenata* B.
30. *crinita* B.
31. *vulgaris* L. (=*pastoralis* B).

On a dès lors reconnu que la notion d'espèce telle qu'on l'avait autrefois est une notion collective, embrassant toutes les formes qui gravitent autour d'un type choisi conventionnellement ou déterminé expérimentalement. Cette apparence s'appelle *phénotype*, type apparent.

Plus encore, comme on l'a vu à propos de l'*Orchis Morio*, chaque individu constitue à son tour une collection de variantes (feuilles, fleurs) qui sont plus voisines les unes des autres qu'elles ne le sont des variantes d'une autre inflorescence.

Mais la vraie méthode d'analyse, c'est le procédé de la *sélection à partir d'une seule semence*. Dans une population dont les individus se croisent entre eux, le résultat est un mélange des différentes tendances qui sont dans les groupes d'individus de cette foule. La question est de savoir si ce mélange de races est une fusion ou seulement une juxtaposition.

On a pu par sélection montrer que les espèces cultivées sont des composites, ce qui a été anciennement démontré à propos des Blés, des *Saccharomyces*, etc. : Si on prend une semence de *Phaseolus vulgaris* (haricot) et qu'on la sème après l'avoir pesée, on constatera que les semences que portera la plante qui lèvera sont de poids variable.

Si, dans ces expériences, les plantes issues de cette première semence se fécondent elles-mêmes, comme cela est le cas dans le *Phaseolus vulgaris*, on peut, au moyen de certaines précautions, empêcher le croisement. Si donc dans la semence choisie il y avait mélange de races, elles pourront, dans la suite, se disjoindre :

Poids de la semence choisie comme point de départ 800 milligrammes environ (grand'mère).

Poids moyen des descendants de première génération (mères) 600 millig. Ces haricots mères de première génération ont été classés dans les catégories suivantes :

Semences mères poids moyen	Descendants poids moyen	Fréquences
550-600 milligr. . .	605 milligr.	15
600-650 » . .	642 »	39
650-700 » . .	635 »	45
700-750 » . .	661 »	46
	641,9 milligr.	145

Autre exemple :

D'une semence du poids de 800 milligr. on obtient les descendants suivants : Semences mères, poids moyen 400 millig.

Semences mères poids moyen	Descendants poids moyen	Fréquences
250-300 milligr. . .	445 milligr.	40
300-350 » . .	498 »	53
350-400 » . .	453 »	164
400-450 » . .	447 »	155
450-500 » . .	434 »	103
500-550 » . .	468 »	102
550-600 » . .	454 »	95
	454,4 milligr.	712

Autre exemple :
Poids de la semence 270 milligr.
Poids moyen des semences mères 510 milligr.

Semences mères poids moyen	Descendants poids moyen	Fréquences
200-250 milligr. . .	469 milligr.	18
450-500 » . .	446 »	131
600-650 » . .	450 »	39
	449,5 milligr.	188

Poids de la semence 950 milligr.

Semences mères poids moyen	Descendants poids moyen	Fréquences
350-400 milligr. . .	572 milligr.	86
450-500 » . .	535 »	118
500-550 » . .	570 »	77
550-600 » . .	565 »	72
600-650 » . .	566 »	48
650-700 » . .	555 »	74
A. 520 milligr.	557 milligr.	475

On voit qu'en choisissant dans un matériel qui paraissait homogène et qui fournissait une courbe de variation à un sommet et symétrique, des semences dont le poids atteint 800, 270, 950, la descendance de ces lignées pures revient à un poids moyen qui est celui de la lignée de la race à laquelle appartenait cette semence. Lorsqu'on trouve dans une population un individu aberrant, on ne peut connaître la lignée à

laquelle il appartient qu'en déterminant sa descendance. On voit par exemple des semences de 800 ou 270 milligr., fournir une descendance dont le poids moyen est sensiblement le même, environ 450 milligr., tandis qu'une autre de 800 milligr. fournit une descendance à poids moyen de 641 et enfin une autre de 950 milligr. produit une lignée dont les semences ont un poids moyen de 567 milligr.

Par sélection à partir de semences isolées, on arrive donc, à propos d'un caractère considéré isolément, à une série de lignées, races pures et constantes qui paraissent ne plus pouvoir être sélectionnées pour ce qui est de ce caractère, car les écarts sont exclusivement individuels, quelque importants qu'ils soient, et leur descendance retourne au type.

Comme on vient de le voir, une espèce de *Phaseolus* (haricot) qui paraissait homogène est en réalité un complexe d'unités morphologiques relativement constantes. Lorsqu'on a trié dans la population les lignées variées et que ces dernières sont pures, les variantes observées sont simplement l'expression d'écarts individuels dus à des actions de milieux internes ou externes, de position dans l'ensemble, de défauts ou d'accélération de nutrition. Les écarts extrêmes observés retournent au type dans leurs descendants, considérés dans leur ensemble. Il y aurait ainsi limite à la sélection.

Dans le même ordre d'idées, on a, après triage selon cette méthode, essayé, mais sans succès, de faire varier la couleur des semences, l'étendue des macules du tégument séminal, d'étendre la zone colorée, etc., mais sans résultat (Semences de *Vicia sativa*, *Pisum sativum*, *Lens esculenta*, *Sinapis alba*, etc.).

Cette sélection peut se faire aussi longtemps que l'on n'a pas extrait de la mosaïque de chaque individu de la population tous les éléments hétéroclites qui ont concouru à sa production. Chez les individus en nature qui sont le produit d'une fécondation croisée, comme cela est le cas d'ordinaire, on a en quelque sorte un amalgame, une espèce d'alliage que l'analyse biologique expérimentale permet, au cours des générations successives, de dissocier en ses éléments composants.

Le nombre extrêmement considérable des variétés horticoles et agricoles est le résultat de ce triage exécuté consciemment ou inconsciemment par les éleveurs (Blé, Maïs, Tabac, Pois de senteur).

Mais même la plupart des sortes de céréales *du commerce* sont des mélanges; pour séparer ces lignées, il faut procéder à partir d'un épi, ou mieux, si possible, d'une semence unique. Si l'on ne prend cette précaution, la qualité de la récolte est variable, tandis qu'en partant du principe du seul épi, la race produira un résultat uniforme. D'ailleurs, il est difficile de maintenir pur un champ de céréales à cause des fécondations croisées.

Comment expliquer l'origine et l'existence de ces petites espèces, de ces lignées élémentaires?

Nous ne sommes pas loin de penser que, en vertu des combinaisons chimiques complexes qui entrent dans la constitution du plasma et du noyau, combinaisons moléculaires dont il existe très probablement de multiples variétés, et en vertu des modifications par lesquelles un même colloïde peut exister, il doit se former constamment des espèces d'isomères (mutations par isomérie). Parmi ces isomères, il en est qui sont tautomères, c'est-àdire réversibles, susceptibles de reprendre une des autres formes. Ce sont les variations d'une lignée pure; elles sont comme les divers états d'un corps à modifications allotropiques.

D'autres modifications sont irréversibles, comme l'est un coagulum qui ne se redissout plus dans le solvant, et qui n'a modifié qu'une partie de ses propriétés tout en conservant l'ensemble des autres propriétés. Ce seraient les innombrables races nées à l'intérieur d'une espèce polymorphe.

On aurait donc les modifications allotropiques réversibles et les modifications irréversibles, c'est-à-dire les isomères biologiques.

Sélection.

Le rôle de la sélection est donc de trier dans une population tous les isomères, irréversibles.

Prenons comme exemple le *Ranunculus bulbosus* étudié par de Vries. Dans une population de cette espèce, on constate que les fleurs ont un nombre variable de pétales. On en établit le polygone de variation en examinant chaque fois toutes les fleurs ouvertes le même jour dans une même station.

Nombre des pétales	5	6	7	8	9	10	11
Fleurs en 1886	312	17	4	2	2	0	0
Fleurs en 1887	345	25	7	0	2	0	2

Ayant transporté de cette station quelques plantes dans un jardin on constatait l'année suivante une courbe également unilatérale mais plus aplatie :

Nombre de pétales	5	6	7	8	9	10
Fleurs	133	55	23	7	2	2

La culture avait donc favorisé la production d'un nombre plus grand de pétales. — On faisait alors la sélection de manière à ne retenir que

les graines provenant de fleurs à plus de cinq pétales. Cette sélection a été continuée pendant quatre ans.

Pétales	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Fleurs	45	24	28	17	8	4	0	1	1

On voit que la courbe s'aplatit fortement. On fit maintenant une sélection portant exclusivement sur des plantes ayant des fleurs au moins à 9 pétales, les autres étant sacrifiées. Il resta 13 exemplaires dont 12 à peu près semblables.

Pétales	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Fleurs	9	17	38	62	42	32	9	3	2

La demi-courbe était donc ici remplacée par une courbe symétrique; on avait donc, par sélection, extrait de la population une race particulière. La meilleure plante (13) fut examinée à part.

Pétales	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Fleurs	0	0	1	2	3	5	6	6	4	2

Pour savoir si on pourrait déplacer encore le maximum, on procéda à une culture nouvelle provenant de toutes les fleurs de ces 13 individus. Le résultat fut le suivant :

Pétales	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Fleurs	449	574	764	855	968	814	596	316	315	37	22

Par une nouvelle sélection, basée sur un choix des individus qui étaient de meilleure croissance, on voit le sommet se déplacer vers 10.

Pétales	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Fleurs	40	52	216	165	204	215	177	104	35	8	4

Mais on ne peut déplacer ce nouveau sommet qui correspond à une race distincte ou à une autre position d'équilibre (dimorphisme).

Ainsi dans cette expérience, on a conservé les écarts au-dessus de 9 pétales. Ce faisant, on conservait tout autant les écarts réversibles, ceux qui sont simplement l'expression de la variation oscillante, que ceux qui, par leur chiffre élevé de pétales, appartiennent à des lignées polypétales. On ne saurait reconnaître dès l'abord si une variante observée est l'indice d'un écart oscillant, ou si elle appartient à une lignée distincte. L'éleveur fait donc bien s'il poursuit un but pratique de sélectionner en choisissant l'ensemble des variantes de la valeur désirée. En supprimant à chaque génération les régressions, il ne conserve que les individus qui appartiennent à la ligne désirée.

Il peut croire qu'il a réellement créé une nouvelle variété en accumulant les tendances qu'il avait su reconnaître dans la population définitive. En réalité, il n'a guère fait que le triage des lignées confondues dans le matériel initial, dans la population primitive. En nature, la fécondation réciproque amalgamant les diverses lignées, la statistique fournit des polygones ou courbes de variations qui, ou ne sont pas symétriques, ou sont seulement des demi-courbes du type étudié.

Il s'en faut de beaucoup que l'observation dans un matériel donné suffise pour reconnaître les différentes tendances possibles. On a avec beaucoup de justesse recommandé de semer les plantes sur lesquelles on veut pratiquer la sélection dans un milieu extrêmement favorable qui permette la mise en jeu des diverses possibilités. On choisit alors des plantes qui, par l'un ou l'autre des caractères, s'éloignent le plus du type habituel.

Mais cette méthode poursuivie plus loin est actuellement trop grossière; il convient de la compléter par l'établissement de *lignées à partir de semences isolées* dont on établit la descendance. Si l'autofécondation est possible, on maintiendra la pureté en empêchant par des dispositifs l'intervention des insectes et du vent. Si la fécondation croisée est nécessaire, on ne permettra le mélange qu'entre formes de même origine, fécondation geitonogame ou fraternelle.

Par sélection, on a obtenu, consciemment ou inconsciemment, les innombrables variétés des céréales, du *Brassica oleracea*, des Betteraves à sucre, des pommes de terre, etc. Dès qu'on a purifié la race, la lignée ne se mêlant plus aux autres lignées, les tendances qui la caractérisent peuvent se manifester sans entrave, sans inhibition; de là la valeur excessive que prend dans chaque lignée le caractère soumis à la sélection.

Mais il convient de se souvenir qu'il y a beaucoup d'espèces qui, tout en paraissant uniformes, présentent des races physiologiques autofertiles, autostériles ou à fécondation préférentielle (*Cardamine*, *Tradescantia*, *Vitis*, Arbres fruitiers).

Dans les alliages que sont les populations, sous l'influence réciproque des diverses tendances, ces dernières ne peuvent être que des résultantes. Leur valeur est donc diminuée fortement par l'action d'une tendance contraire ou par l'action modificatrice ou *inhibitoire* d'une tendance quelconque.

Ce sont autant de ferments, d'antiferments, de kinases, d'antikinases, d'accélérateurs de réaction, de sensibilisateurs ou de paralysants qui, réunis par l'amphimixie dans une population, lui assignent un type moyen, une allure déterminée.

Mais lorsque, par sélection, on a séparé ces différentes sortes de

plasmas, l'allure de chacun des états morphologiques correspondants se spécialise, prend une valeur particulière ou se manifeste librement. Par conséquent, il semble que la sélection ne crée rien; elle se borne à trier ce qui était mélangé; une fois purifiées, les lignées n'étant plus modifiées par les impuretés, peuvent manifester leurs caractères propres dans des conditions données.

Or, dans la nature, il en est sensiblement de même; parfois les conditions sont telles que dans une même localité peuvent coexister plus ou moins mélangées plusieurs variations d'une même espèce, dans tous les cas, plusieurs lignées. Mais si ces individus ou mieux dit leurs graines viennent à émigrer dans de nouvelles stations, ces dernières favorisent le développement des formes auxquelles ce nouveau milieu convient mieux. Grâce à cette migration, les tendances nombreuses, les lignées nombreuses qui constituent une espèce trouvent l'occasion de se développer. Nous verrons l'application de ce principe à la géographie botanique.

Mais il faut dès maintenant noter que, dans ces conditions, le milieu n'a rien créé, les formes qu'il sélectionne préexistaient. Pour peu que l'une des lignées soit transportée en un lieu où elle soit protégée contre le mélange, sa descendance constituera une forme nettement distincte du gros de l'espèce polymorphe. Les îles, les montagnes isolées, les lacs ou bassins séparés constituent autant de lieux d'isolation. Mais déjà la nature du sol, sa composition chimique ou physique, sa thermique, son humidité, son exposition vis-à-vis du soleil, des vents et de la pluie, conditions qui varient d'une station à l'autre et qui souvent changent à chaque pas, sera déterminante pour l'isolement de formes locales, stationnelles, telles que les floristes experts les ont souvent constatées.

La concurrence sera également un facteur très important : la rapidité de germination, la vigueur de la plante, l'ombre qu'elle jette sur les concurrents ou qu'elle reçoit, le pouvoir de durer plus d'une année qui la soustrait aux hasards de la dissémination annuelle, etc., seront déterminés par l'action de facteurs physiques souvent peu apparents, mais qui, dans cette concurrence réciproque entre les individus d'une même espèce, assurent le succès des uns et vouent les autres à la médiocrité et finalement à la mort.

L'hérédité.

Par ce terme, on entend une condition organique qui fait que les manières d'être morphologiques ou physiologiques passent des ascendants aux descendants.

Si les organismes étaient homogènes, cette question serait sans objet,

car une fraction de l'ensemble, si petite soit-elle, étant identique au tout, on concevrait sans peine que dans ce germe seraient toutes les propriétés du tout précédent.

Mais nous avons vu les différenciations multiples que subit l'organisme dans son développement. Or, avant d'aborder le problème proprement dit de l'hérédité, il faudrait comprendre celui de la différenciation ontogénique.

Les manières d'être successives de l'organisme à partir de la cellule initiale ne peuvent pas être considérées comme la chose essentielle; chaque manière d'être devait avoir son correspondant, son facteur, dans la cellule point de départ. Or comme nous savons que pour se développer, c'est-à-dire pour manifester toutes ses manières d'être, l'organisme dépend du milieu, humidité, chaleur, oxygène, etc., nous pouvons sans crainte de nous tromper dire que les manières d'être de la plante dépendent en grande partie du milieu. Mais comme les germes des différentes plantes, quelle que soit leur similitude apparente, ne se comportent pas également vis-à-vis des mêmes conditions de milieu, c'est que dans ces germes il y a quelque chose (facteur) qui est cause de cette différence de réactivité. Or jusqu'à présent il n'a pas été possible de pénétrer plus avant dans la nature de la différenciation qui existe dans les cellules germes. Nous ne pouvons à l'inspection reconnaître en quoi le germe (œuf) de chêne rouvre diffère de celui du chêne vert.

Cependant, ainsi qu'il se montre plus loin, nous avons le moyen d'analyser la composition de ces germes qui contiennent les facteurs de la morphologie, facteurs dont l'action sur le corps peut être facilitée par le milieu, accéléré par les catalysateurs ou même inhibé. L'apparence extérieure d'une plante (l'expression) ne nous fournit que le phénotype; pour connaître son type, il faut étudier sa descendance par les moyens déjà indiqués et par ceux dont il va être question.

On a donc supposé que dans les germes des différentes plantes sont des molécules organiques différentes ou des collections de corpuscules (déterminants), dont l'arrangement réciproque ou la nature peut varier d'un germe à un autre (facteurs). Presque tous les auteurs modernes qui se sont occupés de ces questions admettent, au moins comme hypothèse de travail, cette multiplicité des corpuscules spécifiques dans les germes.

Mais il faut que l'étudiant sache bien, dès le début, que chacune des diverses manières d'être d'un organisme, et plus particulièrement ce qu'on a nommé les caractères, ne sont pas tous nécessairement représentés dans le germe par des particules ou des arrangements distincts.

Quand même comparaison n'est pas raison, je choisis l'exemple suivant : La trigonométrie nous apprend que dans les fonctions circu-

laires une augmentation progressive de l'angle détermine des changements de valeurs du sinus, du cosinus, de la tangente et de la cotangente. La valeur croissante de l'angle fait croître certaines valeurs, tandis que d'autres décroissent; après avoir atteint une certaine limite les valeurs qui s'étaient accrues décroissent, et vice versa.

Le raisonnement nous dit, par conséquent, que plusieurs des caractères manifestés durant l'ontogénèse peuvent dépendre d'une même cause profonde, germinale (facteurs), alors même que les variations du milieu externe auraient sur eux des actions en apparence contraires. Dans l'exemple choisi tout le monde sait que chacune de ces valeurs trigonométriques est fonction des autres; il y a donc, non seulement une cause unique, l'accroissement de l'angle, mais dépendance mutuelle.

En biologie, l'étude de la corrélation nous apprendra la valeur de ces dépendances dans un cas et une condition donnés. Pour connaître le lien qui unit chacune de ces valeurs, il faudrait établir leur corrélation durant toute l'ontogénèse. Or des recherches de ce genre n'ont jamais été faites systématiquement. Les études sur le développement au point de vue biométrique sont encore extrêmement rares.

Quoi qu'il en soit, au fur et à mesure que l'évolution ontogénique a lieu, de nouveaux caractères viennent s'ajouter aux précédents, caractères des feuilles, des bractées, des fleurs, des fruits. On a supposé que ces successives manières d'être proviennent des quantités différentes de déterminants répartis à chaque période; dans l'œuf, il y aurait la totalité des déterminants, dans les tissus embryonnaires issus de l'œuf il en serait de même, mais dans les cellules dérivées, il y aurait répartition des déterminants. Une cellule ne serait absolument spécialisée que lorsqu'elle n'aurait plus reçu qu'une catégorie de déterminants. Il se ferait ainsi durant l'évolution ontogénique une sélection de déterminants par catégories. En fin de compte, le triage serait effectué et la différenciation, qui en est la manifestation extérieure, serait complète.

Cette théorie simple est séduisante, mais elle ne tient pas compte du fait que chez les végétaux la partie, et souvent une partie quelconque, peut reproduire l'ensemble (v. *fig. 418*). Par conséquent, si une fraction de racine, de pétiole ou de feuille contient tout ce qui est nécessaire pour être le point de départ d'un individu complet, c'est qu'il y a en elle l'ensemble des déterminants supposés.

Les botanistes ne peuvent donc admettre (pour les cas habituels) la théorie de la distribution inégale des déterminants. La différenciation morphologique a sa raison d'être autre part.

L'idée la plus plausible est que la différenciation est fonction de la nature de la cellule germe (des facteurs ou déterminants qui y sont contenus), du nombre des cellules et de l'environnement. En effet, une

association de cellules n'est pas vis-à-vis du milieu dans les mêmes conditions qu'une cellule unique; les cellules de la périphérie sont plus accessibles à l'action des gaz et de la lumière que celles de la profondeur; les fonctions qui s'effectuent dans un organe ont un retentissement médiat ou immédiat dans le reste de l'organisme. De là l'importance du lieu.

C'est avec raison qu'on montre souvent l'influence des traumatismes; l'enlèvement des bourgeons terminaux détermine l'évolution des bourgeons axillaires; la disparition des rameaux longs du *Berberis* détermine la production de feuilles épineuses sur les rameaux courts qui s'allongent; l'enlèvement des folioles de la feuille de *Pisum sativum* détermine la transformation des vrilles en folioles, etc.

Dans les associations connues sous le nom de Lichens, des Champignons emprisonnant des Algues sous l'influence de la lumière se disposent en organes foliacés. Dans ces Lichens, la morphologie dépend de l'association et aussi de la nature des associés (v. p. 421). Dans les galles, la morphologie des hyperplasies produites dépend aussi d'une part de la nature de la plante attaquée, mais tout autant de la qualité de la piqûre (v. p. 424).

On ne saurait donc prétendre que la manière d'être des Champignons Lichens dépend uniquement de la nature des déterminants mycéliens; la morphologie de ces plantes ne serait pas ce qu'elle est sans l'influence directrice qu'exerce la présence des commensaux, les Algues. Autrement dit, c'est faire fausse route que d'essayer de ramener chaque manière d'être du végétal à un ou plusieurs déterminants protoplasmiques indépendamment des actions incidentes multiples qui peuvent et doivent agir sur eux.

Mais d'autre part, le même environnement faisant se dérouler d'autres successions dans l'évolution des divers êtres, la preuve de la différenciation profonde du plasma germe est facile à faire.

Lorsque la science de la phylogénie sera plus avancée on substituera à la notion de déterminant celle de substances actives, de catalysateurs. Les expériences dont il a été question (v. p. 526) montrent que le suc de chaque plante contient des corps ferments spécifiques. L'immunité, c'est-à-dire la propriété que possèdent beaucoup de végétaux de résister à des champignons parasites, alors que d'autres succombent, est du même ordre. On a vu également que des différences sexuelles qui sont d'ordre inférieur à celles qui séparent les espèces, sont parfois accompagnées d'une différence dans la qualité des ferments (*Mucor hiemalis* + *M. hiemalis* —, v. p. 649). Sans nul doute, l'étude des ferments et des substances qui leur ressemblent permettra dans la suite de ramener bien des morphoses à des facteurs déterminables.

Néanmoins, l'influence du milieu dans le développement ontogénique ne saurait être mésestimée. On a vu, dans le chapitre consacré à la morphogénèse, la dépendance étroite de la forme vis-à-vis du milieu. Mais comme les morphoses, photo, hydro, chimiomorphoses ne constituent que des cas particuliers, des états possibles, et qu'il y a réversibilité, c'est-à-dire retour déterminé à chacune des morphoses initiales, lorsqu'on met la plante dans des conditions données, ces différentes manières d'être ne sont par conséquent que les divers aspects d'un même matériel soumis à des actions différentes (fluctuations). On peut se demander alors si ces divers aspects mis en jeu par des causes variées ont un correspectif dans le plasma. Si, par exemple, les feuilles divisées, ramifiées des *Batrachium* (Renoncules aquatiques) et les feuilles faiblement lobées, entières ou réniformes du type nageant, ont dans le plasma un déterminant unique pour les deux et à évolution autre selon les circonstances. Qu'il y ait un lien entre ces deux formes extrêmes, cela se voit par les états intermédiaires; mais nous ne savons pas si ce lien est réel ou seulement apparent. Pour résoudre ces questions excessivement compliquées, on étudie le problème de la transmission des caractères, l'hérédité.

La question la plus simple est celle-ci : Dans quelle mesure le descendant ressemble-t-il ou est-il dissemblable aux ascendants? Cela revient donc à une question de corrélation entre descendants et ascendants. On suppose dans cette question comme connus (s'il s'agit d'une descendance par amphimixie) la totalité des descendants de la génération étudiée, leurs ascendants immédiats, père et mère (2), les ascendants grands-parents (4) et arrière-grands-parents (8), et ainsi de suite. Or il est rare qu'on possède un « studbook » de cette sorte; en outre, même si on le possédait, on n'aurait noté ni la difficulté à le faire scientifiquement ni la valeur exacte de tous les caractères. D'ailleurs, s'il y a une loi à trouver, il faudra tout d'abord connaître sa précision en ce qui concerne les premiers termes, parents, grands-parents, et dès lors déduire la valeur de l'hérédité en fonction de générations plus éloignées.

On peut simplifier le problème en choisissant une plante Phanérogame chez laquelle l'autofécondation soit possible de manière à éliminer un apport étranger. On part d'une seule semence, ou, comme dans l'étude des levures, on procède à partir d'une seule cellule.

Or nous avons constaté plus haut que, dans les lignées pures, la régression est totale ou sensiblement complète. Les variantes exhibées par les descendants sont des écarts individuels apparents; les extrêmes positifs ou négatifs ont une descendance qui, considérée dans son ensemble, retourne à la moyenne de la lignée pure. La descendance de *lignée pure* par autofécondation se comporte donc comme la descendance

par bourgeonnement ou par éclats *(Saccharum officinarum, Solanum tuberosum)*, qui se maintient indéfiniment identique. Les différences observées entre les descendants de cette sorte sont de même ordre que celles observées entre les feuilles d'un même arbre. Toutes ont en elles la même potentialité, mais leur apparence ne nous renseigne pas sur les possibilités cachées dans leur plasma.

Si nous pouvions prouver que toujours les lignées pures ou les lignées par bouture ou éclats sont invariables, la constance absolue de la race serait démontrée. Mais plusieurs faits indiquent que dans le cours de l'évolution végétative ou de la sporogénèse d'une race pure peuvent apparaître *(sport, variation spontanée, mutation, rogues)* des modifications importantes qui ne présentent plus de régression et sont par conséquent héréditaires.

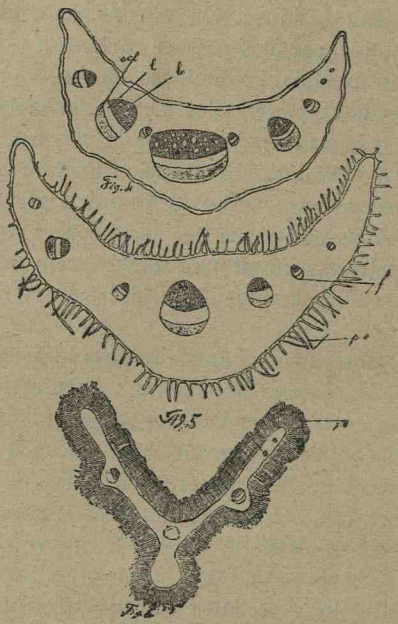


Fig. 903. — *4*, Section transversale dans une feuille de *Senecio adonidifolius*; *scl*, sclérenchyme; *l*. liber; *b*, bois. *5*, *id.*, dans la feuille de l'hybride *Senecio adonidifolius* × *leucophyllus*. *6*, *id.*, dans la feuille de l'autre parent; *Senecio leucophyllus*.

Si, par exemple, on cultive des levures pures, issues d'une seule cellule, à une température élevée, on obtient une race expérimentale asporogène qui, pendant de longues années, s'est maintenue constante. Voilà donc un exemple bien constaté d'une conversion complète sans retour au type. Mais, dans les circonstances habituelles mêmes, on a pu constater d'une façon indubitable le dédoublement d'une levure (issue d'une seule cellule d'après la méthode Hansen) en deux races physiologiques, qu'on peut ensuite isoler. Ainsi la levure *Saccharomyces turbidans*, cultivée à basse température, a donné naissance à deux catégories de cellules : les unes produisent une fermentation haute, les autres une fermentation basse c'est-à-dire s'élèvent au-dessus du liquide pendant la fermentation ou se déposent rapidement. Le même résultat a été obtenu à partir d'une levure « Carlsberg II ». Voir aussi « Mutations ».

En général, cependant, si les conditions se maintiennent ou si elles changent, il n'y a pas de conversion, la variabilité n'amène à aucune déviation permanente; il y a retour au type.

Nous avons vu plus haut combien il est malaisé de définir ce que c'est qu'un caractère. En supposant pour un moment que les caractères ne sont que la manifestation externe de potentialités cachées (des facteurs) dans le noyau ou le plasma, liées peut-être à des corpuscules définis, la première question qui se pose est de savoir si, dans la transmission, ces potentialités, ces déterminants sont indissolublement liés. Autrement dit, la mosaïque formée par l'ensemble des caractères d'une plante, tels qu'ils nous apparaissent à l'état adulte (expression), se maintient-elle dans la descendance ?

La question importante est donc celle-ci : les caractères des ascendants se répartissent-ils aux descendants selon les principes du mélange et des dilutions ? (Théorie du sang.) L'ensemble des descendants participe-t-il au capital héréditaire dans la même proportion déterminée par le degré d'ascendance et de parenté ou bien y a-t-il distribution inégale de ces caractères aux descendants ?

Il suffit d'examiner dans l'humanité la transmission de caractères frappants pour saisir le principe de l'hérédité. Ainsi le fait de posséder six doigts aux mains comme aux pieds (hyperdactylie) ne se retrouve en France que chez une personne sur 20.000. Si cette probabilité se maintenait dans la descendance, à la première génération l'hyperdactylie serait de 1/20.000, à la seconde 1/20.000 $\times$ 20.000 = 400.000, etc. Mais en réalité, l'hyperdactylie réapparaît sans interruption, tantôt chez les uns, tantôt chez d'autres descendants. Le caractère ne se perd donc pas, ni pour des raisons de probabilité résultant d'actions incidentes, ni par fusion dans le mélange du creuset des générations successives.

Pour étudier ce phénomène, on se sert d'une méthode d'analyse, l'analyse biologique par le procédé de l'hybridation.

Analyse biologique (Hybridation — Croisements).

Pour déterminer le rapport qui existe entre les déterminants supposés et les caractères apparents et leur transmission on a recours à l'hybridation. C'est-à-dire qu'on a croisé des plantes appartenant à des individus, à des races, à des espèces ou même des genres différents.

Le plus souvent le croisement réussit entre espèces voisines ; mais parfois l'aversion sexuelle est telle que l'on n'a jamais pu combiner le poirier et le pommier. Au contraire, chez les Orchidées, les hybrides entre genres différents ne sont pas rares.

En ne parlant que des hybrides entre espèces voisines, différant par un certain nombre de caractères, on constate tantôt que le produit est

intermédiaire, c'est-à-dire que les nouveaux caractères sont comme la résultante des deux caractères opposés. Ainsi, dans l'hybride de l'*Eu-*



Fig. 904 — *a*, feuille de l'*Euphrasia salisburgensis* ; *b*, feuille de l'hybride ; *c*, feuille de l'*Euphrasia minima*.

phrasia salisburgensis et l'Euphrasia minima (v. fig. 904, 905) ou l'hybride entre *Gentiana lutea* et *Gentiana purpurea*. Les figures nous

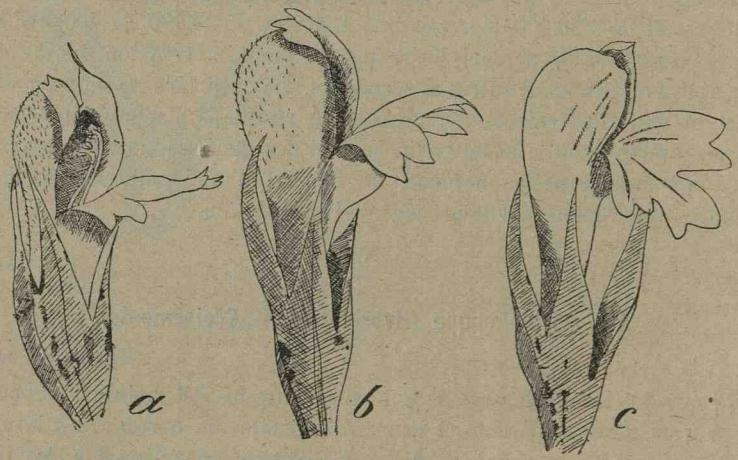


Fig. 905. — *a*, fleur de l'*Euphrasia minima* ; *b*, fleur de l'hybride ; *c*, fleur de l'*E. Salisburgensis* hybride, abondant au Famelon (Ormonts).

donnent également la même impression pour des Seneçons, des Sorbus *(Sorbus Aria* × *Sorbus Aucuparia) (fig. 906)*, les *Cirsium (fig. 907)*. Tantôt il y a juxtaposition des caractères ; alors on reconnaît l'influence de deux parents *(Vitis, Cistus salviæfolius* × *hirsutus)*, ou enfin les hybrides ressemblent exclusivement à l'un des ascendants. C'est comme

s'il ne s'était fait aucun mélange. (Hybrides des *Fragaria*, faux hybrides sans croisement de Millardet).

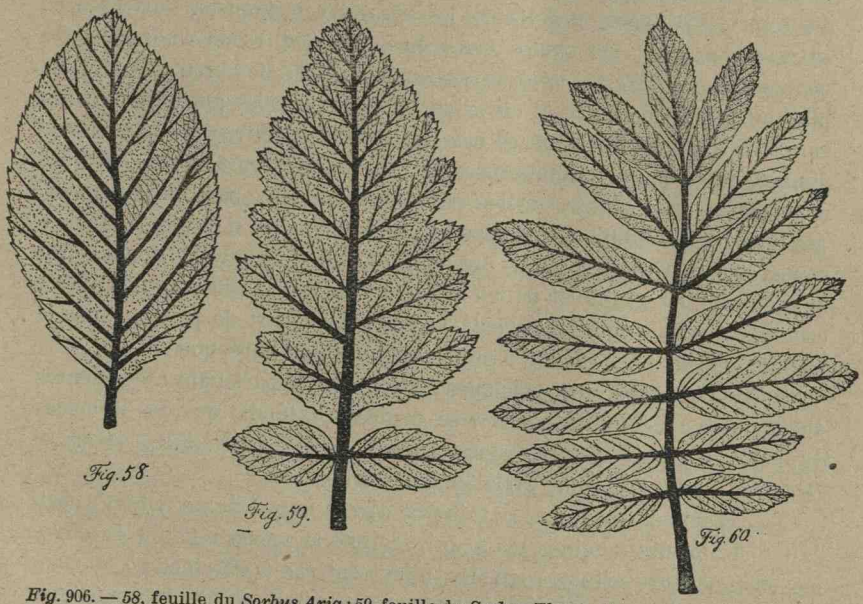


Fig. 906. — *58*, feuille du *Sorbus Aria*; *59*, feuille du *Sorbus Thuringiaca* (*aria* × *Aucuparia*;) *60*, feuille du *Sorbus Aucuparia*.

Lorsque le produit paraît intermédiaire cela vient ordinairement de ce que dans l'association nouvelle tantôt l'un des caractères, tantôt l'autre

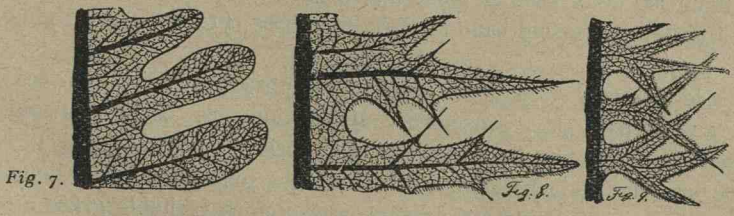


Fig. 907. — 7. Portion de feuille du *Cirsium oleraceum*; 8, *id.* du *Cirsium hybridum* (*C. oleraceum* × *palustre*); 9, *id.*, du *Cirsium palustre*.

de chaque espèce l'emporte comme importance; il domine. L'hybride prend alors une apparence intermédiaire par la combinaison de caractères nombreux tirés des deux parents, sans qu'il y ait nécessairement égalité dans la manifestation de chaque paire de caractères homologues.

Les hybrides sont féconds, peu féconds ou stériles. Très souvent on observe que dans l'anthère des hybrides les grains de pollen sont mal formés, rudimentaires ou peu nombreux. De même, le sac embryonnaire des hybrides est souvent déformé, les appareils incomplets. Parfois il ne se développe pas; les ovules eux-mêmes peuvent rester rudimentaires ou monstrueux. Mais à côté de ces exemples très nombreux de stérilité plus ou moins accentuée, il en existe chez lesquels les appareils sexuels sont bien conformés. Dans ce cas, les hybrides peuvent se féconder et donner une postérité nombreuse. Il faut bien examiner ces hybrides dits stériles, sans doute stériles parce que les deux parents ont amené des facteurs d'inhibition, et ne pas les rejeter sans un minutieux examen, car si quelques semences se forment à côté d'un grand nombre qui avortent, ou des grains de pollen qui pourront être utilisés pour d'autres croisements, ils pourront devenir le point de départ de plantes dont la fertilité devient plus grande dans les générations subséquentes.

On connaît des hybrides fertiles d'Orchidées appartenant à des genres différents à ovules ou à pollen bien conformés, tandis que des hybrides d'expèces excessivement voisines comme *Brassica Napus* (Navet) et *Brassica campestris* sont parfaitement stériles.

Les végétaux apogames paraissent devoir leur origine à une hybridation de formes voisines mais qui, malgré le même nombre de chromosomes de leurs cellules sexuelles, n'arrivent pas à effectuer au moment de la sporogénèse la réduction chromatique. C'est un cas intermédiaire entre la plante à disjonction sexuelle lors de la maturation des tétramitoses réductionnelles.

Le croisement réciproque, c'est-à-dire $A♀ \times B♂$ ou $B♀ \times A♂$ est ordinairement identique; cependant, chez des *Oenothera* les croisements dans les deux sens ne sont pas toujours identiques. C'est que ovules et pollen ne portent pas toujours les mêmes caractères (voir plus loin).

Il y a le plus souvent dans les générations subséquentes des hybrides, retour aux types, par conséquent disjonction des caractères qui paraissent confondus ou juxtaposés dans l'hybride.

Cette branche de la botanique expérimentale, pratiquée depuis longtemps par les horticulteurs est devenue une science véritable grâce au travail et à la méthode des Gaertner, Naudin, de Vilmorin, Mendel, Bateson, Correns, Miss Saunders, Punnet, Tschermak, de Vries, etc. On trouvera dans leurs travaux les détails qui manquent ici.

Les expériences ont porté tout d'abord sur ce qu'on appelle des espèces élémentaires, c'est-à-dire sur des races voisines qui ne diffèrent que par un ou peu de caractères constants. L'exposition de la méthode et des résultats fera comprendre combien l'étude devient compliquée

lorsqu'il s'agit de croiser des plantes qui diffèrent par un nombre de caractères plus grand que 4.

L'hybridation d'espèces linnéennes ou d'espèces déjà hautement différenciées est susceptible de nous montrer jusqu'où peut aller l'affinité sexuelle; elle peut avoir un intérêt pratique, mais le problème est actuellement si compliqué qu'il n'est pas susceptible d'être analysé rationnellement. Il vaut donc mieux, dans un domaine aussi fructueux que celui-ci, commencer par les éléments et bâtir avec méthode et sûrement.

Dans les études de ce genre, il convient de ne travailler que dans des conditions connues, c'est-à-dire de s'assurer qu'un pollen étranger n'a pu intervenir. On obtient cette garantie en protégeant les fleurs des plantes dans lesquelles on expérimente par des enveloppes de papier semi-transparent qui les isolent.

Monohybrides mendéliens.

Les *hybrides* dits *mendéliens* ou hybrides d'espèces élémentaires sont particulièrement intéressants à ce point de vue. Leur étude nous permettra d'exposer la théorie actuelle sur la disjonction des caractères et leur distribution numérique dans la descendance.

Il y a beaucoup de variétés de pois *(Pisum sativum)*, chacune d'elles étant constante. Il en est dont les semences, quand elles sont mûres, ont une couleur jaune, d'autres sont vertes; ces mêmes semences mûres sont rondes, ou sont rugueuses, ridées. D'autres variétés de pois, cultivées dans des conditions ordinaires n'atteignent qu'une hauteur de 45-60 cm., tandis que d'autres atteignent 2 m. à 2,20 cm.; les fleurs dans cette espèce sont rouge pourpre, violacées ou blanches.

Au début, on choisit tout d'abord un seul caractère pour en étudier la transmission dans la descendance. Prenons l'exemple suivant :

Si on combine une variété de pois à semence verte (♀) avec une variété à semences jaunes (♂), les légumes issus de fleurs ainsi fécondées ne donnent pas de semences vertes comme on pourrait s'y attendre, mais exclusivement des pois jaunes. On en tire comme conclusion que le caractère paternel seul apparaît (caractère dominant), alors même que les semences sont produites par la plante mère. Mais il faut se rappeler que la couleur dépend des cotylédons, donc de l'embryon, lequel est le produit de l'union de deux gamètes. L'embryon, à ce point de vue, rappelle exclusivement le père. Il n'y a pas d'intermédiaire.

Or comme nous savons que l'embryon dérive de l'œuf et que l'œuf est formé par la mère, il devient évident que le caractère maternel a été dominé (caractère dominé ou appelé aussi récessif) par celui du père. C'est l'hybride sans mélange durable, l'*hybride mendélien*. Toutefois, il

convient de remarquer que le croisement inverse (jaune ♂, vert ♂) donne le même résultat, le caractère jaune domine.

Si maintenant, on sème ces pois jaunes et qu'on empêche la fécondation croisée, car ces plantes peuvent se reproduire facilement par autofécondation, on voit que les plantes qui lèvent porteront des légumes (issus d'autofécondation), dont une partie des semences seront jaunes et les autres vertes (ceci dans le même légume).

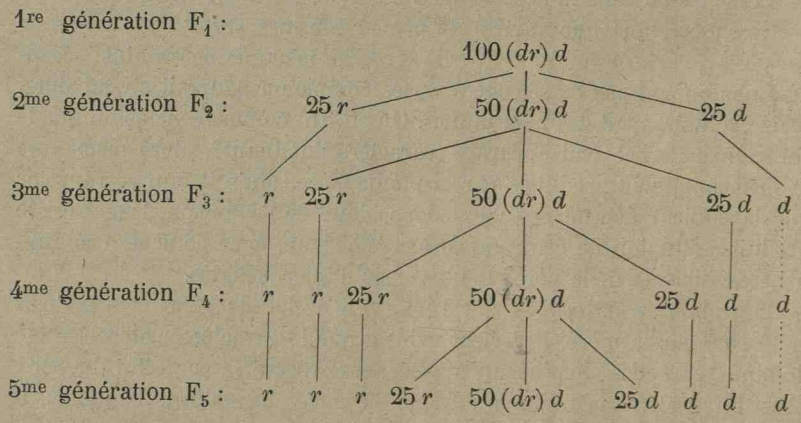
La proportion des jaunes et des verts est ordinairement 3 : 1 . — Si alors on sème ces semences vertes et que les plantes issues se fécondent par autofécondation, les légumes qui en résultent ne portent que des semences vertes, et ainsi de suite pour les verts à chaque nouvelle génération.

Les autres graines, les jaunes (75 % du total, 3 : 1) qui présentent le caractère dominant étant semées, une partie des plantes qui en résultent et qui s'autofécondent produisent de nouveau des légumes dans lesquels on retrouve cette même disjonction dans les légumes (semences vertes et semences jaunes), mais une partie de ces semences jaunes de première génération fournit également des plantes qui, après autofécondation, ont dans leur légume des semences jaunes exclusivement et leurs descendants également. C'est ici qu'il s'agit de se souvenir de cette règle de noter chaque semence *à part* et d'en étudier la descendance (v. p. 765).

Il est d'usage actuellement de nommer les générations successives provenant d'hybridation : F_1 pour le premier croisement, c'est-à-dire première génération filiale, les générations successives sont F_2, F_3, F_4, etc. Les parents seront P♀ P♂.

d = dominant; r = récessif, c'est-à-dire caractère dominé et caché pendant une période ou plus longtemps, mais qui réapparaît; dr = hybride dans lequel seul apparaît le caractère d.

Le triage des caractères s'effectue successivement d'après le schéma suivant :



Dans la colonne centrale on a mis entre parenthèse la formule réelle et hors de la parenthèse le caractère exprimé (phénotype).

Autrement dit, à la seconde génération 25 % des semences portaient le caractère caché à la première, le caractère récessif, et ces semences n'étaient plus des hybrides, car dans la suite leurs générations successives restaient pures. Au contraire, des 75 % des semences jaunes 25 % seulement étaient de race pure (*d*) et donnaient indéfiniment des descendants purs (jaunes), 50 % quoique jaunes étaient hybrides (*dr*)*d*, car on remarque que dans leurs descendants les caractères antagonistes se disjoignent selon le schéma précédent. On conçoit dès lors que le nombre des semences hybrides aille toujours en diminuant.

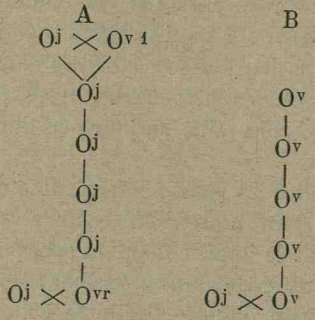
Nous avons vu que chez les plantes supérieures comme chez les inférieures, la production d'un nouvel être, par amphimixie, résulte de l'union de deux gamètes : le gamète mâle ou spermatozoïde et le gamète femelle ou oosphère. Nous savons aussi que chez les plantes supérieures le gamète mâle est contenu dans le grain de pollen, la microspore, le gamète femelle dans la mégaspore ou sac embryonnaire. Ce dernier étant unique dans chaque ovule, nous pourrons pour simplifier dans la suite appeler gamètes le grain de pollen et l'ovule.

Le produit de l'union des gamètes est appelé *zygote*. Par extension, on peut conserver ce terme pour l'embryon résultant de l'amphimixie, de même pour la plante qui se développe à partir de l'embryon et qui est par conséquent la zygote ontogénétiquement évoluée. On appellera *homozygote* l'œuf fécondé, puis par extension l'embryon, la plantule et la plante adulte, produit de l'union de deux gamètes à caractères compatibles non antagonistes; l'*hétérozygote* sera le produit de l'union de deux gamètes à caractères antagonistes.

Cette règle que les semences à cotylédons verts à F_2 sont des homozygotes, tandis que les jaunes des F_2 sont des hétérozygotes pour une bonne part s'est vérifiée d'une manière remarquable. Le résultat obtenu par sept observations différentes et comprenant près de 30.000 semences examinées a fourni une proportion de verts récessifs pour F_2 de 25,1, pour F_3 24,8, F_4 24,9. Cette proportion se maintient jusqu'à la 6me génération. Les jaunes ainsi obtenus sont donc toujours partiellement des hétérozygotes, lesquelles *ne donnent jamais une descendance constante.*

Or, ce qui frappe le moins prévenu, c'est que les expériences mendéliennes sont en contradiction frappante avec la loi de la contribution ancestrale qui veut que le descendant soit déterminé par l'ensemble de ses ascendants, selon une valeur décroissante à mesure que les ancêtres sont plus éloignés, c'est-à-dire parents, grands-parents, arrière-grands-parents et ainsi de suite. Pour vérifier s'il en est bien ainsi malgré l'ap-

parente négation fournie par les expériences mendéliennes, on peut faire l'expérience suivante : prendre au cours d'une série d'expériences sur l'hybridation un vert, c'est-à-dire un pois vert récessif de 5me génération, c'est-à-dire un vert qui n'est apparu par disjonction qu'à F_5; prendre d'autre part un pois vert qui a une ascendance verte pure depuis beaucoup de générations selon le schéma suivant :



Il est évident que si l'ascendance complète a une influence, le croisement de V récessifs (extraits des jaunes) × J et V purs, c'est-à-dire descendants depuis plusieurs générations de verts × J, sera différent puisque pendant cinq générations V^r a eu des ascendants jaunes, tandis que V^p n'a eu que des ascendants verts. Cependant, l'expérience répétée montre que le résultat est le même. Il devrait y avoir moins de verts dans F_2 de A que dans F_2 de B, ce qui n'est pas.

On aurait obtenu les mêmes résultats si au lieu d'utiliser des pois différents par la couleur des semences on s'était attaché à examiner la transmission du caractère de la taille. Comme dans le cas précédent, il importe peu que ce soit le père ou la mère qui porte l'un ou l'autre des caractères, les deux combinaisons A♀ × B♂ et A♂ × B♀ donnant *ici* exactement les mêmes résultats. Ainsi à la première génération du croisement de pois nains avec des pois de haute taille toutes les plantes étaient de haute taille. Récoltant les semences, les semant l'année suivante, on observe que dans la descendance apparaissent des plantes naines et des plantes hautes. Mais chaque plante est naine ou haute, soit : 1064 plantes dont 787 hautes et 277 naines, soit 3 : 1 comme dans le cas précédent. De même aussi l'année suivante les plantes de la génération F_3 furent examinées. Les plantes naines ne fournirent que des

[1] Dans ce schéma on n'a pas donné la disjonction des pois jaunes à chaque génération; on a simplement indiqué que les pois jaunes successifs dont il est question étaient des hétérozygotes puisque à chaque génération par autofécondation ils donnaient une proportion de verts (1/4). Oj = jaunes; Ovr = vert récessif de première apparition. — Ov = vert de toute ancienneté.

naines, elles étaient donc pures; les plantes hautes, au contraire, n'étaient pas toutes identiques. Les unes fournirent des semences (il y en a toujours plusieurs par légume et souvent plusieurs légumes par plante) qui

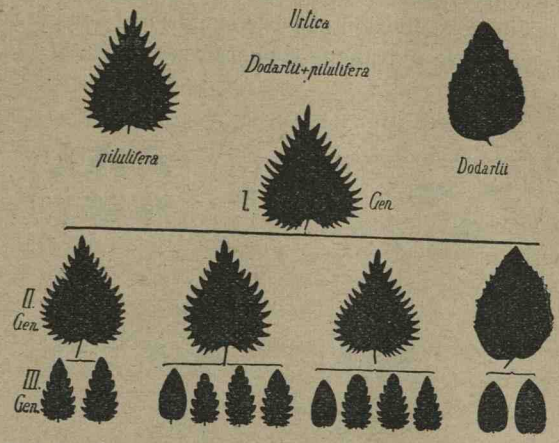


Fig. 908. — Schéma montrant la dominance, puis la disjonction dans un hybride mendélien : *Urtica Dodartii* × *Urtica pilulifera*. *I, Gen*, première génération (Hybride Fr.); *II, Gen*, deuxième génération (Hybrides Fr.), il y a disjonction. *U. Dodartii* est récessif; *III, Gen*, montre la descendance des homozygotes (pures) et des hétérozygotes (les deux groupes du centre.)
(D'après CORRENS.)

toutes donnèrent naissance à des plantes hautes. Ces porte-graines étaient donc pures. D'autres, au contraire, fournirent des semences en apparence égales aux premières mais cependant inhomogènes, puisque les unes levèrent en plantes naines et la majorité en plantes hautes. Ici encore, la proportion était 3 pour les hautes et 1 pour les naines. Les hautes étant à leur tour en partie pures et en partie hybrides, selon le schéma donné.

Hypothèses cytologiques relatives à la génétique.

Pour expliquer la disjonction dont il a été question, on est forcé d'admettre que, vers la maturation sexuelle, c'est-à-dire avant que ne soient formés les grains de pollen et les sacs embryonnaires, les microspores et les mégaspores, il se fait une disjonction des caractères, de telle façon qu'une partie des microspores sont du caractère paternel et l'autre du caractère maternel; il en serait de même pour les mégaspores.

Or, nous avons vu plus haut que, dans les archidies où se forment les tétrasporanges, lors de l'apparition des spores il y a réduction chro-

matique. Nous avons dit qu'au premier stade, dans lequel en réalité chaque chromosome est bivalent, cette réduction n'est qu'apparente; elle résulte de l'accolement de deux chromosomes univalents. A la seconde cinèse, chaque chromosome bivalent paraît se diviser longitudinalement, alors qu'en réalité cette division consiste simplement dans le décollement des deux chromosomes univalents temporairement réunis (v. *fig. 909*).

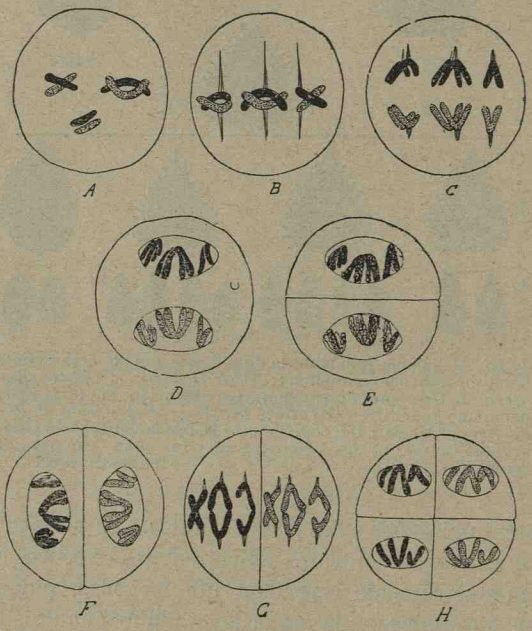


Fig. 909. — Réduction chromatique dans les cinèses de maturation (tétrasporange de Spermaphytes). (D'après GRÉGOIRE.)

Ces chromosomes vont maintenant se distribuer dans les cellules filles, tétraspores *(fig. 909)*.

La fécondation consiste principalement dans l'union en une zygote de deux noyaux équivalents, le noyau du spermatozoïde et celui de l'œuf. Chaque noyau sexuel, chaque gamète, et, par extension, chaque tétraspore contient dans sa chromatine un nombre défini de chromosomes *n*. A la fécondation, l'union des deux noyaux additionne les chromosomes; les cellules de l'embryon et de toute la phase sporophyte qui en dérive possèdent des noyaux à 2 *n* chromosomes. Cette phase nommée zygote est donc *mixte*. Si maintenant, on suppose qu'à chaque division une même quantité de substance chromatique paternelle et maternelle est dévolue aux noyaux fils et que cette substance soit liée à la permanence de chro-

mosomes, chaque noyau de la plante possédera *n* chromosomes paternels et *n* chromosomes maternels, associés mais non fusionnés.

On illustrera cette théorie par l'exemple suivant :

Dans le tétrasporange qui s'apprête à diviser son noyau on voit (sur le matériel fixé) tout d'abord le ruban chromatique mince enroulé disposé régulièrement dans tout l'espace nucléaire. Dans une seconde phase, ce peloton se contracte comme par une espèce d'*agglutination*. A ce moment nommé *Synapsis*, le peloton plus ou moins serré entraîne encore le nucléole et laisse un gros espace vacuolaire dépourvu de chromatine.

Il n'y a pas encore à ce moment de segmentation visible du spirème contracté. Mais on s'aperçoit bientôt que le nombre des tours du spirème a diminué et que les tronçons qui commencent à s'individualiser sont le résultat d'un accolement de deux cordons qui très souvent sont enroulés l'un sur l'autre en petite corde tordue. A partir de ce moment, il arrive souvent que le ruban, ou les tronçons détachés quittent l'état contracté du synapsis tout en montrant, en s'écartant, de nombreuses anastomoses les uns vis-à-vis des autres. En même temps, les tronçons ont gonflé. A mesure qu'avance la prophase, ces tronçons se raccourcissent, deviennent ainsi plus trapus; le nucléole disparaît.

A la métaphase, ces chromosomes bivalents, résultat d'un accolement, se dissocient selon le schéma de la dissociation de chromosome en *v*; mais déjà à ce moment, et plus nettement à l'anaphase, on s'aperçoit que ces chromosomes décollés sont en train de se dédoubler longitudinalement.

Pendant l'anaphase, on voit le chromosome tournant son coude du côté du pôle correspondant, et attiré vers ce pôle par le faisceau de filaments tracteurs (?) (v. p. 135), présenter du côté de l'équateur quatre jambages courts ou plus allongés. Ainsi, dès le début de l'anaphase, il y a déjà dédoublement longitudinal, et, à la télophase, les chromosomes au pôle vus du sommet présentent souvent une figure en croix qui indique leur dédoublement déjà avancé. A ce moment, il peut se constituer passagèrement une vacuole nucléaire dans laquelle les chromosomes dédoublés se vacuolisent et contractent latéralement des anastomoses. Mais, autant que nous avons pu nous en assurer, même alors on peut reconnaître leur individualité, c'est-à-dire compter dans ce noyau passager le nombre de chromosomes qui, par moitié, sera réparti aux deux nouvelles cellules, aux deux tétraspores. Alors il se fait une cinèse définitive et le nombre réduit de chromosomes est distribué à chaque noyau.

On remarquera qu'au cours de ces cinèses qu'on appelle de maturation, il y a : 1° un phénomène d'*agglutination* qui indique un changement de l'état colloïdal (synapsis) ; 2° une espèce de conjugaison des

chromosomes par paire qui s'anastomosent ou se soudent temporairement; 3° une double division longitudinale des chromosomes épais et raccourcis, dont la première est, avec raison, considérée comme un simple décollement des deux chromosomes élémentaires du chromosome bivalent, décollement suivi immédiatement de leur division longitudinale; 4° indépendance relative de ces chromosomes à la télophase et même dans le noyau transitoire avant la deuxième cinèse qui ne fait que distribuer les chromosomes déjà individualisés dès la métaphase de la première cinèse.

Pour autant qu'on peut se servir de ces figures obtenues à partir du matériel fixé, on peut bien dire que les cinèses de maturation sont accompagnées de conjugaison de chromosomes suivie immédiatement de l'individualisation de quatre groupes de chromosomes destinés aux quatre tétraspores.

Lors de la réduction chromatique, il pourra arriver que les cellules spores ne possèdent plus qu'une catégorie de chromosomes, puisque la seconde cinèse consiste seulement dans la distribution des chromosomes univalents *(fig. 909)*.

Le phénomène de la disjonction des hybrides, non seulement des hybrides mendéliens mais des autres, justifie l'hypothèse de la permanence des caractères paternels et maternels et, si on veut considérer le noyau comme l'appareil essentiel dans la transmission des caractères (on pourrait aussi dire l'hypothèse de la permanence), sous une forme ou une autre des chromosomes paternels et maternels. La fécondation ne serait donc pas une réelle fusion des noyaux et de la chromatine, mais seulement une soudure des deux vacuoles nucléaires avec juxtaposition des chromosomes, qui conserveraient leur individualité.

Le schéma *(fig. 909)* montre le cas le plus simple qu'on puisse supposer réalisé dans la genèse des spores ou des gamètes de l'hybride mendélien; ces dernières peuvent n'être que du caractère paternel ou du caractère maternel. On suppose donc que la disjonction des caractères se fait par la sporogénèse et que les spores ou gamètes sont pures (paternelles ou maternelles), il y a ségrégation des caractères. Ceci étant, admettant que les mégaspores *sont en nombre égal* du caractère B et du caractère b et qu'il en est de même pour les microspores (grains de pollen), les chances d'union seront :

$$\begin{array}{l} \text{♂}\ B + b \quad \times \quad \text{♀}\ B + b \\ \qquad\qquad\qquad \text{soit } B^2 + 2\,Bb + b^2 \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\quad 25 + \ \ 50 \ \ + 25 \end{array}$$

C'est dans cette théorie de pureté des gamètes (micro et mégaspores) et la chance égale de rencontre de ces deux catégories qu'est le *principe essentiel de la conception mendélienne.*

S'il s'agit d'un hydride mendélien dans lequel l'un des caractères est dominant, c'est-à-dire empêche l'autre de se manifester, les combinaisons B^2 et b^2 seront l'un B du type maternel pur, l'autre *b* du type paternel pur; les combinaisons *Bb* ne manifestent pas le caractère récessif ou dominé et on les confondra avec les B. Mais à la seconde génération, la disjonction se répétant, les méga comme les microspores seront du type

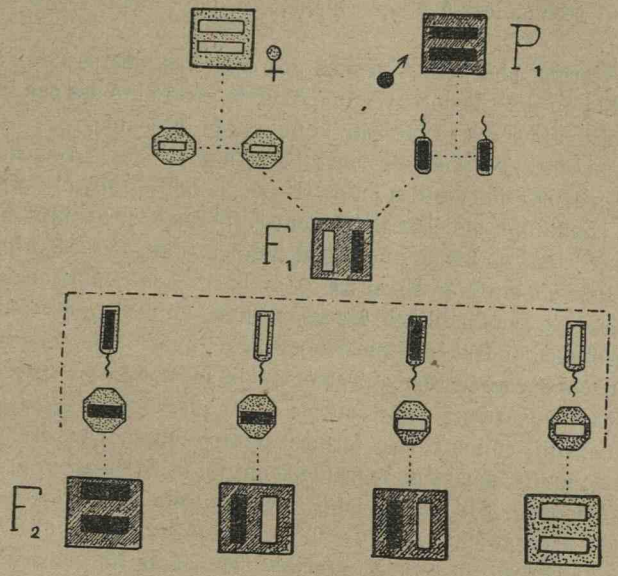


Fig. 910. — Schéma illustrant le phénomène mendélien : *P.* ♂ et ♀; F^1, première génération; F^2, seconde génération; les œufs et les spermatozoïdes schématisés.

B et du type *b*. Leur croisement donnera de nouveau $B^2 + 2\,Bb + b^2$, soit 75 % du type dominant et 25 % du type récessif.

C'est justement ce qui est observé dans un grand nombre de monohybrides mendéliens.

Ce mode de développement est schématisé dans la figure 910. P_1 représente les deux parents ♀ et ♂. Dans chaque carré on voit deux chromosomes porteurs de caractères. Ces chromosomes ou déterminants font naître dans le soma représenté par le carré avec un pointillé un caractère positif (hachure dans P_1 ♂) ou négatif (absence de hachure dans P_1 ♀). Les gamètes mâles ou femelles des deux ont en apparence le même plasma, mais leur déterminant est différent. En s'unissant, ils donnent naissance à une hétérozygote F_1, génération filiale contenant deux sortes de déterminants mais dont le soma porte le caractère dominant (hachure).

C'est une hétérozygote quoique extérieurement identique à P_1 ♂,

les gamètes mâles et femelles qu'il fournit, sont au contraire purs et en nombre égal de chaque caractère, les chances de rencontres sont figurées par la superposition des spermatozoïdes aux oosphères selon l'ordre que prévoit, pour un grand nombre, la loi de probabilité. Les zygotes qui résultent de ces amphimixies sont de deux catégories : les homozygotes et les hétérozygotes, mais comme le caractère dominant masque l'autre, on ne peut reconnaître à simple inspection que l'homozygote récessive (à droite).

Nous verrons plus loin à propos des chimères, des pseudo-xénies et de l'hérédité du sexe, les preuves que dans la généralité des cas la transmission des caractères se fait par le noyau de la cellule.

On a pu, chez les Mousses, modifier le nombre des chromosomes en mettant des débris de capsules ou de seta (v. p. 568) à noyaux diploïques dans des conditions qui leur permettent de germer en un protonema diploïque sur lequel se forme une plante feuillée et sexuée (*Amblystegium serpens, Barbula muralis*, El. et Em. Marchal). Il en résulte après fécondation, selon le type habituel, des sporophytes tétraploïques (spermatozoïde diploïque × oosphère diploïque) dans la capsule desquels se fait (tétrasporanges) une réduction qui amène à la formation de spores diploïques et, par conséquent, de protonema diploïque. Chez plusieurs plantes supérieures on connaît des formes tétraploïques, par exemple des hybrides de greffe, nés selon le principe qui est utilisé pour la production des chimères (v. p. 814). Mais ici il semblerait que ce doublement soit le résultat du passage d'un noyau d'une cellule à une autre (?) *Solanum nigrum* (36 chromosomes), *S. nigrum var. gigas* (72 chromosomes). La plante devient géante, et ceci a été observé pour plusieurs plantes devenues tétraploïques (Solanacées, *Oenothera gigas*, *Primula kewensis* (*P. floribunda* ♀ × *P. verticillata* ♂), etc.

Le plus souvent cette tétraploïdie est accompagnée d'une augmentation du diamètre des noyaux des cellules de toute sorte, ce qui se traduit par le gigantisme. Ces formes sont souvent stériles.

Dihybrides mendéliens.

A ce cas simple on peut en ajouter un second. On appelle monohydrides ceux des hybrides qui résultent de l'union de deux plantes qui ne diffèrent que par un caractère (ou qu'on ne distingue que par un caractère), *B* et *b* sont alors des caractères antagonistes, des paires.

Les *dihybrides* en diffèrent parce qu'ils sont le résultat du croisement de plantes qu'on a distinguées par deux caractères opposés.

Si l'on féconde une race de pois (*Pisum sativum*), qui devrait pro-

duire des semences rondes (A) (amidon) et jaunes (B), avec une sorte à semences anguleuses (a) (sucre) et verts (b), l'embryon hybride qui en résulte fera que les semences seront jaunes et arrondies [1] (AB).

Mais déjà à la seconde génération des semences de cette race croisée nous voyons se faire de singulières combinaisons. Il y a des semences jaunes arrondies comme les types ♂, des semences vertes et anguleuses comme le type ♀, mais à côté il y a aussi des jaunes anguleuses et des vertes arrondies. Ceci nous montre que les caractères des parents peuvent se dissocier et se combiner de façon variée, au moins en apparence.

Si tel était le cas, nous en pourrions conclure que les caractères divers d'une race pure ne sont pas indissolublement liés en une architecture rigide, mais qu'ils sont indépendants et dissociables.

Il faut re rappeler que si AB. est caractère dominant, c'est donc lui seul qui apparaît, mais il faudrait écrire AB. = D. (DR.).

Supposons un instant qu'ils le sont.

Si nous nommons A. rond et B. jaune, a. anguleux et b. vert, les premières semences ont le caractère apparent AB. Dans une expérience classique on obtenait de 15 plantes 556 graines AB. qui à la seconde génération groupaient ainsi les caractères de leurs semences.

F_2 { I. AB. 315. / II. aB. 101. / III. Ab. 108. / IV. ab. 32.

On avait souvent les 4 combinaisons dans un seul légume.

Toutes ces graines ayant été semées, 11 des *AB* ne levèrent pas, et 3 n'arrivèrent pas à maturité. Les autres *plantes AB* pouvaient être groupées comme suit :

(AB-) F_3 { V. 38 plantes à semences rondes-jaunes — AB. / VI. 65 pl. à semences rond.-jaunes, et sem. rond.-vert. — ABb. / VII. 60 pl. à semences rondes-jaunes et ang. jaunes — AaB. / VIII. 138 pl. à sem. rond.-jau. et r.-vert., ang. j. et ang. v. — AaBb.

Des 101 semences anguleuses et jaunes (aB) (II) 98 seulement arrivèrent à fructifier :

(aB.) F_2 { IX. 28 plantes à semences anguleuses jaunes — aB. / X. 68 plantes à semences anguleuses jaunes et vertes — aBb.

[1] Lorsque la réserve des cotylédons est amylacée, il ne se produit pas de rétrécissement par la dessiccation, tandis qu'avec une réserve sucrée, l'eau qui la dissolvait disparaissant, il y a formation de rides plus ou moins accentuées.

Des 108 (III) rondes et vertes (Ab) 102 plantes fructifièrent :

(Ab.) F_3 XI. 35 plantes à semences rondes et vertes **Ab.**

XII. 67 plantes à semences rondes, anguleuses et vertes **Aab.**

Des 32 plantes à semences anguleuses et vertes 30 plantes levèrent : (ab).

F_3 XIII. 30 plantes à semences anguleuses et vertes **ab.**

Les semences anguleuses (IV) et vertes produisent donc des plantes (30) à semences identiques; il y avait donc constance.

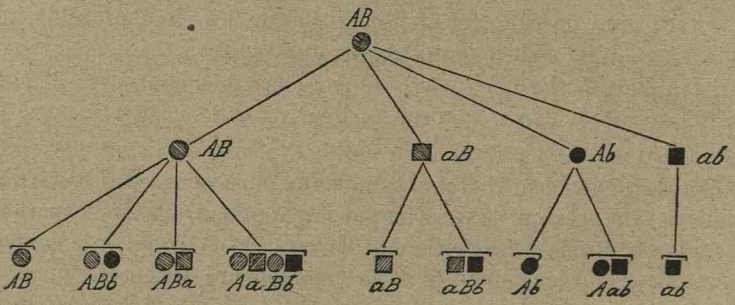


Fig. 911. — Schéma illustrant les deux générations de dihybrides.

La descendance de ces hybrides peut donc se grouper sous neuf catégories différentes :

38	plantes	AB.
35	»	Ab.
28	»	aB.
30	»	ab.
65	»	ABb.
68	»	aBb.
60	»	AaB.
67	»	Aab.
138	»	AaBb.

Ces formes peuvent se laisser classer en trois groupes :

Le premier comprend AB., Ab., aB., ab., c'est-à-dire des plantes qui ont des caractères non antagonistes et qui, dans les générations successives, ainsi que le montre l'expérience continuée (autofécondation garantie) ne se modifient plus. Chacun des groupes est représenté par une moyenne de 33 individus (Homozygotes).

Le second groupe comprend les formes AB*b*, a*B*b, A*a*B, A*a*b; elles sont instables pour un caractère (italique), mais constantes dans l'autre

et ne varient à la génération suivante que par rapport au caractère dissociable. Chaque forme apparaît à peu près 65 fois.

Le troisième comprend la forme *AaBb* inconstante dans ses deux caractères ; elle se comportera comme l'hybride dont elle dérive (138 plantes).

Le rapport de chacune de ces formes est comme

1	2	4	
33	66	132	calculé
33	65	138	observé

Ces résultats se laissent exprimer par l'expression
AB + Ab + aB + ab + 2 ABb + 2 aBb + 2 AaB + 2 Aab + 4 AaBb
produit de

$$\begin{array}{c} A + 2\,Aa + a \\ \times B + 2\,Bb + b \end{array}$$

Ce qui revient à dire que les descendants des hybrides mendéliens dans lesquels sont combinés plusieurs caractères essentiels, peuvent être exprimés par les termes d'une série de combinaisons, dans laquelle les séries de développement sont liés pour chaque paire de caractères différents.

On en tire aussi la conclusion que les caractères ne sont pas liés indissolublement puisqu'on peut obtenir des combinaisons constantes autres que celles données par les parents; soient AB et ab les formes des parents; les termes Ab, aB sont nouveaux.

Pour bien comprendre la possibilité des combinaisons formées à la seconde génération, il faut se rappeler qu'à la maturation sexuelle des dihybrides, il y a ségrégation des caractères antagonistes et répartition égale de ces derniers aux germes qui ne contiennent plus que des caractères compatibles. A la seconde génération, il faut également admettre cette même disjonction et leur répartition dans les cellules germes selon la loi de probabilité. Si F_1 est doublement hétérozygote Aa Bb. elle fournira donc quatre espèces de gamètes purs (A,B) (A,b) (a,B) et (a,b). Il est dès lors facile de comprendre qu'il y aura $4 \times 4 = 16$ combinaisons possibles, dont 4 seront des homozygotes

(AA,BB) (AA,bb) (aa,BB) et (aa,bb)

et les autres 12 seront les unes, c'est-à-dire 8, hétérozygotes pour un caractère et 4 hétérozygotes pour les deux caractères comme la zygote F_1.

On peut exprimer ces combinaisons possibles par le schéma suivant lequel permet de lire facilement les croisements.

Nature du gamète ♀	Nature du gamète mâle			
	A,B	A,b	a,B	a,b
A,B	1. AA,BB*	2. AA,Bb	3. Aa,BB	4. Aa,Bb !
A,b	5. AA,Bb	6. AA,bb*	7. Aa,Bb !	8 Aa,bb
a,B	9. Aa,BB	10. Aa,Bb !	11. aa,BB*	12. aa,Bb
a,b	13. Aa,Bb !	14. Aa,bb	15. aa,Bb	16. aa,bb*

Les combinaisons indiquées par un astérisque (1, 6, 11 et 16) sont homozygotes, c'est-à-dire des zygotes dont les caractères sont mutuellement compatibles et qui ne dissocient pas; lorsque par autofécondation elles fournissent des générations successives, celles suivie d'un ! sont au contraire doublement hétérozygotes et, par conséquent, identiques à F_1.

Or nous savons que A et B dominent sur a,b, qui sont des facteurs récessifs. Par conséquent, au lieu de 16 types différents, nous n'aurons qu'un nombre moindre de phénotypes (4) AB, Ab, aB, ab.

Nous verrons plus loin que la dominance ne s'exerce généralement qu'entre caractères qui forment une paire qui s'excluent, par exemple jaune exclut vert, ridé exclut rond ou, si l'on aime mieux s'exprimer ainsi, jaune et pas jaune, ridé et non ridé. Mais, dans l'immense majorité des cas, les paires n'ont pas d'influence les unes sur les autres. Dans ces conditions, il ne pourra apparaître que quatre catégories de plantes que l'on puisse distinguer par l'inspection extérieure, l'introspection n'étant plus possible que par l'expérience. L'examen des plantes hybrides ne nous renseigne donc pas sur leur nature réelle, et nous le démontrerons d'une manière plus frappante. C'est pourquoi on classera les plantes qui n'ont pas fait l'objet d'expériences selon leur type apparent (selon leurs caractères manifestés) ce qu'on appelle le *phénotype*.

Il y aura donc (voir le schéma de la page 792) :

9 phénotypes de l'apparence AA,BB (soit 1 AABB, 2 AABb, 2 AaBB et 4 AaBb) (soit 1, 2, 5, 3, 9, 4, 7, 10, 13).
3 phénotypes de l'apparence AA,bb (soit 1 AAbb, 2 Aabb) (6, 8, 14).
3 phénotypes de l'apparence aaBB (soit 1 aaBB, 2 aaBb) (11, 12, 15).
1 phénotype de l'apparence et de la constitution réelle aa,bb (16).

Cette proportion 9 : 3 : 3 : 1 se retrouve partout où les dihybrides fournissent une seconde génération.

On verra par le diagramme (p. 794) d'une manière frappante cette répartition des phénotypes.

De ces 16 carrés	9	contiennent à la fois	A et B
»	3	»	A mais pas B
»	3	»	B mais pas A
»	1	»	ni A ni B

On peut voir aussi par l'inspection de ce diagramme que les chances que présente une zygote F_2 de donner une descendance constante, pour les plantes qui manifestent les deux caractères dominants, sont de 1 sur 9, pour une zygote F_2 manifestant l'un seul des dominants 1 sur 3, et pour la zygote F_2 qui ne manifeste aucun dominant 1 sur 1. Des quatre types dont deux phénotypes sont nouveaux, une partie (4) sera fixée dès cette génération AABB; AA,bb; aaBB; aabb (soit les combinaisons contenues dans les cases 1, 6, 11, 16).

Un autre exemple classique est le dihybride du *Datura Tatula* × *D. inermis*. La première espèce a des fleurs bleues et des fruits munis de piquants, la seconde des fleurs blanches et des fruits inermes.

A la seconde génération (F_2) les plantes (phénotypes) se groupaient ainsi :

	Plantes	%	Calculé
Fleurs bleues, fruits épineux	128	51	56.25
Fleurs bleues, fruits inermes	47	19	18.75
Fleurs blanches, fruits épineux	54	22	18.75
Fleurs blanches, fruits inermes	21	8	6.25

(D'après DE VRIES.)

c'est-à-dire la même proportion que pour la génération du dihybride de pois.

Lorsqu'il y a trois caractères différents s'opposant à trois antagonistes, le nombre des gamètes différents sera $2^3 = 8$

♂(A,B,C) (A,B,c) (A,b,C) (a,B,C) (A,b,c) (a,B,c) (a,b,C) (a,b,c)
♀(A,B,C) (A,B,c) (A,b,C) (a,B,C) (A,b,c) (a,B,c) (a,b,C) (a,b,c)

Il y aura donc des grains de pollen et des ovules de toutes ces catégories, et les chances de rencontre étant égales, on aura en répétant le diagramme déjà donné pour les dihybrides.

Gamètes ↓ →	ABC	ABc	AbC	aBC	Abc	aBc	abC	abc
ABC	*AABBCC	AABBCc	AABbCC	AaBBCC	AABbCc	AaBBCc	AaBbCC	AaBbCc
ABc	AABBCc	*AABBcc	AABbCc	AaBBCc	AABbcc	AaBBcc	AaBbCc	AaBbcc
AbC	AABbCC	AABbCc	*AAbbCC	AaBbCC	AAbbCc	AaBbCc	AabbCC	AabbCc
aBC	AaBBCC	AaBBCc	AaBbCC	*aaBBCC	AaBbCc	aaBBCc	aaBbCC	aaBbCc
Abc	AABbCc	AABbcc	AAbbCc	AaBbCc	*AAbbcc	AaBbcc	AabbCc	Aabbcc
aBc	AaBBCc	AaBBcc	AaBbCc	aaBBCc	AaBbcc	*aaBBcc	aaBbCc	aaBbcc
abC	AaBbCC	AaBbCc	AabbCC	aaBbCC	AabbCc	aaBbCc	*aabbCC	aabbCc
abc	AaBbCc	AaBbcc	AabbCc	aaBbCc	Aabbcc	aaBbcc	aabbCc	*aabbcc

Les combinaisons marqués d'un * sont des homozygotes, par conséquent des combinaisons constantes qui correspondent donc aux phénotypes dont le nombre est de 8.

On le voit, les séries de développement des trihybrides chez lesquels il y a 3 caractères différentiels s'expliquent de la même manière. Ces hybrides produisent 8 sortes de microspores et 8 sortes de macrospores :

ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc

Si on exprime par n le nombre des différences caractéristiques entre les parents, 2^{2n} est le nombre des termes divers des combinaisons possibles et 2^n celles des combinaisons constantes.

Pour retrouver tous les caractères associés selon les prévisions mendéliennes, il faut avoir au moins dans la descendance à F_2 :

pour 1 facteur 4 individus,
» 2 facteurs 16 »
» 3 » 64 »
» 4 » 256 »
» 10 » 1.048576 individus.

Dans ce dernier cas, il y aura donc 2^n formes différentes, soit : 2^{10} 1024.

Lorsque le nombre des facteurs *considérés* augmente la distribution des phénotypes et leur valeur numérique s'expriment par une courbe de probabilité. Ainsi pour les trihybrides (64 individus) 1, 6, 15, 20, 15,

6, 1. Donc, si le nombre des facteurs augmente le retour au type (P♀ et P♂) est excessivement rare. Dans le cas des trihybrides 1/64 !

Il faut cependant éviter de croire que toujours les caractères antagonistes se laisseraient définir aussi aisément que dans le cas des *Pisum sativum*. Voici un exemple qui montre bien l'écueil auquel on est exposé.

On a croisé deux races d'*Antirrhinum*, l'une à fleur pélorique [1] complètement rouge, l'autre à fleur labiée à lèvres jaunes. Il pourrait paraître au premier abord que ces deux races s'opposent par deux séries de caractères. Mais la réflexion indique que rouge n'est pas l'opposé de jaune car la couleur rouge est donnée par un pigment soluble, l'anthocyane dans le suc cellulaire, et la couleur jaune est due à des chromatophores jaunes dans le plasma; il n'y a donc pas incompatibilité. Dans ces conditions, il faut admettre que les caractères seront en trois paires.

Pélorique	Labié
Rouge	pas rouge
Pas jaune	lèvres jaunes.

C'est ce que montre l'expérience; à la seconde génération F_2 montrait 8 phénotypes.

Labié, tout rouge, sans jaune
Labié, tout rouge, avec jaune
Labié, pas rouge, pas jaune
Pélorie, tout rouge, sans jaune
Labié, pas rouge, jaune
Pélorie, tout rouge, jaune
Pélorie, sans rouge, sans jaune
Pélorie, sans rouge, jaune

Enfin lorsque, comme dans les pois, on trouve 7 caractères constants antagonistes comme :

1. Semences arrondies ou anguleuses.
2. Cotylédons jaunes ou verts.
3. Tégument blanc ou brun.
4. Légume lisse ou articulé.
5. Légume, non mûr, jaune ou vert.
6. Fleurs latérales ou terminales.
7. Tiges longues ou courtes.

Il y aura $2^7 = 128$ combinaisons *constantes*, ce que démontre l'expérience.

[1] On appelle pélorique une fleur actinomorphe d'une plante qui porte habituellement des fleurs zygomorphes.

Mais l'importance des hybrides mendéliens ne réside pas dans le phénomène de la dominance ou de la récessivité comme on l'a cru trop longtemps. Il réside dans l'indépendance relative des facteurs, car les schémas mendéliens s'appliqueront tout aussi bien aux cas où, à la première génération, F_1 est intermédiaire. Par exemple : fleur rouge d'Antirrhinum $\times$ fleur blanche, donne à F_1 des individus tous uniformément roses. Le principe de l'uniformité à F_1 est ainsi maintenu. A F_2, il y a 25 % rouges, 50 % roses et 25 % de blancs, les rouges et les blancs étant dès ce moment homozygotes.

Toutes les considérations qui précèdent présupposent que l'affinité des facteurs est uniforme et nullement préférentielle. Mais il y a certainement des cas où les chances sont inégales, par exemple A et B, de même que a et b s'attirent plus fortement dans la gamétogénèse : accouplement préférentiel des gènes, par exemple :

3 AB, Ab, aB, 3 ab
7 AB, Ab, aB, 7 ab
15 AB, Ab, aB, 15 ab

ou toute autre série qui complique le calcul.

127 AB, 1 Ab, 1 aB, 127 ab

N'oublions pas que ces combinaisons nous donnent aussi la constitution apparente des phénotypes.

On dit des caractères capables de s'associer qu'ils constituent une paire *homodyname*. Ceux qui s'excluent forment une paire *hétérodyname*.

De cet ensemble de recherches, il résulte un fait capital déjà énoncé plus haut, c'est l'indépendance et la disjonction possible des caractères par la maturation sexuelle et la formation de combinaisons nombreuses.

On conçoit dès lors qu'un caractère puisse être aboli sans que cela entraîne la modification de l'ensemble (ainsi les races asporogènes de levures ou la suppression des étamines dans les pois).

Avant de passer à des faits plus compliqués citons une preuve de plus en faveur de l'interprétation donnée aux phénomènes mendéliens. Si l'on croise un hybride mendélien F_1, avec un des parents le résultat sera naturellement exprimé par :

$$(B + b)\ B = B^2 + Bb$$

Ce qui revient à dire que la descendance sera formée par moitié d'un des parents et par moitié de l'hybride. Ce que vérifie l'expérience.

Pour expliquer ce phénomène de la disjonction des caractères, on a eu recours à la similitude extraite du phénomène de la réduction chromatique. Si ingénieuse que soit l'application d'une des théories à l'autre,

l'étudiant ne perdra cependant pas de vue deux objections : la première qui dit que telle qu'elle a été décrite, p. 645, la signification de la réduction numérique des chromosomes est encore, pour une part, une vue ingénieuse de l'esprit; cette explication cependant paraît actuellement la plus rationnelle; la seconde qui est la disjonction des caractères dans les hybrides, selon les schémas mendéliens, n'est qu'un cas particulier. L'une des preuves les plus convaincantes est celle tirée de l'hybridité des maïs à albumen coloré (c) et non coloré (i). On sait que l'albumen est le produit de l'union de deux noyaux polaires, plus un noyau mâle (643). Si la plante femelle est à albumen incolore[1] (i), l'hybride aura pour son albumen la formule i + i + c ; dans le cas contraire, c + c + i. On peut alors supposer que si l'apparence dépend de l'apport de caractères fournis par les noyaux, l'albumen, dans le premier cas, sera moins coloré que dans le second, ce qui arrive réellement. Même dans les cas d'hybrides mendéliens qui semblent le mieux illustrer la théorie, il n'est pas ordinairement prouvé que les proportions numériques soient parfaites. On a le plus souvent évalué à l'œil le degré de dominance; vert et jaune, anguleux ou sphérique, rose ou rouge, glabre ou poilu, sont des expressions vagues qui n'ont rien de la rigueur d'évaluation dont on a parlé à propos de la variation. Ainsi, dans les hybrides de *Zea Mays vulgata* et *Z. Mays coeruleo-dulcis*, normalement le caractère de produire de l'amidon *(vulgata)* est dominant; mais, exceptionnellement, des grains sont panachés, partie amidon, partie dextrine *(coeruleo-dulcis)*. Lorsque, comme dans les hybrides, entre deux plantes dont la corolle de l'une est pigmentée, l'autre blanche, on voit le caractère du pigment dominer, il faut déterminer, par un dosage, dans quelle mesure le pigment de l'hybride correspond, comme quantité, à celui du parent pigmenté. Parfois, on trouve que l'hybride a, pour ce caractère, une valeur intermédiaire et que la dominance n'était qu'apparente. Souvent, dans les croisements des *Zea Mays*, à albumen bleu à la périphérie, avec des variétés jaunes ou blanches, on trouve tous les degrés de dominance depuis le bleu le plus foncé au bleu pâle.

Ces réserves étant faites, on peut aborder l'étude de l'application du phénomène de la réduction à celui de la disjonction. Au moment de l'apparition des chromosomes, à la première cinèse (v. p. 786), deux catégories de chromosomes peuvent être présents: A paternel (dans notre schéma, incolore) et a maternel (en noir), durant la prophase et surtout

[1] Il s'agit ici non de la coloration de tout l'albumen mais de la zone périphérique dite couche à gluten qui, dans les variétés colorées de Maïs (bleu, rouge, jaune), contient un pigment d'origine protéique.

durant ce stade auquel on a donné le nom de *synapsis*, il y a rapprochement et parfois soudure temporaire des chromosomes Aa, ce qui donne naissance à un chromosome bivalent; on voit que par la réduction, ce chromosome bivalent est séparé en deux moitiés, qui s'en vont dans des cellules différentes. Il se produit donc deux sortes de tétraspores tant dans le sexe mâle que dans le sexe femelle. En se combinant, comme nous l'avons vu, ils donnent le résultat : AA + 2 Aa + aa.

Il est des cas où les chromosomes à chaque mitose sont inégaux, chacun présentant une individualité ou l'un ou l'autre présentant une

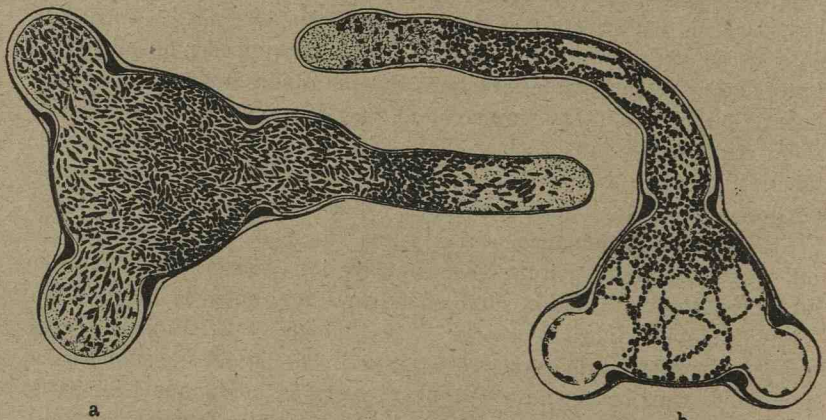


Fig. 912 *bis.* — Pollen en germination de l'*Oenothera gracilis* (*O. Lamarkiana* × *O. muricata*) on voit les deux sortes microspores. *a*, du type *velans*, *b*, du type *curvans*, l'un avec grains d'amidon de forme fusiforme, l'autre plus granuleux. (D'après RENNER.)

particularité (hétérochromosomes). Ces cas sont rares dans le règne végétal (*Zea Mays*, etc.). Dans l'étude approfondie qu'on a faite de l'hybridation de la mouche *Drosophila* (Morgan) on est arrivé à montrer que *le nombre des associations possibles de caractères ne dépasse pas le nombre des chromosomes.* On ne connaît juqu'à présent aucun cas qui infirmerait cette règle.

Il est intéressant de noter ici que, dans quelques cas, cette disposition qui se fait au cours de la sporogénèse se manifeste déjà dans l'apparence des spores. Ainsi certains *Oenothera* hétérozygotes produisent dans les mêmes anthères deux sortes de pollen qui, soit par leur forme, soit par la nature de leurs grains d'amidons rappellent les espèces élémentaires qui ont participé à la formation de l'hétérozygote (*Oenothera*).

Ceci montre que le pollen peut être dominant ou récessif selon les cas.

Xénie et Pseudoxénie.

Parmi les hybrides mendéliens qui ont le plus attiré l'attention sont ceux de *Zea Mays*.

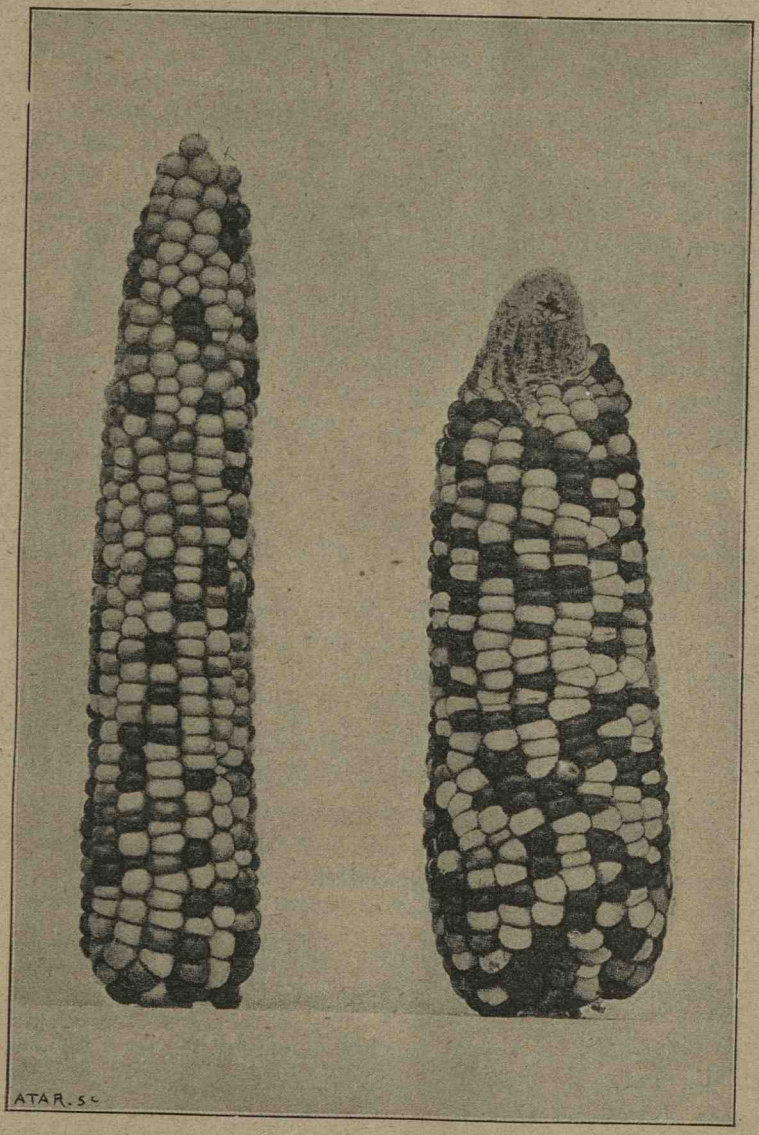


Fig. 913. — Disjonction dans les hybrides de Maïs ; grains bleus et grains blancs et les intermédiaires.

En croisant le Maïs à graines bleues, c'est-à-dire dont la couche périphérique de l'albumen (aleurone) est colorée en bleu, avec le Maïs à graines blanches, on obtient à F_2 un Maïs hybride dont les épis portent des graines blanches, des graines d'un bleu intense et tous les intermédiaires entre les deux teintes.

Ces Maïs hybrides sont particulièrement intéressants à cause du phénomène nommé autrefois *xénie*. On entendait par ce terme l'influence qu'aurait sur la plante femelle le pollen du mâle arrivant sur le stigmate. Non seulement la descendance, l'embryon, serait hybride, mais la mère, l'ovaire lui-même, serait affecté. Chez les *Zea Mays*, le pigment est ordinairement localisé dans la couche à aleurone la plus externe de l'albumen. Si donc on pollinise au moyen du pollen d'une plante à semences bleues les stigmates d'une plante à semences blanches ou jaunâtres, on voit les grains prendre la couleur bleue du père. Autrefois, il n'y a pas longtemps, avant qu'on connût le phénomène de la double fécondation, on pouvait croire que l'albumen appartenait à la plante mère exclusivement. Mais aujourd'hui nous savons que le noyau secondaire est fécondé par l'un des gamètes mâles. L'albumen est ainsi hybride comme l'embryon. Il n'y a donc plus raison de s'étonner de ce que, déjà sur la plante mère, le caractère paternel puisse apparaître dans la couche à gluten (aleurone). — De même si on pollinise une variété de *Zea Mays* à albumen sucré et dextriné par le pollen d'une espèce dont l'albumen est amylacé, ce dernier caractère étant dominant on voit les graines devenir amylacées.

Lorsque, dans l'hybride qui lève de ces semences, il y a fructification par autofécondation, on voit se disjoindre ces caractères tantôt selon le schéma des monohybrides, tantôt, lorsqu'il y a deux paires de caractères antagonistes, selon le schéma des dihybrides (v. p. 796). C'est ainsi qu'on peut trouver sur le même épi des grains bleus et amylacés (arrondis) bleus et sucrés (ridés), blancs et amylacés, blancs et sucrés *(fig. 913)*.

Cryptomérie.

On a nommé *cryptométrie* le curieux phénomène par lequel des caractères latents arrivent à se manifester selon les circonstances.

Ainsi le croisement du *Datura ferox* avec le *Datura laevis*, tous deux à tiges vertes et à fleurs banches, donne un hybride à tige brune et à fleurs violettes, couleurs qui sont presque certainement celles de la souche sauvage des *Datura*.

De même le croisement entre deux *Matthiola* (ou deux *Lathyrus odo-*

ratus (Pois de senteur) à fleurs blanches peut donner selon les races utilisées des pieds à fleurs plus ou moins pourpres, couleurs de l'espèce sauvage, le *M. incana.*

Le croisement de certaines races de pois de senteur à fleurs complètement blanches fournit des hybrides à fleurs pourpres ou bicolores. Dans le *Mirabilis Jalapa* parfois des fleurs jaunes croisées avec des fleurs blanches donnent des fleurs pourpres.

Parfois aussi le nouveau caractère n'apparaît que tardivement au cours de l'évolution ontogénique de l'hybride. L'hybride issu du croisement du *Kalanchoe flammea* avec le *K. Bentii* a finalement des feuilles pinnatifides qui manquent aux deux parents, dont les feuilles sont entières ou peu découpées. Ordinairement, ces caractères qui paraissent nouveaux se retrouvent dans d'autres espèces du genre.

Dans le règne animal, des cas semblables de cryptomérie ont été constatés depuis fort longtemps et confirmés récemment.

On dit des caractères capables de se fusionner, qu'ils constituent une paire *homodyname.* Ceux qui s'excluent comme dans l'hybride mendélien forment une paire *hétérodyname.*

L'apparition de ces nouveaux caractères peut être expliquée par le développement, sous l'influence des croisements, de potentialités latentes, mais on pourrait aussi, et peut-être plus simplement, transcrire ces phénomènes sous la forme suivante :

La puissance de produire du pigment rouge qui existe dans le *Datura Tatula* sauvage serait donnée par le groupe représentant C R et *c r* leur absence respective. On peut supposer que dans les variétés blanches de *Datura*, l'une a perdu la potentialité C, l'autre le déterminant R, les facteurs C ou R à eux seuls ne pouvant faire apparaître la couleur; il leur faut un complément qui est R pour C et C pour R; sans ces compléments, pas de couleur. On conçoit, dès lors, que la combinaison des variétés à fleurs blanches fasse réapparaître la combinaison C R par laquelle le groupe chromogène est reconstitué.

Ces exemples nous montrent comment des combinaisons inattendues peuvent naître par croisement.

Ces hybrides ataviques ou progressifs, puisqu'ils manifestent des caractères qui étaient dans leurs ancêtres supposées (plantes sauvages quand il s'agit d'espèces cultivées: *Datura, Matthiola)*, comment vont-ils se comporter à la seconde génération? L'expérience montre que leurs caractères se dissocient et qu'il y a de nouveau réversion pour une partie des descendants. Ainsi dans le cas de variétés blanches de *Matthiola* (dont l'une a un pollen long et l'autre un pollen court) où deux races de Pois de senteur à fleurs blanches, qui produisent une descendance de première génération à fleurs pourpres, à la seconde génération sur 16

individus en moyenne, 9 ont des fleurs colorées et 7 des fleurs blanches.

Si l'on admet que la coloration est due à l'association de deux facteurs amenés par deux plantes en apparence semblables en ce qui concerne l'absence de coloration, on peut faire la supposition suivante : soient C et R les deux facteurs qui, unis en une paire chromogène, constituent par rapport à une autre paire supposée c et r qui déterminent l'absence de coloration, un système hétérodyname. La paire (C et R) est dominante par rapport à (c et r), paire dominée. Mais lorsque la ségrégation des tétraspores sera effectuée, il y aura disjonction possible des déterminants C et R et c et r. Et selon le schéma des dihybrides l'union des téraspores mâles et femelles donnera les seize combinaisons figurées dans le diagramme *(fig. 914)*.

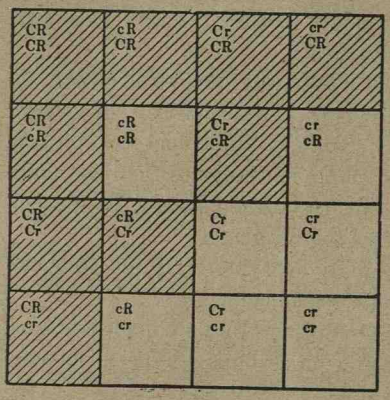


Fig. 914.

Or comme la paire C R est nécessaire pour que le caractère de la coloration apparaisse, l'inspection du diagramme montre qu'il y aura en moyenne sur 16 individus, 9 cas dans lesquels ces deux facteurs seront présents et 7 dans lesquels il n'y aura que l'un des deux. Ce qui fait qu'il y aura 9 plantes à fleurs colorées et 7 à fleurs blanches. L'expérience montre qu'il en est ordinairement ainsi *(Antirrhinum, Matthiola, Lathyrus odoratus, Salvia Horminum, Pisum,* etc.). Si cette explication est acceptée d'une manière générale, et il n'y a rien qui s'y opposerait, ce qu'on appelle atavisme ou réversion serait simplement la réapparition d'un caractère qui avait disparu à cause de l'absence d'un facteur complémentaire.

Il n'est pas toujours aisé de débrouiller l'écheveau de l'entrecroisement des caractères même lorsqu'il y a peu de paires antagonistes. L'observation suivante est particulièrement suggestive. Ainsi le pois de senteur *(Lathyrus odoratus)* connu sous le nom de « dame fardée » est caractérisé par un étendard d'un rose vif brillant et des ailes pâles. La couleur est due au suc et ce caractère est comme d'ordinaire dominant vis-à-vis de l'absence de suc coloré qui caractérise la fleur blanche. Dans le pois de senteur couleur crème, il n'y a pas d'anthocyane, la coloration est due à des chromoplastides jaunâtres. L'expérience montre que le caractère d'avoir des plastides jaunes est récessif vis-à-vis du caractère de posséder des plastides incolores. Si on croise une « dame fardée » avec

un jaune crème, les plantes F_1 portent toutes des fleurs du type coloré. Mais dans F_2, il y a 4 classes de fleurs (phénotypes).

« Dame fardée »	9
« Dame fardée » crème	3
Blanches	3
Crème	1

(D'après PUNNET.)

On voit qu'il faut formuler les paires antagonistes comme suit :

a) Suc coloré dominant sur suc incolore.

b) Plastides incolores dominant sur plastides jaunes.

Les phénotypes blancs apparaissent comme nouveauté en proportion de 3 sur 16 plantes et ceci est dû à la combinaison de caractère « suc incolore » apporté par la race crème avec le caractère plastides incolores apporté par la « dame fardée »; ainsi s'explique facilement l'apparition d'une nouvelle forme qui semblait ne pas être prévue.

C'est par des considérations analogues qu'on arrive à comprendre le fait paradoxal que deux races d'avoines à inflorescence pyramidale fournissent à F_2 un récessif à inflorescence en panache. A F_1, l'inflorescence est plus étalée que celle des parents : P.Ab × Ba. L'hybride F_1 AaBb. est une forme à rameaux plus dressés, car les facteurs de redressement étant différents, il y a sommation AB. Cet hybride se disjoint selon le schéma des dihybrides, ce qui fournit un individu sur 16 qui est dépourvu à la fois du facteur A et du facteur B, soit ab. qui, ne possédant pas de facteur de redressement est en panache.

Enfin il faudrait pour éviter de donner au lecteur l'impression d'un domaine dans lequel il y a relativement peu de complications, examiner la manière de se comporter d'hybrides mendéliens dans lesquels il y a en quelque sorte *interaction* entre les déterminants.

On combine deux pois de senteur de la variété « Emilie Henderson ». Les deux types ont des fleurs blanches et sont apparemment identiques sauf en ce qui concerne la forme des grains de pollen : l'un a le pollen du type ordinaire, long et cylindrique, l'autre, le pollen arrondi.

Le résultat du croisement est une plante à fleur pourpre comme la variété sauvage de Sicile. Le caractère du long pollen est dominant. On n'examine ici que la transmission de la couleur.

Dans les expériences faites, F_2 donnait un mélange de plantes les unes colorées, les autres blanches. Dans quelques cas, les séries de plantes colorées consistaient en deux phénoypes, seulement pourpres comme F_1, et un phénotype rouge bicolore, la variété déjà citée « dame fardée ».

Dans d'autres cas, F_2 comprenait en plus des phénotypes colorés déjà indiqués deux autres types de pourpres et deux autres de rouges. Cette complexité a été expliquée par l'analyse suivante.

Des deux parents, l'un possédait l'un des facteurs qui détermine la

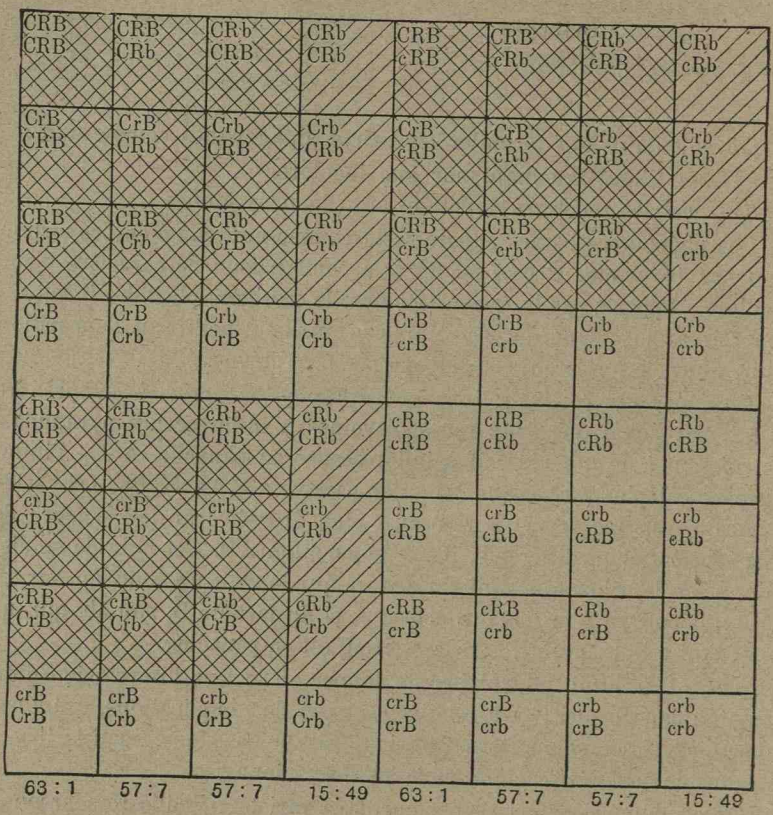


Fig. 915. — F_2 du croisement de la race blanche de Pois de senteur Emily Henderson à long pollen × race blanche, *a* pollen rond. Les 27 carrés à double hachure représentent les plantes à fleurs pourpres, toutes contenant le facteur *B*. Les 9 carrés à hachure simple, sans le facteur *B*, sont les plantes à fleurs rouges. Les 27 carrés sans hachures, auxquels fait défaut le facteur *C* ou *R*, ou les deux, sont tous des blancs de composition diverse. Les chiffres à la base indiquent la proportion des pollens longs par rapport au pollen court dans les types d'individus représentés dans les colonnes situées au-dessus des chiffres. (D'après Bateson.)

couleur C, l'autre parent, le facteur complémentaire R sans la présence duquel C ne produit pas de couleur rouge. Mais on découvrit bientôt que l'un des parents (à pollen long) possède en outre un caractère dit épistatique, c'est-à-dire qui a une action sur la couleur la faisant dévier au pourpre. Ainsi F_1 était pourpre, et F_2 comprenait 27 pourpres, 9 rouges,

28 blancs. Dans le diagramme on a représenté le facteur épistatique par la lettre B (facteur du bleu).

Ce qu'on peut exprimer par les phénotypes.

P	Blanc, poll. lg. CrB		Blanc, pollen rond. cRb
F_1		Pourpre CcRrBb.	
F_2	27 pourpres CRB	9 rouges CRb	28 blancs dépourvus de C ou de R mais de composition variée
	36	:	28
	9	:	7

Ce qui correspond à un trihybride si on ne tient compte que de la couleur.

De ce qui précède, on comprend que par auto-fertilisation les blancs donneront toujours des blancs mais que deux blancs croisés fourniront également une descendance blanche si l'on n'apporte pas le facteur complémentaire. Des blancs de la forme Crb et cRb fournissent par croisement réciproque seulement des rouges à F_1 et 9 rouges et 7 blancs à F_2. Des blancs de la forme CrB et cRB en croisement fourniront un F_1 pourpre et à F_2 9 pourpres et 7 blancs et pas de rouge parce que le facteur du bleu B est dans les deux parents.

Cet exemple nous permettra de mettre en lumière un fait de la plus haute importance déjà reconnu ou au moins soupçonné par les systématiciens, c'est celui de l'*accouplement* des facteurs. Certains facteurs en accompagnent d'autres et peuvent être antagonistes à des facteurs qui n'appartiennent pas à leur paire.

Ainsi il a été reconnu que le pollen long accompagne ordinairement le facteur B qui détermine en présence des deux facteurs complémentaires de pigmentation C et R la couleur pourpre (bleu).

Si on exprime les caractères comme suit :

Dominant	Récessif
Couleur bleue B.	Couleur rouge *b*
long pollen L.	pollen rond *l*

la série des gamètes probables ne sera pas

1 B L + 1 B l + 1 b L. + 1 b l

mais 7 B L + 1 B l + 1 b L + 7 b l (voir *fig. 915*).

De même chez ces plantes il semble qu'il y a entre la forme de l'éten-

dard et la couleur une dépendance marquée. Quelques variétés ont un étendard replié par opposition à l'étendard étalé de la forme habituelle.

F_2 :	Pourpre		Rouge	Blanc	
	bicolore	unicolore	bicolore		
	plan	plié	plan	plié	plan
	81	27	36	28	84
	108			112	
	27		9		
	36			28	
	9			7	

Ainsi il semble que les variétés bicolores sont incompatibles avec un étendard plié.

Un exemple qui illustre bien le phénomène mendélien et le grand nombre de formes qu'on peut obtenir à F_2 lorsque le nombre des caractères qui s'associent et se distribuent est suffisant nous est donné par le croisement de deux races de *Primula sinensis*, « Primerose Queen » et « Crimson King » coloré. L'hybride à F_1 est à fleurs blanches comme Primerose Queen, mais en raison de la dominance variée pour d'autres caractères, il y a formation d'un type intermédiaire. Si on laisse s'effectuer la fécondation croisée, à F_2 on obtient une série très complexe, des blancs de forme variée, plus ou moins teintés de rose, des magentas pâles, des rouges, des magentas plus foncés, des magentas à œil foncé, en corrélation avec le stigmate rouge, etc., combinaison de facteurs résultant de la redistribution de ceux-ci pendant la sporogénèse de F_1. — L'expérience montre que les blancs parfaits de F_2 sont purs en ce qui concerne ce caractère. Pour les autres caractères, il y a des complications à cause de l'interaction de ces caractères. D'une manière générale, il y a eu 12 blancs variés, 3 magentas et 1 rouge. Cette expérience illustre bien quelle doit être la marche à suivre pour le sélectionneur et l'éleveur. Il ne doit pas s'arrêter aux produits de F_1, il faut attendre F_2; alors il connaîtra les combinaisons possibles. L'expérience lui montrera ainsi lesquelles des nouvelles variétés sont constantes et, par conséquent, ne se disjoignent plus dans les générations successives.

Mais n'oublions pas que tout caractère est conditionné, autant par la *corrélation des déterminants* que par l'influence des milieux interne et externe. Ce qu'il importerait de savoir, c'est en quoi consiste dans le

germe la virtualité des caractères, si elle repose sur l'existence d'un nombre infini de caractères plasmiques et nucléaires, représentés par des unités morphologiques, ou si elle ne dépend que de quelques molécules complexes, capables de subir, sous l'influence des circonstances, milieu ou fécondation, des modifications structurales (mutations) dont les isomères chimiques pourraient être l'image.

Par exemple : Le glycose d. existe sous deux modifications qu'on peut séparer par cristallisation dans l'alcool. Si on chauffe l'une des modifications, elle passe à la seconde sans gagner ni perdre de substance. Ce second corps possède des propriétés différentes du premier; il agit autrement sur la lumière polarisée, ses éthers (glycosides) sont différents et les ferments se comportent vis-à-vis de ces deux modifications d'une autre manière (v. p. 93).

Mais si on dissout l'un ou l'autre de ces isomères α et β dans l'eau, chacune des formes se dédouble en α et β dans la proportion de 40 à 60.

On sait d'autre part le nombre considérable d'isomères plus grossiers de la formule du glycose $C_6H_{12}O_6$. La possibilité de passer d'un des isomères à l'autre permet d'entrevoir dans le plasma vivant de semblables modifications infiniment labiles, susceptibles de former des éthers, c'est-à-dire des hybrides. Les uns sont dédoublés par l'enzyme présent, les autres ne le sont pas (v. p. 94, 95) : hybrides inconstants et hybrides constants. Ainsi certaines formes par l'auto-fécondation sont stables, d'autres, comme le glycose d., manifestent le phénomène de birotation, donnent selon les circonstances la forme α ou β dans des proportions variées (v. p. 93).

Plus encore, l'instabilité des états colloïdaux fait entrevoir bien plutôt la possibilité des déviations génétiques que la constance du caractère spécifique. Le mystère est par conséquent plus encore dans le fait si remarquable de la constance des lignées pures que dans la cause de la déviation du type habituel.

Dimorphisme sexuel

La sexualité correspond à une dissociation précoce ou tardive de deux tendances A et B qui, dans beaucoup d'êtres, coexistent en une espèce d'hybride homodyname. Le soma de ces plantes hermaphrodites est une résultante. Nous avons cité plus d'un cas de curieuse distribution des fleurs mâles et des fleurs femelles sur une même plante monoïque.

Cette disjonction s'effectue à des moments divers selon les végétaux. Chez beaucoup de Bryophytes et de Ptéridophytes, elle s'effectue au

cours de la sporogénèse dans les cas de gamétophytes unisexués (Mousses, Fougères). Cependant, même chez les Filicales, par exemple dans les Hydroptéridées, sur l'appareil sporophyte, donc à 2 n, on voit se différencier des archidies mâles (micrarchidies) différentes des archidies femelles (mégarchidies) ; cela est aussi visible dans les Sélaginellées. D'une manière analogue, la production de méga et de microsporophylles (♀ et ♂) chez toutes les Spermaphytes indique une disjonction qui s'effectue même avant la production des archidies; parfois même il y a des rameaux mâles et des rameaux femelles, des fleurs mâles et des fleurs femelles.

Néanmoins, on est obligé d'admettre que la potentialité de l'autre sexe ne fait pas toujours défaut aux branches et aux fleurs unisexuées. Il s'agit là sans doute le plus souvent d'un simple fait de dominance. Nous avons figuré, page 652, des exemples de réversion chez les *Salix* où, sur des carpelles, apparaissent des micrarchidies, et vice versa.

On admet généralement aujourd'hui, qu'en ce qui concerne les micro et les mégaspores, respectivement, les œufs et les spermatozoïdes (gamètes femelles et mâles), il peut se faire comme dans le schéma mendélien (v. p. 782) une disjonction entre spermatozoïdes mâles et femelles et entre œufs mâles et femelles. En d'autres termes, les gamètes sont parfois déjà déterminées. Nous avons cité plus haut la disjonction sexuelle chez les Mucoracées (p. 650).

Il n'y a pas plus ici que chez les hybrides de loi rigide. Plusieurs cas sont possibles.

Si on croise le *Bryonia alba* ♀ qui est monoïque au moyen du *Bryonia dioica* ♂, on obtient encore des plantes hybrides dioïques mâles et femelles en nombre égal. Ce qui permet de conclure que le sexe de la plante n'est pas rigoureusement prédéterminé dans la cellule œuf. Si cela était, les ovules en question devraient tous être monoïques et le pollen de *B. dioica* rester sans effet sur eux; il faut admettre que les tétraspores des plantes dioïques ne contiennent pas toutes seulement les ébauches d'un seul sexe, mais qu'une partie des cellules mâles contient des ébauches femelles, de même qu'une partie des cellules femelles contient aussi des ébauches mâles; sans cela les hybrides devraient être tous soit mâles soit femelles, ce qui n'est pas le cas.

La fécondation contraire donne un tout autre résultat. *B. dioica* ♀ fertilisé par le pollen de *B. alba* fournit presque exclusivement des femelles (589 ♀ : 2 ♂), on n'a pu jusqu'à présent élucider ce cas intéressant que les uns utilisent pour démontrer la dominance du sexe mâle, les autres la dominance du sexe femelle. Les observations tirées des expériences de croisement des animaux parleraient en faveur de la théorie qui considérerait le sexe femelle comme une hétérozygote, le sexe mâle comme une homozygote.

Quoi qu'il en soit, l'œuf paraît déterminé en ce qui concerne le sexe, après la fécondation. Chez les insectes (d'après Marchal), où l'œuf après fécondation se divise souvent en 50-100 œufs secondaires, tous ces œufs dérivés d'un œuf primitif sont du même sexe. Il en est de même des jumeaux vrais, issus d'un même œuf.

Dans le *Mercurialis annua* qu'on a, bien à tort, rangé parmi les plantes à parthénogénèse et qui présente des plantes femelles et des plantes mâles, le croisement donne une proportion égale de descendants femelles et mâles. Mais si les plantes femelles produisent, comme cela arrive parfois, un petit nombre de fleurs mâles, la fécondation entre les fleurs de cette plante monoïque fournit exclusivement des femelles. Ici comme dans le cas suivant, il y a dominance de la femelle. C'est aussi ce qui résulte de l'inspection de Bryones.

Le *Salix babylonica* qu'on multiplie de bouture se maintient du même sexe; les branches femelles de *Ginkgo biloba* greffées sur l'arbre mâle de divers jardins conservent leur sexe primitif.

On n'a pas pu, jusqu'à présent, obtenir à volonté une proportion définie de mâles ou de femelles en partant des graines du *Cannabis sativa* (chanvre), qui fournit dans une même race une proportion sensiblement constante de graines mâles et de graines femelles. Chez ces plantes le sexe est déterminé avant la germination. On peut donc admettre que, au moins en ce qui concerne les plantes dioïques, il se fait au moment de la formation des microspores et les macrospores une disjonction sexuelle.

Cependant, il n'est pas certain que cette disposition aboutisse à des plantes qui seraient homozygotes pour ce caractère. Pour expliquer que dans beaucoup de cas il y a le même nombre de mâles que de femelles, on a supposé que l'un des sexes est homozygote et l'autre hétérozygote pour ce qui est du sexe (Aa) (aa). Dès lors, le croisement fournit la proportion mendélienne (50 %) du croisement d'un hybride avec l'un des parents (v. p. 798). On pourrait comparer la disjonction sexuelle sur le sporophyte à celle qu'on voit se faire parfois pour les caractères végétatifs (sports, chimères par disjonction, rogues, etc.).

Les statistiques faites sur les plantes dioïques en nature ou en culture montrent une remarquable fixité dans la proportion des deux sexes.

Il en est de même pour les plantes dites hétérostylées, les primevères (*Primula sinensis, P. acaulis*). Les deux formes brachy et dolichostylée semblent se disjoindre selon l'un des schémas mendéliens, l'une des formes étant dominante. Dans le *P. sinensis* la forme brachystylée est dominante. La mode ayant décrété que seule la forme dolichostylée peut être exposée, il a été facile aux horticulteurs de l'isoler puisque, étant récessive, elle est la première à se disjoindre. Actuellement en Angle-

terre, la forme brachystylée est devenue rare et cela s'explique puisque la forme dolichostylée étant récessive, donc pure, elle ne peut fournir de brachystylées. Les croisements de formes dolichostylées avec d'autres formes dolichostylées se sont maintenus constants. Lorsque l'on a affaire

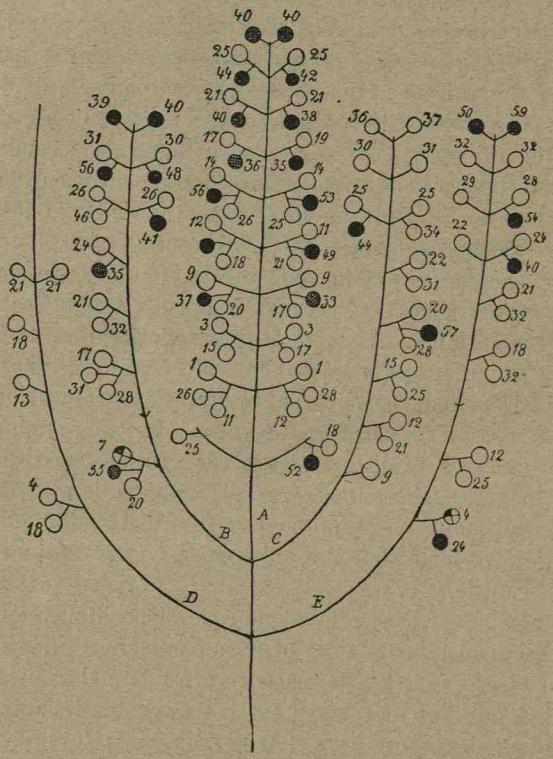


Fig. 916. — *Satureia hortensis*. On a indiqué par un chiffre la date d'ouverture des fleurs : 1 = 6. VII — 26 = 31, VII, etc. Les fleurs ☿ pures sont les disques blancs, les disques noirs sont les femelles, les disques avec secteur noir sont ☿ avec étamines, + — rudimentaires, ceux à réseau sont ☿ avec étamines stériles. (D'après CORRENS.)

à des brachystylées, cette forme étant dominante l'autre caractère peut être latent, elle est donc une hétérozygote. C'est ce que démontrent les expériences qui consistent à croiser les formes brachystylées entre elles; on les voit se disjoindre sensiblement selon la loi de Mendel, produisant toujours une proportion définie de dolichostylées.

Dans la nature, la fécondation croisée entre Primevères produit

égalité des deux formes; les statistiques aberrantes, c'est-à-dire celles qui s'écartent de l'égalité proviennent de ce qu'inconsciemment le collecteur dans une prairie sélectionne l'une des formes plus que l'autre. Si on récolte tous les pieds, il y a égalité.

Chez les plantes gynodioïques, c'est-à-dire qui ont des plants hermaphrodites et des plants femelles (*Thymus Serpyllum, Satureia hortensis, Silene Otites, Silene dichotoma*, etc.), les plantes ♀ reproduisent presque exclusivement des plants hermaphrodites, tandis que les plantes femelles qui doivent être fécondées par le pollen des plantes hermaphrodites fournissent, lorsque le triage a été fait soigneusement, exclusivement des plantes femelles. Il faut donc admettre que chaque type produit des tétraspores de son type. En outre ici, contrairement à ce qui est admis généralement, la race dérivée ♀ que l'on peut considérer comme la variété, domine sur l'autre dont le pollen ne peut agir sur les œufs de la plante femelle pour produire une seule plante hermaphrodite.

Tous ces faits montrent que, par la maturation sexuelle, il existe des conditions qui permettent le dédoublement d'une espèce (Dicœcie, Hétérostylie) en deux isomères dont l'un, récessif, est susceptible d'être isolé à l'état de pureté (*P. sinensis*). Personne ne pourra douter que les formes brachystylées et longistylées des *Primula* n'appartiennent à la même espèce. Chez quelques espèces, par exemple le *Menyanthes trifoliata* dans le Nord, le dédoublement ne s'est pas effectué; les fleurs y sont homostylées alors qu'autre part, plus au Sud, elles sont hétérostylées.

L'unisexualité comme beaucoup de caractères (aposporie des levures, perte de la virulence, du pigment de certaines bactéries) dérive souvent d'un amoindrissement quasi pathologique. On a déjà montré que la proportion des fleurs unisexuées augmente dans les plantes gynomonoïques en fonction de l'abaissement du coefficient nourriture. On voit parfois, au milieu d'une culture de *Lathyrus odoratus*, une ou plusieurs plantes stériles chez lesquelles les anthères ne forment plus de pollen ou du pollen dégénéré. Ces formes unisexuées sont récessives, car fécondées par le pollen d'une plante hermaphrodite F_1 est complètement hermaphrodite. F_2 fournit des hermaphrodites et des unisexués dans la proportion 3 : 1.

Cet exemple est donc contradictoire de ceux énumérés à propos des gynodioïques. Il faut donc se garder provisoirement de généralisations prématurées.

Il est intéressant de combiner avec les développements précédents les expériences curieuses que voici. Il s'agit d'une variété de *Primula sinensis* nommée « Primerose Queen » Planche I. Cette variété diffère des formes habituelles par une tache (œil) jaune plus large s'étendant

jusqu'au milieu des pétales; les anthères sont comme dans une forme longistylée et les grains de pollen petits, mais le style ne dépasse pas le niveau des anthères. C'est donc une forme homostylée. Le croisement de cette forme avec un brachystylé à tache petite a donné à F_1: Brachystylée avec petit œil; F_2 fournit :

9 brachystylées petit œil;
3 brachystylées gros œil;
3 dolichostylées petit œil;
1 homostylée gros œil.

Ainsi la forme dolichostylée qui n'avait pas été introduite apparaît par combinaison de caractères.

Brachystylé dominant	dolichostylé récessif.
Petit œil dominant	gros œil récessif.

La forme homostylée est donc celle qui apparaît quand dolichostylé rencontre le facteur de « gros œil » ; mais quand dans F_2 « dolichostylé » rencontre petit œil la forme normale dolichostylée s'établit à F_3, une partie des plantes étant dolichostylées, tandis que d'autres sont homostylées.

Chimères.

Pendant longtemps on a douté de la possibilité d'obtenir des hybrides par le procédé de greffe. En effet, dans l'immense majorité des cas, le greffon n'est pas modifié par le sujet. La pratique constante des arboriculteurs et des horticulteurs ne laisse aucun doute à ce sujet.

Mais on connaît dans tous les jardins le curieux Cytisus, *C. Adami* qui, considéré comme hybride de greffe n'a pu être de nouveau reconstitué sinon par bouture. Cet arbre porte des fleurs panachées de rose et de jaune, ou plus souvent livides, puis, sur certaines branches, des inflorescences de *Cytisus Laburnum* l'un des parents supposés. L'autre parent supposé est le *Cytisus purpureus* à fleurs pourpres. Quant aux fleurs d'un pourpre livide, on a montré qu'elles sont du type *Laburnum* mais avec une peau formée par deux couches de cellules du *Cytisus purpureus*. Les feuilles du *Cytisus Laburnum* sont finement soyeuses, celles du *C. purpureus* glabres. On n'a pu jusqu'à présent croiser normalement ces deux espèces. Mais quoiqu'on n'ait point répété l'expérience par laquelle le *Cytisus Adami* a été obtenu, il n'y a point de doute que cette forme ne soit un hybride de greffe ou une *chimère*. On voit très souvent chez cet arbre se faire une disjonction des caractères des tissus,

dans les branches, les feuilles, les folioles ou des portions de folioles. On peut par une expérience simple montrer dans une feuille dont les folioles appartiennent aux deux types ou qui sont hybrides, la part que prend chaque forme à sa constitution. Il suffit de brûler le sommet des folioles en laissant la base vivante. Il se fait alors par nécrose à une certaine distance du sommet une bande colorée qui diffère selon les types. La bande colorée est foncée quand il s'agit du *C. purpureus*, grise quand c'est le *C. Adami*, et point de bande colorée quand c'est le *C. Laburnum*.

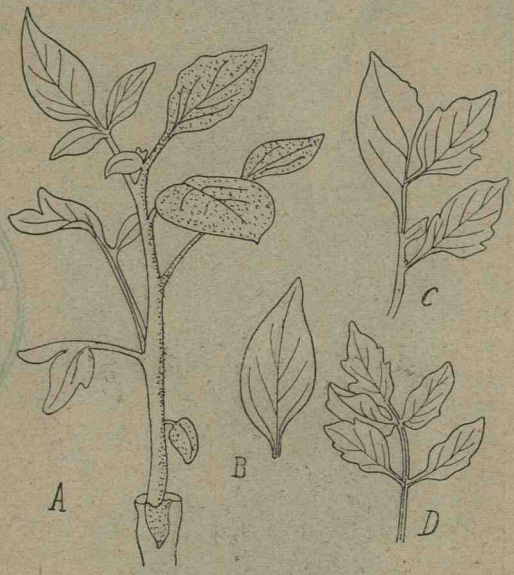


Fig. 917. — Chimère sectorienne de *Solanum nigrum* et *lycopersicum*. — *A*, pousse adventive formée sur la Tomate par greffe du *S. nigrum;* le tissu qui appartient à ce dernier est pointillé, l'autre, formé par le *S. lycopersicum* est laissé en blanc. — *B*, feuille du *S. nigrum*. *D*, feuille du *S. lycopersicum*, *C*, chimère.

Les *Crataego-Mespilus* (Néflier de Bronvaux) sont aussi des chimères composées du *Crataegus monogyna* enveloppé par un épiderme de *Mespilus (Crataego-Mespilus Asnieresii)*.

On peut aussi obtenir des chimères par greffe en partant de Solanacées. *(Solanum Lycopersicum* × *S. nigrum)*. On enlève tous les bourgeons et on pratique au niveau de la greffe oblique une incision transversale lorsque la soudure s'est faite. Cette incision traversant des zones appartenant aux deux espèces, on voit sortir des régions-limites une forme intermédiaire entre les parents. Or, tandis que l'hybride par croisement normal des micro- et mégaspores ne peut être obtenu entre ces

espèces le pollen de l'hybride de greffe féconde à la fois la Tomate et la Morelle noire (Winkler). Au cours de ces expériences, il se forme parfois des « chimères », c'est-à-dire des pousses de nature double, flanc droit d'une espèce, flanc gauche de l'autre (Chimères sectoriennes), ce



Fig. 918. — Grappe de raisin à caractères disjoints, mi-rouges, mi-verts ; on y voit des grains mosaïques (Dôle × Johannisberg). (Vignes à Sierre, Valais).

qui rappelle certaines branches ou feuilles du *C. Adami*. L'explication ne peut être trouvée que dans la supposition qu'à partir de la surface commune naît par prolifération un point végétatif mixte comprenant des cellules ou des tissus embryonnaires de l'une et de l'autre espèces.

On connaît maintenant un nombre considérable de chimères péricli-naires, comme on nomme celles qui résultent d'un enveloppement d'une forme par une peau d'une autre forme; les plus apparentes sont celles où

l'un des composants est dépourvu de chlorophylle; alors on peut avoir, comme dans les formes dites *albo-marginata*, un cœur vert dans une peau blanche *(Pelargonium, Evonymus, Coprosma)*. Mais on ne sait pas exactement comment se sont produites ces plantes doubles. Chez les *Funkia* aux feuilles panachées, le cœur peut être vert ou blanc *(albo-marginata*, ou *viridimarginata)*; alors la nature différente de l'épiderme peut être facilement mise en évidence : dans la première forme, non seulement les cellules habituelles sont incolores, mais même les cellules de bordure des stomates, dans la seconde ces dernières sont à plastides verts et ceci sur les portions vertes comme sur les portions blanches.

Les raisins panachés (figurés) doivent aussi être considérés comme des chimères, chimères sectoriennes, la nature du grain variant selon le secteur *(fig. 918)*.

Toute la théorie de Mendel repose sur cette hypothèse que lors de la formation des spores il se fait une disjonction, par laquelle les mélanges qui constituaient le soma se défont et qui, selon les lois de la probabilité et les affinités ou répulsions mutuelles permet le groupement des unités héréditaires. On a vu que, dans le cas des monohybrides, à la maturation sexuelle qui précède la formation des spores, il se fait un triage amenant à la production de spores d'un seul type, à un seul caractère différentiel. On peut donc parler de spores pures. Mais lorsque, comme à la maturation sexuelle de F_1 d'un di ou polyhybride, la répartition des unités (ou des qualités) aboutit à la production de spores à caractère mixte et à caractère pur récessif donnant naissance par leur combinaison à des homozygotes ou hétérozygotes, les plantes qui lèvent à partir des zygotes pures (homozygotes) et des zygotes mixtes (hétérozygotes) seront également pures ou mixtes.

On pourra parler de *catharospores* dans le premier cas, de *mictospores* dans le second, de *catharozygote* ou de *mictozygote*, de *catharophyte* ou *catharosome* et de *mictosome* ou *mictophyte*, lorsqu'on considère non pas la zygote mais la plante qui en procède.

Dans une certaine mesure, l'étude cytologique permet de concevoir ces réarrangements au cours de la sporogénèse (développement du tétrasporange) en particulier en ce qui concerne les grains de pollen. Mais il y a certainement des difficultés en ce qui concerne la mégaspore qui ne résulte pas toujours d'une division double d'un tétrasporange dans lequel se serait fait la réduction chromatique. Lorsque, comme dans le type *Lilium*, la réduction doit se faire dans la mégaspore par défaut de tétrasporange, il en résulte nécessairement que le groupe antipodial et le groupe apical pourront avoir une valeur différente et que lors de l'union des deux noyaux polaires il se fasse un nouvel hybride. Il faudrait donc éviter de croire que la théorie repose sur un sub-

stratum cytologique absolument solide. C'est actuellement cependant la seule explication des expériences; elle permet de donner une image claire et provisoirement satisfaisante.

En réalité, tous les êtres issus d'amphimixie sont des mictosomes, des espèces de chimères. La symbiose des deux catharosomes peut être incomplète, comme dans le cas des Urédinées et d'autres Champignons pendant la phase à deux noyaux qui proviennent de deux filaments différents : il y a alors amphimixie différée. Mais, avec la formation d'une zygote vraie, la vacuole nucléaire est mixte (mictokarion). A chaque cinèse, ce caractère mixte se maintient ordinairement pendant toute la durée du *mictosome ;* mais on conçoit qu'une disjonction soit théoriquement possible. C'est probablement à une ségrégation au cours d'une cinèse du mictosome qu'apparaissent beaucoup de chimères (fruits panachés en secteurs, raisins *(fig. 918)*, pommes, cerises, fleurs à pétales bicolores par segments (roses, œillets, etc.), feuilles panachées par secteurs ou par régions anatomiques (chimères périclinaires, des *Funkia*, des *Evonymus*, etc.). Ces retours (sports) au cours de la végétation ne sont pas encore suffisamment étudiés.

Ségrégation des variétés ou des isomères dans la nature.

Cette disjonction des isomères étant reconnue possible, on peut s'imaginer que, dans la nature, par autofécondation ou par fécondation croisée, puissent apparaître des races nombreuses qui ne diffèrent tout d'abord, extérieurement, que par des caractères de second ordre. Telles ces différences familiales qu'on observe dans l'humanité. Par la fécondation croisée, comme cela arrive également dans l'humanité, tous ces écarts constants du type s'unissent, se fusionnent ou se disposent en mosaïques, mélange qui, à chaque nouvelle gamétogénèse, tend à se disjoindre (exception : mulâtre ?). Les caractères plus ou moins disjoints selon les schémas donnés (v. dihybrides, polyhybrides) sont de nouveau combinés soit avec leurs allélomorphes soit avec d'autres apportés par le gamète de l'autre sexe. Dans les cas étudiés plus haut à propos des hybrides, il s'agissait de races préalablement triées, moins composites que celles qu'on trouve souvent dans la nature, où ordinairement rien ne s'oppose à des mélanges complexes entre les nombreuses lignées d'une espèce. Il faut donc admettre que les espèces en nature sont ordinairement des mélanges de lignées nombreuses. Dans ces mélanges, les caractères sont ou manifestés ou latents ou dominés.

On pourrait douter de la possibilité de persistance au milieu d'une population de races issues spontanément et qui, par croisement, pour-

raient disparaître dans le creuset de la mixie. Mais il faut se souvenir que même si le nouveau caractère est dominé, c'est-à-dire n'apparaît pas extérieurement ou s'il est dissocié ou incomplet comme dans le cas de cryptomérie, il peut apparaître lorsque les deux facteurs complémentaires se rencontrent (v. p. 804). Il suffit d'ailleurs que la nouvelle combinaison l'emporte comme vigueur de peu (5 %) pour qu'au bout de quelques centaines de générations elle déplace l'espèce mère.

Par le triage des lignées, séparation des races confondues, les caractères qui en mélanges étaient effacés par la dominance de leur antagoniste peuvent se manifester. En outre, comme chaque caractère est non seulement fonction du ou des déterminants hypothétiques supposés mais tout autant fonction des conditions du milieu qui l'amoindrissent, l'exagèrent ou le modifient (voir Morphogénèse), le climat, le sol, les associés, pourront avoir un effet considérable sur la manifestation de ces caractères latents.

On ne doit pas oublier non plus que chez les plantes sauvages comme chez les plantes cultivées, il y a une élimination énorme de germes, par conséquent sélection en grand. Si on laissait se répandre librement une seule plante qui porte 1000 semences, en peu d'années la terre entière serait couverte de représentants de la même espèce.

Ce qui arrête cette expansion, c'est, en première ligne, la dispersion laissée au hasard et qui n'est donc que partielle.

2° L'inégalité de vigueur de ces germes : dès leur germination les uns chétifs succombent, un petit nombre (en nature) est assez vigoureux pour pouvoir passer sans encombre cette première période.

3° Les facteurs physiques : humidité, chaleur, lumière qui varient d'une localité à l'autre et souvent d'un mètre de terrain à l'autre. Car cette variation des conditions générales dépend de l'exposition, de la perméabilité du sol, de sa nature qui absorbe mieux ou plus mal selon sa compacité, sa nature chimique, sa couleur, puis de ces deux agents principaux de toute végétation, chaleur et lumière. Ces facteurs varient aussi beaucoup, comme chacun le sait, selon la latitude, qui détermine en gros les zones de végétations : arctique, subarctique, tempérée, subtropicale, tropicale. La configuration des terres fermes, l'influence régulatrice des grands bassins d'eau, les mers, les courants marins, cet ensemble qui détermine le climat maritime et le climat continental. — La thermique du sol, l'influence des masses de montagnes : les massifs les plus élevés et les plus compacts étant plus chauds que les montagens isolées. — La longueur des saisons avec leurs températures utiles et leur humidité relative. — Voilà une foule de facteurs combinés qui impriment au relief terrestre une allure hygroscopique, thermique et photique variée et qui déterminent la survivance des germes.

4° La composition chimique du sous-sol. La présence ou l'absence de sel qui permet l'établissement des *Halophytes* ou plantes des terrains salés ou qui élimine les autres. La teneur en sels de calcium alcalins qui, à partir d'un certain degré, est fatale à beaucoup de végétaux dits calcifuges; la concentration aux diverses profondeurs des sels solubles, l'acidité ou l'alcalinité; la teneur du sol en produits organiques actifs poisons excrétés par les racines ou produits par les micro-organismes qui y pullulent, etc., etc.

5° Les associations végétales des prairies, landes, garigues, brousses, forêts, marécages, tourbières, etc., dans lesquelles doivent pénétrer les nouveaux germes. Tantôt elles ne couvrent qu'imparfaitement le sol; alors les plantes d'ombre ne peuvent y résister, tantôt elles ombragent le sol et la lumière nécessaire au développement fait défaut, etc., etc.

Tout ceci fait que les innombrables germes qui sont disséminés, chacun avec des particularités, souvent très étroitement déterminées ne réussissent que rarement à prendre racine définitivement autre part que dans les stations déjà choisies par les ascendants. Ces stations conviennent en effet à la majorité des germes qui représentent le type moyen. Les isomères ou les écarts du type ne réussiront que si, accidentellement, la variation qu'ils ont subie s'accorde au nouveau milieu dans lequel ils ont été accidentellement transportés.

Si, pour une cause ou une autre, l'un des multiples isomères qui coexistent dans toute espèce en nature est isolé dans ce nouveau milieu convenable, il devient le point de départ d'une race particulière.

Les espèces géographiques dites vicariantes ou parallèles, les variétés constantes de beaucoup d'espèces doivent sans doute leur origine à un procédé semblable de ségrégation, de sélection naturelle.

Citons encore quelques conditions qui favorisent plus particulièrement cet isolement des lignées distinctes et des races :

1° L'Asyngamie, c'est-à-dire que dans les deux races provenant du dédoublement d'un type la floraison ne se fait pas en même temps, ce qui rend difficile la fécondation entre les deux formes (*Phyteuma spicatum* bleu et *Ph. spicatum* blanc).

On peut mettre dans cette catégorie le dimorphisme saisonnier; une espèce se dédouble en deux races, l'une printanière, l'autre tardive (*Euphrasia* sp., *Galium*, *Orchis* sp.).

2° La Géophilie. — Des deux isomères (ou pléiomères) l'un réussit mieux sur un terrain que sur un autre. Tant que l'espèce en disjonction se trouve sur une seule sorte de terrain (composition chimique, humidité, thermique), l'une des formes l'emporte. Au contact d'un autre terrain, par exemple en passant du sable aux rochers, l'autre forme prend le dessus.

Ainsi, le *Polygala erioptera*, une plante excessivement variable dans toute la région désertique du Sénégal au Darfour, au contact des régions rocheuses de l'Erythrée a détaché une forme *petraea* constante et et distincte.

De même beaucoup d'espèces de nos montagnes sont ainsi des types disjoints par le substratum.

Sur le calcaire :	Sur les terrains siliceux :
Anemone alpina	*Anemone sulfurea*
Primula Auricula	*Primula viscosa*
Aconitum Napellus	*Aconitum paniculatum* (?)
Veronica fruticulosa	*V. alpina*
Thlaspi rotundifolium	*Th. corymbosum*
Gentiana vulgaris	*G. latifolia*
Sesleria coerulea	*Sesleria disticha*
Rhododendron hirsutum	*Rhododendron ferrugineum*
Achillea atrata	*A. glacialis*
Androsace pubescens	*Achillea moschata*

3° L'Aversion sexuelle. — Lorsque deux formes voisines perdent le pouvoir de se féconder mutuellement, elles peuvent coexister sans se mélanger et s'éteindre mutuellement. La stérilité de certaines races incapables d'être fécondées par le pollen d'autres races, soit parce que le stigmate ne sécrète pas de substances qui stimulent la croissance du tube pollinique, soit parce que celui-ci trouvant sur le stigmate une nourriture abondante n'est pas conduit jusqu'aux ovules. On sait que cette aversion peut se manifester dans une même fleur. Ainsi dans les Primevères. On prétend que chez les *Corydalis cava* le pollen est non seulement impropre à la fécondation de la même fleur, mais qu'il est un poison pour l'appareil femelle qui est contenu dans le même périgone. Des expériences sur la fécondation des animaux inférieurs ont montré qu'on peut vaincre artificiellement cette aversion sexuelle ou la faire apparaître (p. 696). Ainsi, en augmentant légèrement l'alcalinité de l'eau de mer, dont la concentration en ions O H (hydroxyles) est 10-^{6}N, on est arrivé à fertiliser certains oursins par des espèces différentes d'étoiles de mer et d'holothuries. Cela varie avec les différentes espèces. On a également par la même méthode fertilisé les mêmes œufs avec les spermatozoïdes d'un Crinoïde et même d'un mollusque. Ces croisements sont partiellement viables (larves), mais les larves ont seulement le caractère maternel, cependant il y avait eu fusion de noyau. Par conséquent, la possibilité ou l'impossibilité d'une fécondation dépend moins de la nature des supposés déterminants que de conditions très accessoires. On en tire la conclusion qu'il suffira

parfois de changements peu importants pour amener l'aversion sexuelle d'une nouvelle plante vis-à-vis du type dont il est sorti et préserver les formes nouvelles du retour au type par combinaison avec les anciennes formes ou de passer à un nouvel état d'équilibre. Dans les *Alchimilla*, les *Taraxacum*, les *Hieracium*, etc., les petites espèces sont protégées ou par leur stérilité staminale ou par leur parthénogénèse.

4° La Migration. — Les formes dérivées, les isomères émigrant par l'intermédiaire du vent, de l'eau, des animaux, peuvent être isolées par des barrières naturelles, chaînes de montagnes, déserts, mers et, pour les plantes aquatiques, la terre. Ainsi s'expliquent facilement les formes vicariantes, c'est-à-dire parallèles des divers massifs montagneux, des îles d'un archipel (endémismes des Galapagos), des continents séparés par une mer comme le nord de l'Amérique et l'Europe tempérée (*Castanea vulgaris* (E) et *C. americana* (A), *Fagus silvatica* (E) et *F. ferruginea* (A), des lacs sans communications (Diatomées du Plansston, Cyclotella des lacs suisses). Citons aussi comme exemples les espèces vicariantes des montagnes méditerranéennes : les cèdres, *Cedrus atlantica* (Atlas), *C. Libani* (Liban et Antiliban), *C. Deodora* (Himalaya) ; les sapins : *Abies Pinsapo* (Andalousie), *A. maroccana* (Maroc), *A. numidica* (Kabylie).

Parmi les espèces parallèles des îles, on peut citer les divers *Opuntia* des Galapagos, les *Scalesia* avec dix espèces distribuées sur ces mêmes îles.

Les îles se prêtent d'ailleurs merveilleusement à conserver des formes ; ainsi à Majorque à côté d'espèces spéciales à l'île, on constate que des espèces fort rares sur le continent (Espagne) sont parmi les plus communes ici. Le *Hippocrepis balearica* qui n'est que sur un rocher de la côte espagnole pend de tous les rochers calcaires de cette île où il n'a pas de concurrents, de même le *Buxus balearica*, rarissime en Espagne, occupe de vastes étendues sur les crêtes des montagnes de Majorque.

A propos de distribution géographique, il faut signaler la possibilité qu'on a envisagée du transport du pollen à grande distance. Selon les règles de la génétique contemporaine, ce pollen fécondant une plante d'une autre race ou d'une autre espèce fournira à F_1 un hybride qui, se disjoignant à F_2 peut donner naissance : 1° à des formes intermédiaires (hétéro ou homozygotes), 2° retour au type selon l'expectation théorique (v. *fig. 908*).

N'oublions pas non plus que la durée de la capacité de germination du pollen est souvent fort longue (une semaine à plusieurs mois).

Il faut donc envisager cette intéressante possibilité.

CHAPITRE X

CONCLUSION

Théories sur l'origine des espèces.

Beaucoup d'hypothèses ont été émises sur l'origine probable des espèces. L'unité du plan dans la matière vivante, la possibilité de traiter, au moyen des mêmes méthodes, des phénomènes au premier abord si dissemblables que ceux présentés par une plante ou un animal, l'identité des phénomènes fondamentaux, en particulier de la cellule et de la fécondation à tous les degrés du règne végétal comme du règne animal; cet ensemble ne permet pas d'admettre une théorie qui ne serait pas applicable à la fois aux animaux comme aux végétaux.

La systématique ayant distingué des groupes dits naturels : Familles, Genres, Espèces, Variétés, Formes, une première question qui se pose est de savoir s'il y a de fortes présomptions pour que les groupes naturels représentent réellement un degré de parenté, c'est-à-dire si leurs unités systématiques telles que variétés, espèces, genres, ont une origine commune ou si elles sont simplement des hybrides fertiles; les formes plus disparates ne se laissent pas croiser ou ne s'y prêtent que rarement. Si le croisement réussit, l'hybride est alors infécond.

Cependant, des hybrides entre genres ont été parfois obtenus. Ainsi l'*Aegilops speltaeformis*, hybride de *Triticum sativum* et d'*Aegilops ovata*. Cet hybride curieux est stérile parce que le pollen est mal conformé. Mais, pollinisé au moyen du pollen de *Triticum*, il donne une descendance qui est fertile et constante.

On a voulu distinguer les variétés des espèces par la méthode de l'hybridation. Ainsi le *Chelidonium majus* a une variété constante à feuilles et pétales divisés plus profondément, la var. *laciniatum*. Le caractère d'avoir les pétales laciniés est récessif par rapport au caractère des pétales entiers du *Chelidonium majus*. Il en est de même des variétés blanches de *Datura*, d'*Antirrhinum*, de *Viola*, de *Trifolium*, *Polemonium*, etc., récessives vis-à-vis du type coloré.

Si l'on en croit certains théoriciens, la variété serait ainsi toujours récessive vis-à-vis du type de l'espèce. Il est difficile d'admettre une semblable proposition dans ce qu'elle a d'exclusif. Nous avons vu en particulier que chez les plantes gynodioïques la variation femelle exclusive, et qui par elle-même serait stérile, est cependant dominante vis-à-vis de la forme hermaphrodite, qu'il faut considérer comme spécifique.

Voici une liste de caractères dominants et leur hétérodyname récessif.

Lychnis.	Indument (*d*).	Glabréité (*r*).
Matthiola incana.	id.	id.
Datura.	Piquants des fruits (*d*).	Fruits inermes (*r*).
Triticum vulgare.	Pas de barbes (*d*).	Barbes (*r*).
Pisum sativum.	Semences rondes (*d*).	Semences ridées (*r*).
Zea Mays.	Albumen amylacé (*d*).	Albumen sucré (*r*).
Pisum, Phaseolus.	Inflorescences axiales (*d*).	Inflorescences terminales (*r*)
Antirrhinum majus.	Zygomorphie, corolle (*d*).	Actinomorphie (Pélorie) (*r*).
Pisum sativum.	Cotylédons jaunes.	Cotylédons verts (*r*).
Zea Mays.	Albumen foncé (*d*).	Albumen clair (*r*).
Amaranthus cristatus.	Inflorescence rouge (*d*).	Inflorescence verte (*r*).
Papaver somniferum.	Pétales avec taches (*d*).	Pétales sans taches (*r*).
Hieracium Pilosella.	Stolons (coulants) (*d*).	Pas de stolons (*r*).
Hieracium flagellare.	Pas de stolons (*d*).	Stolons (*r*).

Les groupements systématiques, quand ils répondent à une saine méthode, sont essentiellement basés sur la corrélation. Connaissant l'un des caractères, sa valeur ou sa forme, on peut prédire avec certitude la plupart des autres avec une grande probabilité.

Ainsi quand nous savons, dans le genre *Polygala*, que le pétale inférieur a une crête et que les sépales sont persistants à la maturité, nous pouvons prédire que les autres caractères seront l'absence d'un disque, la présence d'une capsule biloculaire déhiscente, etc.

Il en sera de même dans chaque genre bien étudié. Il y a donc dans chaque groupe une corrélation définie de caractères : c'est la mosaïque de la tribu. De même dans chaque groupe d'individus, c'est-à-dire l'espèce, on retrouve une corrélation définie des caractères. La valeur numérique de chaque caractère ou la valeur intrinsèque peut varier mais la corrélation se maintient. Par exemple le *Paris quadrifolia* a 4 sépales, 4 pétales, 8 étamines ou C 5 K 5 A 5 + 5 G 5 ou C 6 K 6 A 6 + 6 G 6. Mais la forme, la consistance des pièces du périgone, de l'androcée, la couleur du gynécée et sa structure se maintiennent. Personne ne doutera que ces trois formes de *Paris* n'appartiennent à un seul et même groupe, à une seule espèce.

Un certain nombre d'auteurs modernes et anciens admettent que

l'espèce peut n'être que la collection d'individus d'origine variée mais qui, sous l'influence de conditions identiques, se sont modelés en conséquence. Le même groupe d'individus pourrait donc apparaître d'une manière tout à fait indépendante, en des points de la terre très éloignés et aux dépens des mêmes formes ou de formes différentes.

C'est la théorie de la convergence ou du *polyphylétisme*.

Mais l'étude phytogéographique des familles les mieux connues contredit cette théorie. Les espèces d'un même groupe systématique ont une distribution géographique telle qu'elle forme une aire définie et

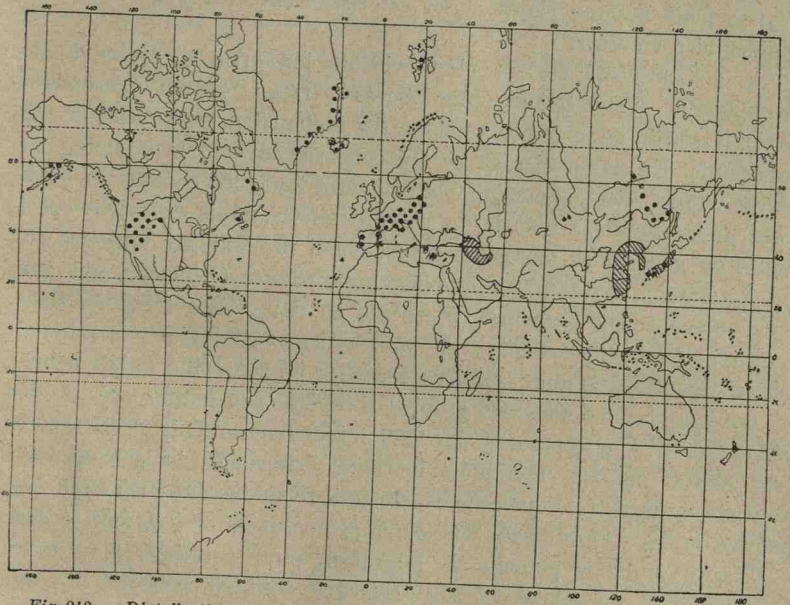


Fig. 919. — Distribution des Zelkowa (actuelle en hachures, fossile en points noirs). (BERNARD.)

ordinairement continue. Cette aire est d'autant plus continue que les espèces sont moins différentes. Cette conclusion ressort des Monographies systématiques les plus approfondies.

Chez les Polygalacées, par exemple, les disjonctions géographiques ne s'observent que dans des groupes à espèces bien définies et qui dans leur aire disjointe constituent des sous-groupes bien caractérisés. Alors, à l'intérieur de ces aires secondaires les espèces occupent de nouveau une aire bien circonscrite limitée aux espèces de ce sous-groupe et exclusive pour les espèces des sous-groupes voisins. On peut ainsi dans le sous-genre *Chamaebuxus* faire 5 subdivisions géographiques qui correspondent à 5 groupes systématiques. I. Alpes-Pyrénées-Mauritanie.

II. Inde, Malaisie, Chine, Japon. III. Afrique équatoriale-Natal. IV. Alleghanies. V. Californie-Arizona, Nouveau-Mexique.

On ne peut faire ici une énumération des nombreux cas où se vérifie cette loi que les groupements naturels sont aussi des groupements géographiques.

Que nous citions cependant le suivant : Parmi les 1000 espèces de Polygala que je connais, il n'est aucune espèce dont la distribution serait discontinue. Par continue, j'entends des aires qui ne sont pas morcelées par des espaces considérables. La continuité absolue de l'aire n'existe pour aucune plante. Ceci est également vrai pour toutes les familles bien étudiées.

La discontinuité devient plus évidente lorsqu'on s'adresse à des groupements systématiques plus élevés : tribus, genres. Cependant, lorsqu'il s'agit de groupes anciens, la disjonction peut devenir très importante. En particulier en ce qui concerne les genres ou les sous-genres. Alors cette disjonction pourrait être invoquée comme un argument en faveur de la théorie du polyphylétisme. Mais ces aires spécifiques ou génériques morcelées actuellement ne l'ont pas toujours été. On voit dans la carte *fig. 919* que le genre *Zelkowa* (Ulmacée) qui comprend actuellement seulement 4 espèces en deux aires très disjointes, Caucasie et Extrême-Orient, avait dans les temps géologiques une distribution très étendue dont les aires actuelles ne sont plus qu'un débris.

Lorsque, comme dans des groupes à espèces peu nombreuses et bien délimitées, il y a cependant des disjonctions dans l'aire des espèces (ex. *Azalea pontica*, Péninsule ibérique, Caucasie), la paléontologie nous enseigne parfois que cette espèce était répandue dans les territoires intermédiaires (Alpes) dans des temps géologiques relativement récents.

D'autre part, le pouvoir de migration pour certaines plantes est extraordinaire, soit parce que leurs semences sont très petites, soit parce qu'elles sont allégées par un appareil de vol. Pour bien conclure il faudrait donc connaître aussi les aires occupées par les végétaux dans les temps passés.

Dans les genres à espèces peu définies, par exemple dans les genres *Matthiola*, *Elæagnus*, on observe également que les formes et les espèces sont géographiques, l'aire de chaque variété est distincte de celles des autres. Or, tout porte à croire que les espèces de ce genre sont relativement récentes; elles sont très variables, la discontinuité entre les formes peu accentuée et l'aire générale très naturelle et très continue. (Méditerranée-Orient).

L'origine monophylétique pour les espèces en nature est donc extrêmement probable et on ne peut citer aucun fait important contre cette

théorie. Par ce terme de monophylétisme, on n'entend pas dire que chaque espèce dérive d'un seul individu primitif, mais simplement que, d'une manière générale, il y a pour elle un centre de création.

La géographie botanique devient dans ces conditions un merveilleux instrument d'investigation, à condition d'être maniée par un homme expert, c'est-à-dire par un systématicien spécialiste, capable de juger de la valeur de chaque caractère et possédant une culture générale suffisante. Chaque naturaliste devrait avoir étudié à fond la systématique d'un groupe. Ce qui rend parfois ardu le travail du systématicien, ce sont les *caractères* dits *adaptatifs*, c'est-à-dire qui sont sous la dépendance directe du climat et du sol. Ainsi l'observateur superficiel prendra dans le genre *Matthiola* et dans d'autres comme identiques des plantes d'apparence semblable. Les plantes des régions élevées sont souvent rabougries, leurs feuilles groupées en rosette à la base. Deux formes distinctes peuvent prendre, sous l'influence du climat alpin, dans les Alpes et les Appennins ou la Sierra-Nevada, le même facies, alors que les caractères constants tirés de la fleur ou du fruit diffèrent.

Il est des *caractères* qui méritent le nom d'*épharmoniques*, c'est-à-dire qui sont tels que la plante est clairement adaptée à son milieu. Ces caractères qu'on rencontre dans les groupes les plus divers ne sont généralement utilisés par la systématique que comme caractères de second ordre. En général, ils ne s'appliquent qu'à un petit nombre d'espèces ou se retrouvent dans les groupes les plus divers.

En outre, ils ne présentent le plus souvent aucune corrélation étroite avec les autres caractères. Ils sont comme isolés. Ainsi la succulence s'observe en ce qui concerne les tiges et les feuilles dans les groupes les plus divers. Il y a des plantes grasses dans les Crassulacées, les Composées, les Euphorbiacées, les Cactacées, les Asclépiadacées, etc., et quelquefois la similitude entre ces plantes de familles différentes est si grande qu'un voyageur sans connaissance des fleurs a grand'peine à s'y reconnaître. Ce sont alors généralement des plantes de régions sèches et salées.

Les buissons épineux se rencontrent dans un grand nombre de familles; la disposition en coussinet à la façon des Saxifrages des rochers des Alpes s'observe dans les Andes chez des Ombellifères *(Azorella)*, Violacées, Oxalidées, etc. Des feuilles découpées en pinceau comme celles des Renoncules aquatiques chez beaucoup de plantes à tiges submergées : Composées, *Bidens (fig. 436)*.

Dans le grand genre *Phyllanthus*, la seule espèce nageante *(fig. 438) Ph. fluitans* est construite à la façon des Lentilles d'eau ou des *Salvinia* aquatiques. On pourrait remplir un volume en énumérant les dispositions semblables réalisées chez des plantes extrêmement éloignées dans le système et adaptées au même milieu.

Pour plus d'une de ces dispositions, on a pu montrer leur dépendance vis-à-vis du milieu. Le facies alpin a pu être reproduit en plaine en exposant les plantes pendant la nuit à une température basse (Bonnier).

La crassulescence de beaucoup de plantes diminue ou disparaît si on les cultive dans des milieux plus humides ou dépourvus de sel.

Les épines des *Ulex* disparaissent dans une atmosphère humide. Les Renoncules (*R. aquatilis*, etc.), et autres ne forment plus des feuilles découpées en fines lanières si on les cultive sur terre. Des plantes de plaine cultivées en montagne avivent la couleur de leurs corolles. Chaque végétal subit ainsi plus ou moins l'action de son milieu, il en porte l'empreinte.

Ces faits et bien d'autres ont fait naître la théorie de la production des espèces sous l'influence du milieu : théorie Buffon-Lamarck. Ce que nous avons dit des morphoses nous dispense de plus amples détails.

Il faut bien se garder de tomber dans l'erreur qui consiste à croire que le milieu imprime aux plantes une allure nécessairement favorable à leur existence. La plante est dans une camisole de force, mais cette dernière n'est pas choisie par elle ; en vertu de ses dispositions antérieures, elle tend à s'échapper de ce moule par son activité propre. Sa forme et ses propriétés à chaque instant sont un compromis entre ses potentialités et le milieu régulateur.

Beaucoup de recherches ont été faites pour obtenir de nouvelles *formes constantes* sous l'effet d'une cause externe : lumière, chaleur, humidité, transpiration, sol, etc. La tératologie végétale s'est ainsi enrichie d'un matériel précieux, et la théorie botanique de la conclusion : que la forme des végétaux est à chaque moment la résultante des conditions internes en fonction du milieu. (V. Morphogénèse, p. 396.)

Mais on a le plus souvent oublié que pour tirer une conclusion il faut que les objets soient comparables. En particulier, lorsqu'on obtient par un excitant externe une série de déformations, il faut se demander si la plante pourrait rester viable dans de telles conditions. Par exemple dans l'obscurité ou une atmosphère chargée d'humidité. Si elle ne le peut, la déformation n'est que du domaine de la tératologie.

Mais, dira-t-on, l'influence du milieu qu'on pousse à l'extrême soit en supprimant la lumière, soit en faisant varier la concentration (plantes aquatiques inférieures) peut n'être que passagère et se traduire ensuite par des modifications qui persistent lorsque la plante a repris ses conditions habituelles d'existence. On n'a pour le moment que fort peu d'expériences bien contrôlées à ce sujet : la formation d'une race asporogène de levures sous l'influence de la température et quelques résultats semblables chez les Bactéries.

Les zoologistes ont cependant obtenu des formes aberrantes par la variation de température appliquée à des cocons d'insectes ou à des pontes d'œufs d'animaux de cette même classe. (Lépidoptères, Coléoptères). Les variations obtenues ne sont pas réversibles et se comportent dans le croisement selon les schémas mendéliens. Dans ces expériences, il y aurait donc, sous l'effet de cette cause pénétrante, la chaleur ou le froid, une déviation brusque et irréversible du type. On verra plus loin que ce résultat s'accorderait avec la théorie de la mutation.

Jusqu'à présent, aucune preuve convaincante, dans tous les cas aucune expérience rigoureuse, n'est venue faire pencher définitivement la balance en faveur de l'origine des espèces sous l'influence directe ou indirecte du milieu. Les quelques faits avancés ne peuvent entraîner la conviction. Les plantes signalées comme modifiées d'une manière définitive par le milieu n'ont été ni sélectionnées ni contrôlées. De telle sorte qu'on ne sait si le milieu a simplement sélectionné des variantes et éliminé les autres.

La seconde catégorie de théories ne nous renseigne pas sur l'origine des variations; elle n'attribue pas l'influence permanente au milieu sur les organismes. Toute action du milieu, pour être efficace selon elles, devrait s'exercer sur le plasma des cellules germes (cellules des points végétatifs, cellules mères des spores), qu'elles considèrent comme ayant d'autres potentialités que les cellules différenciées du corps. Nous avons indiqué les raisons qui s'opposent à cette conception. Néanmoins, il faut reconnaître, avec les anti-Lamarckiens, que l'action directe du milieu est très problématique. Nous avons vu que dans le bourgeon déjà sont déterminées les particularités des feuilles ; au moment de leur épanouissement, les organes ont déjà le type de leur morphologie. La lumière la chaleur, la transpiration, l'humidité n'auront plus qu'une action secondaire. Lorsque les agents morphogènes (v. p. 396) amènent les végétaux plastiques à modifier leur type, les écarts de la forme habituelle se font à partir des points végétatifs; les primordiums ont pris un autre développement. On n'a donc pas transformé un type de feuille en un autre, ni une tige aplatie en une tige radiaire. Ce sont les points végétatifs et les primordiums qui ont été indirectement influencés. Les déviations morphologiques embryonnaires rentrent donc dans cette catégorie de phénomènes où l'action se déclenche selon un rythme particulier en utilisant l'énergie à la disposition de l'organisme, mais dont la mise en train ne nécessite qu'un excitant très faible. Il y a autant de difficultés à comprendre la raison d'être (la causalité) d'une forme qu'à saisir le phénomène le plus élémentaire de l'irritabilité protoplasmique. Les biologistes qui s'imaginent avoir résolu le problème montrent simplement qu'ils ne savent pas faire la différence entre une démonstration scientifique et une

argumentation. Personne n'a jamais pu, de propos délibéré, faire naître une forme arbitrairement choisie. La morphogénèse expérimentale n'a consisté jusqu'à présent qu'à étudier les réponses faites par l'organisme aux excitants variés auxquels on soumet la plante.

Sans nier que le milieu puisse amener des modifications profondes dans l'organisme, il faut bien reconnaître que nous n'avons actuellement pas la puissance de produire à volonté une forme quelconque, et encore moins une forme transmissible par hérédité.

Si nous ajoutons que les déviations obtenues ne sont pas héréditaires, on comprendra que depuis longtemps d'excellents esprits aient cherché à résoudre autrement le problème. Les uns, avec le génial Darwin, n'expliquent pas les variations, mais, les constatant, en font le point de départ de leurs théories. Cependant, nous avons vu que dans une lignée pure, la variation n'est que l'indice de causes nombreuses positives et négatives agissant sur un matériel homogène. On ne peut par sélection trier ces variantes des lignées pures. Mais les courbes de variations des espèces en nature nous montrent que ces espèces sont des complexes d'espèces élémentaires, qu'on peut par sélection trier et ramener à l'état de lignées pures dont la courbe de variation est sensiblement symétrique. Comme la plupart des sélectionneurs n'ont travaillé qu'à partir de ces complexes, lorsqu'ils ont sélectionné, ils ont cru qu'ils déplaçaient le centre de gravité de la race et qu'ils accumulaient dans un sens donné le caractère cherché, la variation choisie.

Partant de cette constatation qu'on peut ainsi choisir et maintenir des formes, des races, les partisans de cette ingénieuse *théorie darwinienne* ont établi le chéma suivant :

Dans la nature, les espèces varient d'une manière diffuse ; les variations sont inégales comme robustesse, comme rapidité de développement, comme exigence vis-à-vis du sol et de la nourriture, c'est-à-dire du milieu en général.

Dans ces conditions, les chances de réussir dans une même station seront différentes. Si, par exemple, deux plantes étant données, l'une a un pouvoir germinatif plus grand et une évolution plus rapide elle l'emportera sur son concurrent. Il pourra arriver cependant que la lutte ne soit pas terminée. La plante au développement lent pourra peut-être l'emporter si finalement elle dépasse en hauteur la précédente et qu'elle lui enlève la lumière. Il s'établit ainsi une lutte pour l'existence dont l'importance ne doit pas être mésestimée. Ce facteur très important éliminerait les formes, les variantes qui ne satisfont pas aux exigences du milieu, et ne conserverait que celles qui lui correspondent. La variation étant désordonnée, le nombre des formes serait assez considérable pour que le milieu puisse opérer son choix. Chaque caractère étant variable

dans toutes les directions, ces variations s'accusant par la sélection naturelle, par le milieu, dans la lutte pour l'existence, on arrive logiquement à comprendre que, s'il est des particularités qui, étant indifférentes au point de vue de l'issue de la lutte, ne sont pas sélectionnées, d'autres au contraire, nuisibles ou utiles, sont exclues ou favorisées. On explique ainsi par cette hypothèse, la production et l'intense spécialisation à des fonctions déterminées de beaucoup d'organes qu'on dit adaptés au milieu, qui ont l'apparence d'avoir été construits pour une fonction déterminée (Plantes carnivores, appareils de pollinisation, de dissémination, etc., etc.).

On s'est demandé alors si réellement dans la nature s'exerce cette sélection inconsciente et si, cela étant, elle peut amener à un résultat positif dans la formation de nouvelles espèces par cumulation de petites déviations.

L'objection la plus importante est celle-ci : Des variations faibles ne peuvent donner prise à la sélection naturelle parce qu'elles ne confèrent pas une prééminence marquée. Les rudiments d'organes ne sont pas utiles; pour fonctionner, il faut que chaque déviation prenne une certaine valeur. Mais cette objection n'a peut-être pas toute la valeur qu'elle paraît posséder. Nous connaissons tant de phénomènes biologiques qui sont sensibilisés par des facteurs de valeur infinitésimale qu'il se peut bien que la moindre variation puisse avoir son utilité dans des circonstances données. D'autre part, on ne doit pas ignorer qu'en vertu de la corrélation, une faible modification dans un caractère peut en faire apparaître une plus importante dans un autre.

Une autre objection, c'est qu'en admettant que l'origine des variations importantes doit être cherchée dans les variations insignifiantes qui s'accumuleraient par sélection, il faudrait un temps extraordinairement long pour aboutir à la moindre modification utile. A ceci, les Darwiniens répondent que, puisque en peu d'années on a pu transformer une carotte sauvage en une carotte savoureuse et massive (sept ans), on peut, en un temps relativement court, obtenir des déviations telles qu'elles donnent prise à la sélection et confèrent des avantages réels évidents. La théorie darwinienne suppose donc des séries insensibles réunissant les espèces en formation. Elle est forcée d'admettre des types intermédiaires qui uniraient les groupes des systématiciens; lorsque ceux-ci sont nettement définis, on suppose que les intermédiaires ont disparu et que la netteté des groupes spécifiques en nature n'est souvent qu'apparente. On cherche alors à trouver les termes de passage. On arrive assez facilement à les trouver quand il s'agit de groupements systématiques supérieurs, mais on remarque bientôt que ces types sont intermédiaires pour certains de leurs caractères mais pas pour les autres.

La paléontologie a fait connaître un nombre important de fossiles tant végétaux qu'animaux qui relient d'une manière satisfaisante des groupes actuellement séparés. Ainsi les Ptéridospermes *(Heterangium* et *Lyginodendrom)* sont intermédiaires entre les Fougères et les Gymnospermes. Ils ont l'anatomie et l'appareil végétatif des Fougères, mais portent des semences de Gymnospermes.

Nous avons vu, à propos des appareils sexués, le genre *Ginkgo*, participer à la fois de la nature des plantes à semences et des plantes à spores. On cherche ainsi à établir un arbre généalogique de la végétation. Le système devient l'expression des filiations supposées. On ne peut nier qu'à bien des points de vue cette idée de la descendance n'ait fait prévoir bien des particularité insoupçonnées. Néanmoins, si cette théorie a paru se vérifier, lorsqu'on examine les liens généraux qui relient les séries végétales, il faut cependant convenir qu'aucun arbre généalogique à peu près satisfaisant n'a pu être établi. Le plus souvent, pour montrer les liaisons qui unissent les groupes, il faut négliger les caractères par lesquels ils sont disjoints. De telle façon, le biologiste découvre, il est vrai, d'importantes affinités dont le systématicien peut faire usage dans l'établissement de son système, mais il ne peut ignorer les disjonctions tout aussi importantes qui établissent les coupures, les fossés qui séparent espèces, genres, familles, ordres, classes et embranchements, et qu'on ne peut combler par les suppositions les plus vaporeuses. Beaucoup de naturalistes ont perdu à ce sujet tout sens critique et, au lieu de laisser parler les faits, ils ont poussé la scolastique à un degré jusqu'alors ignoré dans la science (Phylogénie spéculative).

La plupart des naturalistes admettent aujourd'hui que la théorie évolutive est vraisemblable, mais ils diffèrent sur la valeur à accorder aux faits considérés comme preuve de cette théorie. Aussi, depuis longtemps, des philosophes et des biologistes ont-ils opposé à l'idée des variations en continuité, qui est surtout une vue de l'esprit, celle des variations discontinues ou brusques. (*Refonte des espèces*, Heer; *Mutation*, de Vries; *Hétérogénèse*, Korschinski) :

A certains moments de la vie de l'espèce, des conditions étant particulièrement favorables ou défavorables, période que quelques-uns ont caractérisée d'affolement, un type donne naissance non pas seulement aux variations individuelles connues, fluctuations (v. p. 764), mais à des formes nouvelles différant du type paternel ou maternel par *une série de caractères constants* et qui, par conséquent, se transmettent avec la même corrélation à leurs descendants (Mutations, Hétérogénèse).

Chez les végétaux supérieurs, on tend à placer le siège des mutations possibles dans le tétrasporange et à supposer au cours de la gamétogénèse (sporogénèse) des irrégularités dans le quadrille des gènes :

élimination de facteurs, doublement de gènes, fractionnement de ceux-ci ou échange de facteurs d'un chromosome à l'autre *(crossing over)*, « chiasma des chromosomes ».

On connaît ainsi les races asporogènes des levures et la transformation d'une levure basse en levure haute. Ces transformations irréversibles sont constatées par la méthode des cultures pures à partir d'une seule cellule où on ne saurait les mettre en doute. Ces variétés nouvelles sont constantes dès leur apparition (Hansen).

On connaît depuis longtemps ce mode d'apparition subite de nouveautés. Les horticulteurs s'en sont servis sans se rendre compte de leur importance théorique (Hêtre rouge, *Chelidonium majus* laciniatum, races de céréales). Ces nouveautés, on ne les fait pas, on les trouve.

Nous avons décrit des mutations dans la nature chez les *Ophrys*, aboutissant à une classe de nouvelles formes : *Ophrys Botteroni*. Mais on n'a pas encore fait, dans le règne végétal, des recherches systématisées sur ce sujet. Cette théorie a été ingénieusement étayée sur de nombreuses expériences à propos d'un *Drosophila*, *le D. ampelophila*, chez lequel insecte on a constaté un grand nombre de mutations, toutes immédiatement héréditaires. Cette théorie, facile à expérimenter, conquiert de jour en jour plus de faveur, parce que, malgré le soin qu'on a pris, dans certaines expériences, de partir d'un matériel sélectionné selon le principe de la semence unique, on n'a pu empêcher l'apparition brusque de « sports » de déviations inattendues.

Il se peut que certaines de ces déviations du type habituel n'apparaissent que dans un seul individu sur plusieurs milliers; le rôle du généticiste, c'est alors de saisir l'occasion et de maintenir isolé cet individu aberrant, de lui faire porter graine et d'éprouver sa capacité de transmission. Ce faisant, on a isolé beaucoup de races utiles à l'agriculture ou à l'horticulture.

Ainsi naissent sans doute le grand nombre des races ou des lignées pures à l'intérieur d'une espèce. Le croisement (v. p. 777) complète et complique l'apparition de nouvelles formes.

Poursuivant ce même ordre d'idées, De Vries a vu une espèce subspontanée des dunes de Hollande, l'*Oenothera Lamarckiana* lui produire en peu d'années les espèces suivantes : *O. gigas* Vries, *Oenothera albida* Vries, *O. rubrinervis* Vries, *O. nanella* Vries, etc., qui toutes par fécondation directe étaient constantes au sens des systématiciens.

La proportion de ces *mutations*, c'est-à-dire des nouvelles formes brusquement apparues, distinctes et constantes, est de 1-3 % dans la descendance de l'*O. Lamarckiana*. La constance de ces nouveaux types n'est cependant pas absolue, car, par autofécondation ils fournissent encore 2 % de mutations. Quelques-unes des nouvelles formes ne sont

pas constantes, leurs descendants retournent à l'un ou l'autre des types. D'autres, comme *O. lata*, sont incapables de se reproduire par elles-mêmes, car elles ne fournissent pas de pollen, ce dernier étant remplacé par les cellules transitoires de l'archéspore hypertrophiées. Il en est de ces *Oenothera* mutés qui sont peu fertiles et dont les ovules avortent en grande partie. On ne remarque dans ces cas aucune direction particulière prise par l'ensemble de la mutation; cette dernière est donc désordonnée et frappe tous les appareils. La fécondation croisée favorise la production de mutations ou fait disparaître certaines formes (*O. scintillans*).



Fig. 920. — *Oenothera Lamarckiana.* (D'après DE VRIES).

La théorie de la mutation repose essentiellement sur les recherches remarquables de De Vries relatives à une espèce (?) d'*Oenothera*, l'*O. Lamarckiana*, subspontanée dans les dunes des Pays-Bas. De Vries a fait connaître que cette espèce autofertile est donc fidèle à son type dans sa descendance, mais que cependant, et d'une manière assez régulière, on trouve parmi ses descendants une proportion variable de mutants, des formes mutées, dont chacune constitue un type nouveau, susceptible de se reproduire identique dans les générations successives. Parmi ces nouveautés, il faut citer en outre : *O. lata*, *O. albida*, *O. oblonga*, *O. rubrinervis*, *O. nanella*, *O. gigas*. Sur 50.000 individus, on pouvait reconnaître 800 formes mutées appartenant à une douzaine de nouveaux types apparaissant périodiquement, les uns plus fréquemment que les autres. Ces nouvelles espèces (mutations) ont fait l'objet de nombreuses études par divers expérimentateurs, mais celles-ci, loin d'amener à de nouvelles clartés en faveur de la théorie de la mutation l'ont plutôt obscurcie, au moins en ce qui concerne les *Oenothera*.

On a, dès le début, fait remarquer que la plante dont on s'est servi comme point de départ est une plante échappée des jardins, d'origine inconnue, et dont la pureté génétique n'avait pas été vérifiée. L'*O. Lamarckiana* présente aussi une grande proportion de pollen stérile, avorté, ce qui semble indiquer une origine hybride. En général, la moitié des

graines de pollen avorte; il en est de même des ovules dont, approximativement, la moitié n'arrive pas à développer des graines viables.

On a étudié, à ce même point de vue, un autre *Oenothera* d'origine américaine, subspontané en Europe depuis longtemps, l'*O. biennis*. Cette espèce se pollinise alors que le bouton floral est encore fermé; il y a donc moins de chance qu'elle soit infectée par un pollen étranger. Elle donne alors naissance à une descendance uniforme qui semble indiquer une espèce qui serait homozygote. Cependant, en observant des cultures étendues de ce type, on a reconnu occasionnellement au milieu de ces types un certain nombre de mutations *O. biennis nanella*, *O. b. semigigas*, *O. biennis sulfurea*, etc., etc.



Fig. 921. — *Oenothera nanella*, espèce extraite de l'*O. Lamarckiana*. (D'après DE VRIES.)

Mais ici encore ces «mutants» sont peu encourageants pour une théorie satisfaisante de la mutation. *O. biennis semi-gigas* est auto-stérile, *O. biennis nanella* est chétive, etc., et l'*O. biennis* est le plus souvent partiellement stérile dans son pollen, dont parfois 50 % des microspores avortent.

Mais ce qui a rendu sceptiques la plupart des génétistes sur la valeur des mutations des *Oenothera* de ce groupe, c'est le fait curieux suivant : Si on croise l'*O. Lamarckiana* mâle avec l'*O. biennis* femelle ou avec d'autres formes, il ne se produit pas à F_1 une génération uniforme d'hybrides mais deux sortes d'hybrides issus d'un seul et même croisement. On les a appelés *Hybrides jumeaux;* ce sont les deux types nommés *laeta* et *velutina* qui se forment en nombre sensiblement égal.

A la lumière de la théorie des facteurs (Mendel) cela s'expliquerait en supposant que l'*O. Lamarckiana* est une hétérozygote qui produit deux sortes de grains de pollen et de sacs embryonnaires (de gamètes), et ces gamètes, en nombre égal.

Malgré ces constatations qui semblent ne pouvoir s'expliquer que par l'hypothèse que l'*O. Lamarckiana* est une hétérozygote on pouvait se demander comment il se faisait que de l'autofécondation de cette espèce

sortait une génération constante et uniforme (à l'exception du petit nombre de « mutés »).

Renner explique cette contradiction par le raisonnement suivant :

Si on suppose que l'*O. Lamarckiana* fournit deux catégories de gamètes, 1° du type *laeta*, 2° du type *velutina*, — par autofécondation, — on aura (v. p. 781) 1 pur *laeta*, 2 *laeta-velutina* et 1 pur *velutina*.

Mais comme l'observation montre que la moitié des semences n'arrive pas à développer des embryons, on a, pour cette raison, supposé que *laeta* et *velutina* ne sont pas viables à l'état pur et qu'ils ne sont susceptibles de se maintenir que comme hétérozygotes. Ici *laeta-velutina* (= *Lamarckiana*) dans l'hybride qu'il forme avec *O. biennis* se trouve en combinaison d'hybride complexe manifestant le caractère *velutina*, ou bien le caractère *laeta*.

La constance génétique de l'*O. Lamarckiana* serait donc seulement apparente. Cette espèce se disjoindrait selon le principe de l'hybride à F_1 (monohybride) mais seule la forme hybride serait viable, les deux homozygotes étant représentées par les semences stériles.

Certains « mutants » de l'*O. Lamarckiana* fournissent aussi dans les mêmes conditions des hybrides jumeaux.

Au surplus, on est arrivé à reconstituer par croisement de l'*Oenothera franciscana* avec l'*O. biennis* un hybride, *O. neo-Lamarckiana*, si voisin du type utilisé par De Vries qu'un systématicien expert hésiterait à les séparer spécifiquement. Ce type synthétisé se comporte comme l'*O. Lamarckiana* : 1° en produisant avec certaines autres espèces des hybrides jumeaux ; 2° en détachant comme lui un certain nombre de « mutants ».

Quant aux mutations qui naissent à partir de cette hétérozygote (*O. Lamarckiana* et *O. neo-Lamarckiana*), il semble qu'il faille les considérer comme l'expression d'une disjonction au cours de la reproduction d'un hybride complexe (v. p. 807).

On fait alors la supposition que l'*O. Lamarckiana* ayant deux sortes de gamètes, par autofécondation, à la manière d'un hybride à F_1 qui disjoint ses gènes dans des gamètes selon le schéma mendélien, donne naissance à trois sortes de zygotes (embryons) a + 2 ab + b, les unes homozygotes (a et b), les autres hétérozygotes (ab), ces dernières seules viables.

On a vu que lorsqu'on croise cette espèce avec une autre espèce, il arrive qu'elle produise deux sortes d'hybrides comme il a été dit, tous deux viables, mais, dans d'autres croisements (O. Lamarckiana ♀ × *O. biennis* ♂), l'un seul est viable (*fallax*), l'autre s'arrête dans son développement déjà au stade embryonnaire.

C'est ainsi que la suspicion qu'on avait depuis longtemps que les

Oenothera d'origine inconnue qu'on a étudiés en Europe sont des hybrides complexes issus de croisements dans d'anciennes cultures se trouve fortifiée. Ce genre de plantes ne peut donc servir de base à une théorie de la mutation, c'est-à-dire à une théorie qui expliquerait comment, aux dépens d'un type proprement dit, d'une espèce pratiquement stable, peuvent se détacher de nouveaux types, immédiatement stables.

L'extrême polymorphie d'une partie de la descendance de ces *Oenothera* hétérozygotiques relève donc de combinaisons et de recombinaisons mendéliennes. Mais au cours des phénomènes qui accompagnent la maturation sexuelle et celui de la réduction chromatique il arrive que des anomalies dans la redistribution des chromosomes ou des déterminants conduisent à de nouveaux types (Mutants dans le sens de De Vries). On sait d'une manière certaine que parfois, lors de la réduction de la phase diploïque à la phase haploïque qui comptent ici resp. 14 et 7 chromosomes, certaines cellules tétraspores reçoivent 8 chromosomes au lieu de 7; en combinaison avec un gamète à 7 chromosomes, ces zygotes fournissent des hybrides à 15 chromosomes qui tous présentent alors le caractère nommé *lata* ou *semi-lata*, c'est-à-dire d'avoir des feuilles larges.

On conçoit qu'un hybride de ce genre soit inconstant puisqu'à la réduction dans le tétrasporange il fournit des spores, les unes à 8, les autres à 7 chromosomes.

Faut-il dès lors, puisque l'une des plantes à propos desquelles on a établi la théorie de la Mutation se trouve dépourvue de cette homozygotie si essentielle pour pouvoir affirmer qu'il y a eu changement dans la mosaïque du type, considérer toutes les constatations d'hétérogénèse comme douteuses? Faut-il voir dans le croisement la seule source d'où puissent procéder des nouveautés?

Nous ne le pensons pas. Car il y a trop d'observations, qui toutes parlent en faveur de cette théorie. Au cours de la maturation sexuelle, du synapsis, de la réduction chromatique, et même au cours de l'évolution ontogénique (végétative), un « accident » peut arriver qui est le point de départ d'un nouvel équilibre, d'une forme aberrante. C'est parfois un monstre incapable de vivre (absence de chlorophylle, etc.), parfois une forme viable subitement distincte du type habituel.

Cependant l'origine de ces mutations est encore obscure. La théorie proprement dite est encore à découvrir.

Mais si les études faites sur les *Oenothera* n'ont pas amené à une théorie satisfaisante de la mutation on ne saurait ignorer le grand nombre de formes aberrantes qui, subitement apparues, ont été le point de départ de nouveautés horticoles ou agricoles. De ces nouveautés, la science moderne ne connaît pas le mode de genèse, elle constate seulement leur apparition au milieu d'un matériel uniforme. Il se peut que l'écart

n'apparaisse que dans un seul individu sur plusieurs milliers; le rôle du généticiste, c'est de saisir l'occasion et d'isoler cet individu aberrant, de lui faire porter graine et d'éprouver sa capacité de transmission. Ce faisant, on a sélectionné beaucoup de races utiles à l'agriculture et à l'horticulture. Ainsi naissent sans doute le grand nombre des races ou des lignées pures à l'intérieur d'une espèce habituellement stable. La lutte pour l'existense qui s'établit entre ces nouveautés et l'espèce mère élimine les chétifs, les moins aptes (malformations, monstres proprement dits) ou nuisibles (chlorose), et ne conserve que ceux dont les caractères ne sont pas encombrants ou qui peuvent servir utilement. Elle laisse aussi subsister un grand nombre de caractères indifférents pour la lutte pour l'existence.

Faisons remarquer que l'origine des adaptations, dont quelques-unes, beaucoup même, sont surprenantes, n'est pas expliquée par les théories de la génétique contemporaine. Plusieurs n'y voient que des accidents. Mais ce serait être de mauvaise foi que de nier les concordances excessivement nombreuses que la science biologique a su reconnaître entre le milieu et la structure des plantes : les végétaux des marécages sont autrement construits que ceux des rochers, les organes floraux sont comme disposés pour certains types de pollinisation, les appareils des plantes insectivores ne se retrouvent pas chez les parasites.

Nous sommes donc encore éloignés d'une théorie vraiment explicative de ces faits, mais ceux-ci ne sont pas plus incompréhensibles que ceux que nous groupons sous les vocables d'équilibre des organes, sensibilité, croissance, assimilation, élection, semi-perméabilité, etc.

Enfin, il nous faudrait citer la théorie de l'*Orthogénèse* d'après laquelle la cause de l'évolution serait dans la constitution même du plasma; les êtres évolueraient d'une manière ordonnée selon des tendances innées. Si tel était le cas, l'objet de la science de l'évolution consisterait exclusivement à établir la rythmique de ces phénomènes. C'est l'œuvre de la systématique rationnelle.

Cette idée de l'orthogénèse étant la négation de l'action du milieu ou de la mutation désordonnée, exprime au fond simplement notre ignorance sur les causes réelles de l'évolution.

La plupart des théories évolutives pèchent par leur côté métaphysique; leurs auteurs n'ont pas toujours su faire le départ de ce qui est du domaine de la vérification expérimentale et ce qui est du domaine de l'hypothèse et de la déduction.

Mais, dans un domaine qui semble plus complexe, les physiciens et les chimistes n'ont pu, jusqu'à présent, nous donner une théorie satisfaisante de la force et de la matière. Les notions fondamentales même, comme le temps et l'espace, sont actuellement soumises à un nouvel examen en raison du principe de relativité.

Y a-t-il dès lors lieu de s'étonner si dans un domaine où la recherche des causes présente beaucoup plus de difficultés, et où la rigueur des méthodes et, par conséquent, la précision des résultats est beaucoup plus faible, personne n'a pu jusqu'à présent esquisser une théorie satisfaisante de l'origine des espèces. Avec raison sans doute, la plupart des naturalistes tendent vers des doctrines évolutionnistes; il n'en reste pas moins certain qu'aucun théoricien ne pourrait fournir plus que des présomptions en faveur de sa théorie.

En effet, pour arriver à la notion d'unité et de continuité, il nous faut, par une abstraction, oublier le monde tel qu'il est et le représenter par des notations conventionnelles. Cependant, les lois que nous énonçons sont comme un langage simplifié par lequel nous notons ce qu'il y a d'universel ; une nécessité impérieuse nous contraint à substituer aux réalités le système des abstractions avec ses divisions basées sur le plus ou moins grand degré d'universalité. Chacune de ces théories, de ces règles, de ces abstractions, n'a pas seulement pour effet d'exprimer en un langage simple et écourté le lien qui dans notre esprit unit les phénomènes, mais nécessite pour devenir définitivement acceptable une vérification constante. Chaque nouvelle observation est contrôlée à la lumière des règles établies. Tout écart de la règle admise devient ainsi le point de départ d'une discussion scientifique. L'expression de la règle se modifie, elle devient plus générale.

Quelque imparfaites que soient encore les théories dans l'ensemble du savoir humain, elles n'en sont pas moins le plus puissant moyen de faire avancer la science, à condition qu'elles ne deviennent pas une sorte de credo, mais simplement l'expression simplifiée d'un ensemble de phénomènes. Le rôle de la science est de savoir dans quelle mesure les faits nouveaux ou même des faits anciens se laissent exprimer dans le langage conventionnel des lois, la valeur de ces dernières se mesurant aux prévisions qu'elles comportent, aux vérités qu'elles annoncent.

Nous ne connaissons aucune loi naturelle; la science a formulé des règles qui sont plus ou moins générales. Si nous connaissions un seul rapport biologique absolument constant, ce serait là le point d'appui au moyen duquel un Archimède soulèverait le monde.

Mais il faut reconnaître qu'à mesure qu'elle progresse, la science énonce des règles toujours plus générales. La méthode scientifique a révolutionné le monde; elle a permis à l'humanité tout entière de s'entendre par le langage le plus simple. Elle a permis d'édifier les bases du savoir sur un terrain solide. Déjà les piliers de l'édifice que des générations de savants s'efforcent de construire s'élèvent en un harmonieux groupement. Tous nous savons que l'erreur d'aujourd'hui servira à préparer la vérité de demain. Au moyen de l'observation, de la com-

paraison, de l'hypothèse et de la vérification par l'expérience, nous acquérons chaque jour une parcelle de vérité de plus. Les problèmes qui, naguère encore, nous paraissaient inabordables sont actuellement résolus.

Qui oserait douter de l'avenir de la science après la moisson que des hommes de savoir et de foi ont fait lever du sillon qu'ils ont tracé?

Puisse ce livre, malgré toutes ses imperfections, contribuer à développer chez quelques-uns de ses lecteurs l'amour de la botanique, la plus aimable des sciences.

ABRÉGÉ DE LA CLASSIFICATION DES PLANTES

ADOPTÉE DANS CET OUVRAGE

Embranchement I **MYXOPHYTES.**

Plantes acellulaires sans chlorophylle à plasma nu; multiplication par cystes, formés librement ou dans des conceptacles fermés (plasmodiocarpes), et qui germent en donnant naissance à une zoospore ciliée, uninucléée, ou à des corps amiboïdes qui peuvent s'associer en un plasmodium (v. *fig. 439, 610).*

Exemples : *Chondrioderma, Trichia,* etc.

Syn. : Myxomycètes.

Embranchement II **SCHIZOPHYTES.**

Plantes microscopiques, unicellulaires ou à cellules disposées en chaînettes, en filaments simples ou ramifiés ou en thalle à différenciation dans deux ou trois directions, avec ou sans chlorophylle, cette dernière toujours accompagnée d'un pigment accessoire (de couleur variée); cellules sans chromatophore et sans noyau défini; multiplication par division (v. *fig. 567),* par désarticulation (v. *fig. 570)* ou par cyste unique ou rarement par spores différenciées dans le plasma (Bactéries); pas de sexualité.

Classe I. — **Schizophycées :** Plantes à chlorophylle accompagnée de phycocyanine (v. p. 65), sans noyau, sans vacuole centrale; jamais de zoospores, jamais de vraies endospores (chez les Chamaesiphoniacées une espèce de sporulation).

Exemples : *Chroococcus, Nostoc, Oscillatoria, Stigonema, Cylindrospermum.*

Synonymes : Cyanophycées, Myxophycées, Algues bleues *(fig. 63, 64).*

Classe II. — **Schizomycètes** : Plantes sans chlorophylle, sécrétant souvent des pigments ; souvent vacuole osmotique au centre de la cellule ; parfois cellules mobiles munies d'un cil polaire ou d'un bouquet de cils ou de cils tout autour du corps; parfois rénovation par un cyste dans le plasma.

Exemples : *Micrococcus, Planococcus, Bacillus, Bacterium, Pseudomonas, Beggiatoa, Cladothrix (fig. 6, 7, 8, 17, 20, 414, 455, 458, 457).*

Syn. : Microbes, Bactériacées.

Embranchement III **THALLOPHYTES.**

Plantes de grandeur et de forme variées, à cellules chlamydées, uni- ou plurinucléées ou à thalle filamenteux cloisonné ou siphoné (v. *fig. 62, 63, 379)* ou à différenciation dans deux ou trois directions (v. *fig. 201)*; multiplication par désarticulation, division, bourgeonnement (conidies) et par sporulation et zoosporulation. La sexualité a été découverte dans des représentants de la plupart des Classes : isogamie, hétérogamie, œufs et spermatozoïdes; jamais d'archégones, jamais d'archidies.

Sous-embranchement I **ALGUES.**

PLANTES CHLOROPHYLLÉES.

Classe I. — **Chlorophycées** : Algues vertes, plantes unicellulaires, filamenteuses ou thalleuses mais non massives; chromatophores souvent munis de pyrénoïdes et d'amidon *(fig. 29, 31)*; zoospores à deux cils symétriques, ou à plusieurs cils symétriquement placés *(fig. 29, 459, 565, 614).*

a) **Euchlorophycées** : plantes unicellulaires à cellules isolées ou réunies en un cénobe *(fig. 589)*, ou librement nageantes ou cloisonnées en petits thalles, ou en filaments simples ou ramifiés par bourgeonnement; zoospores symétriquement biciliées, ou quadriciliées, ou polyciliées, ou remplacées par des spores et des autospores.

Exemples : *Chorella, Gonium, Volvox, Pleurococcus, Ulothrix, Stigeoclonium, Aphanochaete, Coleochaete, Oedogonium (fig. 57, 58, 405, 433, 453, 565, 569, 571, 585, 623, 625).*

b) **Siphonées** : plantes à cellules plurinucléées, à tubes siphonés continus, cylindriques, ou aplatis (v. *fig. 379*), ou divisés en compartiments par des espèces d'étranglements; à articles plurinucléés constituant sou-

vent, par l'association de leurs tubes, des appareils compliqués; zoospores bi ou uniciliées; isogamie et hétérogamie.

Exemple : *Vaucheria (fig. 587), Caulerpa (fig. 379).*

c) **Conjuguées :** plantes unicellulaires à cellules uninucléées ordinairement symétriques par rapport à un plan; chromatophores variés, découpés, en plaques, ou en spirales (v. *fig. 30*), etc., munis de pyrénoïdes; conjugaison *(fig. 620* et *620 bis)*; la réduction chromatique se fait au cours de la germination de la zygote; pas de zoospores.

Exemples : *Cosmarium (fig. 564), Spirogyra (fig. 30, 620).*

d) **Characées :** plantes filamenteuses cloisonnées, différenciées en cellules nodales et internodales, plurinucléées, anthéridies formées de huit plaques prolongées vers le centre en une cellule support qui porte vingt-quatre filaments à cellules nombreuses contenant chacune un spermatozoïde bicilié et *spiralé;* oosphère entourée de cinq cellules corticantes spiralées; (groupe isolé qui a des Bryophytes le spermatozoïde spiralé).

Exemples : Characées, *Chara, Nitella.*

Classe II. — **Phéophycées :** Algues brunes, plantes unicellulaires, thalleuses, filamenteuses, ou massives *(fig. 201)*, à cellule uninucléée à chlorophylle modifiée, ou masquée par un pigment surnuméraire, jaune, brun, olivâtre; absence d'amidon; zoospores ordinairement biciliées, asymétriques et à cils ordinairement asymétriquement placés ou de longueur inégale *(fig. 616).*

a) **Diatomales :** plantes unicellulaires ou disposées en chaînettes, à enveloppe siliceuse à deux pièces, ou à plusieurs pièces ; jamais de zoospores (?); conjugaison *(fig. 621, 622).* La réduction chromatique précède la conjugaison.

Exemples : *Diatoma, Synedra, Cyclotella.*

Syn. : Diatomacées, Bacillariacées *(fig. 455).*

b) **Flagellares :** plantes unicellulaires (quelques-unes saprophytes ou parasites, incolores, parfois amiboïdes), ou filamenteuses, ou thalleuses, ou massives, à zoospores ou à microgamètes ordinairement biciliés, à cils ordinairement asymétriques *(fig. 616).*

† **Euflagellées :** unicellulaires, nues ou chlamydées (Péridiniacées, Chrysomonadées, Coccolithophoridées, etc.).

Exemples : *Euglena, Dinobryon, Hydrurus, Chrysomonas, Peridinium.*

†† **Phéosporées :** plantes filamenteuses, ou thalleuses, ou massives, souvent grandes, à zoospores biciliées, ou sans zoospores mais à microgamètes biciliés sur le même type et oosphères *(fig. 201).*

Chez quelques-unes, alternance des générations avec plantes sexuées haploïques, petites, dioïques *(Saccorhiza, Laminaria,* etc.).

Exemples : *Ectocarpus, Laminaria, Fucus (fig. 201).*

Syn. : Algues brunes.

††† **Dictyotales** : comme Phéosporées mais sans zoospores, mais avec aplanospores et spermatozoïdes uniciliés *(Padina, Dictyota).*

Classe III. — **Rhodophycées :** Algues rouges, plantes rarement unicellulaires, ordinairement filamenteuses, à filaments associés de manières diverses en pseudo-parenchymes (63) : rarement à thalle foliacé ; absence de pyrénoïde; jamais de zoospores; multiplication par spores (4) *(fig. 592)* contenues dans un tétrasporange *isolé* unicellulaire; fécondation par gamète mâle passif (spermatie) qui se fixe au sommet du carpogone *(fig. 612, 613, 627)*; après la fécondation, l'oogone bourgeonne (phase diploïque) en donnant directement des filaments qui se terminent par des monospores (carpospores) ou qui ne les produisent qu'après s'être nourris au moyen de filaments auxiliaires *(fig. 613).* Les plantules qui se développent de ces carpospores portent les tétrasporanges où se fait la réduction chromatique (tétraspores haploïques donnant naissance au thalle sexué).

Exemples : *Bangia,* Floridées *(fig. 627).*

Sous-embranchement II **CHAMPIGNONS.**

Sans chlorophylle, rarement unicellulaires, souvent filamenteux (hyphes), à filaments siphonés ou cloisonnés, sans amidon; multiplication par conidies, oïdium, chlamydospores, zoospores, spores *(fig. 442, 444, 535, 536, 591)*; sexualité parfois comme chez les Chlorophycées (v. *fig. 632, 633),* ou conjugaison isogame, ou hétérogame, ou par fusion de noyaux dans une même cellule *(fig. 619, 635).*

Classe IV. — **Phycomycètes :** Moisissures plus ou moins siphonées, à gamètes mobiles ou immobiles, ou conjugaison; parfois conidies et sporanges, à spores dont le nombre n'est pas constant.

Exemples : *Monoblepharis,* Péronosporacées, Mucoracées *(fig. 632, 633, 634).*

Classe V. — **Ascomycètes :** Moisissures ou champignons massifs par association de filaments; filaments cloisonnés; multiplication par conidies et par asques, c'est-à-dire sporanges à spores en nombre défini à n chromosomes, dont l'origine est particulière. Fécondation consistant en une caryogamie à la suite de laquelle se développe un stade diploïque

qui aboutit à l'appareil producteur d'asques dans lesquelles se fait la réduction chromatique *(fig. 59, 592 bis)*.

Exemples : *Pezziza, Tuber, Sterigmatocystis.*

Classe VI. — **Basidiomycètes :** filaments ordinairement associés en corps définis, parfois, parasites (Urédinées) à conidies définies ou indéfinies, les premières naissant sur un appareil nommé baside et qui germe hors d'une cellule dans laquelle s'est faite une espèce de fécondation (fusion de noyaux = Caryogamie).

Exemples : Ustilaginées (parasites homoïques ou hétéroïques, voir p. 525), Urédinées, Hyménomycètes *(Boletus, Agaricus) (fig. 535, 635-637)*.

Sous-embranchement III **LICHENS.**

Plante double résultant de l'association d'un Champignon-lichen avec une plante chlorophyllée (Schizophycée ou Chlorophycée) mais dont la morphologie est particulière et dépend de cette association. Il y a des lichens ascomycètes et plus rarement basidiomycètes.

Exemples : *Graphis, Lecidea, Collema, Peltigera, Cladonia, Parmelia, Cetraria (fig. 381)*.

Embranchement IV **ARCHIDIOPHYTES.**

Plantes dépourvues de zoospores, à spores naissant par quatre dans un tétrasporange *(fig. 593)*; tétrasporanges groupés dans des appareils pluricellulaires nommés archidies; ces derniers comprennent les enveloppes et le tissu sporogène, l'archéspore (Archésporées) dans lequel se différencient des cellules stériles et des tétrasporanges.

Sous-embranchement I **BRYOPHYTES.**

Plantes dépourvues de racines, à appareil végétatif thalleux ou caulinaire et portant des feuilles; deux états antithétiques : la génération (gamétophyte) thalleuse ou feuillée à n chromosomes portant archégones et anthéridies; spermatozoïdes à deux cils (v. *fig. 645)*. Après la fécondation, se développe, aux dépens de l'œuf, l'embryon en sporophyte ($2n$) qui reste fixé au gamétophyte et s'en nourrit; cet appareil porte l'archidie.

Classe I. — **Hépatiques** : Gamétophyte ordinairement dorsiventral, thalleux ou feuillé à feuilles sans nervures; sporophyte globuleux ou l'archidie (capsule) portée sur un pied, sans calyptra (coiffe). Dans l'archidie, des cellules stériles deviennent élatères *(fig. 594, 595, 596, 597, 598)*.

Exemples : *Riccia, Jungermannia, Frullania, Marchantia.*

Classe II. — **Mousses** : Gamétophyte débutant par un stade ordinairement filamenteux (protonema) *(fig. 599, 600, 601)*, ou thalleux *(Sphagnum, Andreaea)*, sur lequel s'implante un axe feuillé; le sporophyte se différencie ordinairement en une seta et une capsule couverte de la coiffe (602, 609); pas d'élatères.

Exemples : *Sphagnum, Andreaea, Bryum, Hypnum, Polytrichum.*

Sous-embranchement II **PTÉRIDOPHYTES.**

Gamétophyte, prothalle bisexué ou unisexué (à *n* chromosomes) fixé par des rhizoïdes *(fig. 639, 640, 641, 643)* à structure rudimentaire, thalleuse ou massive ou très réduite ; phase sporophyte munie de racines, de tiges et de feuilles dans lesquelles on distingue des cordons ligneux centripètes ou centrifuges *(fig. 229-237)*; parfois structure secondaire (observée dans tous les groupes), archidies portées sur des frondes plus ou moins modifiées appelées sporophylles ; parfois deux sortes de sporophylles ♀ et ♂; spores femelles se détachant de la mégarchidie.

Classe I. — **Filicales** : feuilles à croissance prolongée et enroulées en crosse au sommet; archidies nombreuses portées sur des feuilles ordinaires ou sur des frondes spécialisées, naissant sur leur face inférieure ou sur leur bord *(fig. 651, 662, 663, 684)*.

I. **F. leptarchidiées** : archidies naissant à la façon d'un poil ; prothalles ordinairement épigés, très rarement souterrains *(fig. 651)*.

A) **homosporées** : une seule espèce de spores; archidies munies d'un appareil de déhiscence, l'anneau *(fig. 152, 153, 154)*.

Exemples : Osmondacées, Schizéacées, Cyathéacées, Polypodiacées.

B) **hétérosporées** (Hydroptéridées) : archidies sans anneau, ordinairement incluses dans une enveloppe (indusium) ; la mégarchidie produit une seule mégaspore, hors de laquelle se développe le prothalle femelle; microspores nombreuses produisant un prothalle rudimentaire.

Exemples : *Marsilia, Salvinia, Azolla (fig. 656-658)*.

II. **F. euarchidiées** : archidies naissant comme émergences des sporophylles, c'est-à-dire aux dépens d'un complexe de cellules.

I. **Marattiales** : plantes du type des Fougères, à archidies concrescentes en synarchidies.

Exemples : *Marattia, Angiopteris, Danaea.*

II. **Ophioglossales** : Sporophylle à 1-2-∞ ramifications qui portent les archidies.

Exemples : *Ophioglossum, Botrychium.*

Classe II. — **Sphénophyllales** : plantes à feuilles verticillées, cunéiformes; protochordes centripètes dans la tige; archidies isolées ou par deux à l'aisselle de bractées disposées au sommet des tiges en un long cône; micro et mégarchidies.

Exemple : *Sphenophyllum* (fossiles).

Classe III. — **Psilotales** : plantes sans racines, à feuilles isolées, simples; protochordes centripètes dans la tige; sporophylles rudimentaires, plus ou moins dichotomisés et portant à leur sommet, sur la face supérieure, deux à trois archidies disposées en une synarchidie bi- ou triloculaire.

Exemples : *Psilotum, Tmesipteris (fig. 654).*

Classe IV. — **Equisétales** : feuilles relativement petites, disposées en verticilles, libres ou concrescentes en une gaine ; archidies 4-∞ pendantes, à la face inférieure de sporophylles en tête de clou; parfois hétérosporie (fossiles); protochordes des tiges centrifuges *(fig. 242).*

Exemples : *Equisetum, Calamites (fig. 241-247).*

Classe V. — **Lycopodiales** : feuilles relativement petites, entières ordinairement isolées; archidies isolées à la base du sporophylle ou à son aisselle parfois synarchidies ; les sporophylles souvent associés au sommet de rameaux; homosporie et hétérosporie.

Exemples : *Lycopodium, Selaginella (fig. 652, 653, 655, 224, 225, 226-228), Isoetes, Lepidodendron.*

Sous-embranchement III **SPERMAPHYTES** [1].

Microspores nombreuses; mégaspore ordinairement unique et qui reste incluse dans l'archidie (nucelle) ordinairement entourée d'un tégument (ovule); après la fécondation se développe, dans la mégaspore, l'embryon qui reste inclus pendant sa première période de différenciation; l'ovule devient semence *(fig. 693-697).*

[1] Les Ptéridophytes se rattachent aux Spermaphytes par les formes hétérosporées, dont quelques-unes hautement différenciées produisaient des espèces de semences. Ainsi dans les Filicales les fossiles Lyginoptéridées (*Lyginodendron*), dans les Lycopodiales les Lépidocarpées fossiles (*Lepidocarpon, Miadesmia*).

Classe I. — **Gymnospermes** : semences nues, c'est-à-dire non enfermées dans le ou les sporophylles qui restent étalés ; oosphère dans un archégone *(fig. 710, 715-722)*.

A) **NATRICES** : Fécondation par spermatozoïdes ciliés et qui arrivent au contact des archégones au moyen de la chambre pollinique *(fig. 742-743)*.

a) **Cycadales** : feuilles simples ou ramifiées, sur le type penné, rarement plus compliquées; cordons ligneux dans les feuilles, centripètes.

Exemples : familles : Cycadacées, Bennettitacées, Médullosées, Cordaïtacées *(fig. 664, 665, 693, 697, 742, 743)*.

b) **Ginkgoales** : feuilles bilobées ou ramifiées sur le type palmé, faisceaux ligneux foliaires, centrifuges; ovules fécondés après la chute des semences *(fig. 666, 669, 700)*.

Exemples : *Ginkgo, Baiera.*

B) **VECTRICES** : Fécondation par l'intermède d'un tube pollinique qui traverse le sommet du nucelle (archidie) et transporte deux noyaux fécondants non ciliés.

a) **Coniférales** : feuilles simples, aciculaires ou lancéolées ou triangulaires, sans bois centripète; pas de chambre pollinique; archégones; inflorescence femelle souvent en cône *(fig. 667, 670, 694, 695)*.

Exemples : *Araucaria, Pinus, Abies, Sequoia, Cupressus, Taxus.*

Classe II. — **Saccovulées** : semences entourées par une enveloppe formée par deux feuilles concrescentes qui cependant restent libres au sommet; le tégument de l'ovule dépasse l'ovaire qui est dépourvu de stigmate; étamines 2-8 groupées autour d'un axe lui-même précédé par deux feuilles; l'archégone, maintenu dans les *Ephedra*, est remplacé par la cellule-œuf chez les autres *(fig. 720, 721)*.

Exemples : Gnétacées; *Tumboa, Ephedra, Gnetum.*

Classe III. — **Angiospermes** : semences enfermées dans un fruit formé par le reploiement du carpelle unique ou des carpelles concrescents; pistil terminé par un stigmate sur lequel germe la microspore; pas d'archégones *(fig. 671-692, 699-708)*.

a) **Monocotylédonées** : plantes dont l'embryon ne comprend qu'un cotylédon *(fig. 162-164)*, ordinairement à cordons épars dans la tige, qui s'épaissit soit grâce à un parenchyme de dilatation (Palmiers), soit par une assise de phelloderme spécial *(fig. 312, 313)*.

b) **Dicotylédonées** : Embryon à deux cotylédons; faisceaux dans la tige disposés en un cercle ; assise génératrice cambiale de laquelle procède l'épaississement de l'anneau libéro-ligneux secondaire *(fig. 282)*.

† **Archichlamydées :** Fleurs hermaphrodites ou unisexuées, à enveloppe florale simple ou double *(fig. 766, 771)*, calice et corolle à pétales libres rarement plus ou moins concrescents; parfois réduction de l'enveloppe florale *(fig. 807, 808, 820)*, corolle supprimée (Apétales) ou fleurs nues, c'est-à-dire sans enveloppe florale *(Salix) (fig. 809, 812)*.

Exemples : Salicales, Fagales, Urticales, Santalales, Polygonales, Centrospermes, Ranales, Sarracéniales, Rosales, Géraniales, Sapindales, Rhamnales, Malvales, Pariétales, Opuntiales, Myrtiflores, Ombelliflores,

†† **Sympétalées** (Gamopétales) : Fleurs ☿ ou ♀♂, à double enveloppe florale, à pétales ordinairement concrescents en une corolle gamopétale, rarement libres *(fig. 795, 810, 814, 818)*.

Exemples : [Ericales, Primulales, Ebénales] Contortae, Tubiflorae, Plantaginales, Rubiales, Campanulales.

Voir pour les détails de la Classification des Angiospermes : A. Engler, *Syllabus der Pflanzenfamilien*, VIIIe Ed., Berlin 1919; R. von Wettstein, *Handbuch der syst. Botanik*, IIe Ed., Leipzig et Vienne (1911) ; et Warming, *Handbuch der systematischen Botanik*, traduction allemande, ou Van Tieghem, *Eléments de Botanique*.



INDEX

Aberrations, 837.
Absorbants, poils, 242, 243, 315, 359.
Absorption de l'eau, 359.
Absorption de la chaleur, 123.
Absorption de la lumière, 52, 55.
Absorption, racine, 359.
Acariose, 426.
Accélérateurs de réactions, 44, 45.
Accommodation à la lumière, 49.
Accouplement (facteurs), 807.
Accroissement, 389.
Acellulaires, 137.
Acétification, 41.
Acétoxydase, 103.
Achaine, 715.
Acides aminés, 96.
Acides végétaux, 123.
Acide cyanhydrique, 77.
Acides diaminés, 97.
Acides et bases, 16.
Acide gallique, 123.
Acide nucléinique, 86.
Acides organiques, 37.
Acide pectique, 82.
Acide percarbonique, 67.
Acide pyrrolidine carbonique, 97.
Acides végétaux, 37.
Acrogamie, 618.
Acroléine, 70.
Acropète, 154, 189, 197.
Acroplaste, 196.
Actinomorphes, fleurs, 671.
Action rémanente, 453.
Action réversible, 95, 104.
Adaptation, 728, 827.
Adaptation chromatique, 49, 65.
Adaptation complémentaire, 65.
Adénine, 101.
Aérenchyme, 304.
Aérobiose, 29, 33.
Aérotactisme, 437.
Aérotropismes, 43, 479.
Agrégation, 6.
Agglutination, 787.
Aiguillons, 205.
Aigrettes, 722.
Ailes des tiges, 249, 295, 399.
Aires spécifiques, 825.
Akènes, = Achaine, 696.
Albumen, 291, 703, 706, 731, 799, 802.
Albumen corné, 91.
Albumines, 86.
Albuminoïdes, 85.
Albumoses, 95.
Alcaloïdes, 99, 100, 176.
Alcool et respiration, 41.
Aldéhyde formique, 67.
Aleurone, 120, 683.
Algues, 23.
Algues bleues, 805.
Algues brunes, 176.
Allongement, 389, 407.
Alternance des générations, 568, 600, 658.
Alumine, 23, 109.
Alvéoles, 7, 112.
Améliorantes, plantes, 73.
Ame (soutien), 295.
Amiboïde, 127.
Amidon, 68, 69, 71, 83, 114, 374, 379, 382.
Amidon mobile, 477.
Amidon soluble, 78, 83, 124.
Amitose, 144.
Amorce, 44, 45, 51, 61, 63, 78.
Amphimixie, 574, 575, 587.
Amphipète, 198.
Amphitrope, 622.
Amphivasal, 266.
Amplitude de variation, 745, 750.

Amygdaline, 93, 94.
Amylase, 92.
Amylocoagulase, 89, 90.
Amylodextrine, 83.
Amylogénèse, 114, 116.
Amyloïde, 81.
Amylopectine, 83.
Anaérobiose, 33.
Anageotropique, 473.
Analyse végétale, 1, 25.
Anaphase, 135.
Anastomoses cellulaires, 577.
Anastomose des nervures, 334.
Anatrope, 620.
Androdiœcie, 681.
Andromonoïques, 683.
Anémophiles, 678.
Anémospores, 719.
Angle de divergence, 327.
Anneau, 572, 612.
Anneau péricyclique, 296.
Annellation, 371.
Annelées, trachées, 165.
Annuelles, couches, 289.
Anomalies de la tige, 486, 487.
Anse chromatique, 134.
Antagonisme, 108.
Anthère, 609, 614.
Anthéridie, 595, 604, 640.
Anthérozoïde, 579.
Anthocyane, 65, 122.
Anticlines, 149.
Antiferments, 107.
Antipodes, 633, 636.
Antipodes actives, 705.
Antithèse, 567.
Appel des feuilles, 371.
Apogamie, 635, 695, 764, 780, 822.
Apotropes, 622.
Appareils de vol, 721.
Appareil optique, 310.
Appareil percepteur, 455.
Appareil moteur, 459, 507.
Appareils vexillaires, 666.
Apposition, 387.
Aquifères, cellules, 310.
Arc cambial, 225.
Arc fasciculaire, 225.
Arc interfasciculaire, 271.
Archégones, 595, 602, 629, 630.
Archéspores, 567, 623, 631.
Archidie, 567, 601.
Archidie-poil, 602.
Architecture des arbres, 229.
Arginine, 97.
Arilles, 724.
Arthrospore, 556.
Ascension de l'eau, 359.
Ascidies, 204, 205, 211.
Ascomycètes, 148.
Asparagine, 99.
Assimilation, 3, 79, 138.
Assimilation de l'azote, 71.
Assimilation des substances minérales, 77.
Assimilation du Co_2, 48.
Assise amylifère, 268.
Assise digestive, 704.
Assise génératrice ,269.
Assise plissée, 261.
Assise rhizogène, 242.
Assise transitoire, 610.
Associations végétales, 774.
Associées, valeurs, 759.
Asparasine, 99, 100.
Asphyxie, 34, 36.
Aspiration, 369.
Asque, 564, 655.
Asyngamie, 820.
Atavisme, 784.
Attaches orthogonales, 152.
Aubier, 291.
Augmentation en poids, 139.
Autocatalyse, 140.
Auto-fécondation, 692.
Auto-fertiles, 692.
Autogamie, 582.
Autolyse, 37, 523.
Automorphoses, 400, 403.
Autonastie, 539.
Autonomes, flexions, 501.
Autophytes, 519, 520.
Autorégulation, 19, 392.
Autospores, 560, 563.
Aversion sexuelle, 777, 821.
Auto-stériles, 692.
Azote, 71, 109.
Azotobacter, 72.
Axe hypocotylé, 189.

Baccien (fruit), 718.
Bactéries aérobies, 59.

Bactéries butyriques, 41.
Bactéries lactiques, 35.
Bactéries nitrogènes, 40.
Bactéries ferrugineuses, 41.
Bactéries des Légumineuses, 73.
Bactéries sulfureuses, 40, 438.
Bactéries thermophiles, 45, 47.
Bactéroïdes, 73.
Baie, 714, 717.
Balais de sorcières, 422, 423.
Balistique, 725.
Balistique des semences, 725.
Ballons, fruits, 726.
Bandes d'absorption, 52, 56.
Bases pyridiques, 100.
Bases xanthiques, 100.
Baside, 594, 654.
Basipète, 198.
Basiplaste, 195, 196.
Bilatéralité, 411.
Biocytes, 162.
Binôme, 744.
Biomorphoses, 419.
Biophores, 138.
Biuret, 87, 97.
Blépharoplaste, 596, 640.
Bois charnu, 276.
Bois anormal, 487.
Bois de cœur, 290, 368.
Bois péricyclique, 487.
Bois secondaire, 270.
Boucles, 576.
Bourgeon, 223, 224, 226.
Bourgeon floral, 657.
Bourgeonnement, 145, 557.
Bourrelet foliaire, 194.
Boutures, 2, 584.
Brachystylé, 685, 811.
Bractées, 657, 666, 668.
Bulbes, 383.
Bulbilles, 555.
Bulbilles bactériennes, 73.
Bulliformes, 349.
Bursicule, 673.

Cadres cellulosiques, 159.
Cadres pectosiques, 159.
Cal (tube criblé), 175.
Cal (blessures), 402.
Calcifuges, 108.
Calciphiles, 821.
Calcium, 89, 90, 108.
Calcification, 178.
Calice, 657.
Calotte, 632.
Callose, 175.
Callus, 402, 403.
Calorimètre, 32, 42.
Calorique, 26, 32.
Cambium, 269, 270, 273, 276, 289.
Cambium fasciculaire, 271.
Cambium interfasciculaire, 272.
Camphres, 186.
Campylotrope, 622.
Canal sécréteur, 185.
Canaux, 170.
Capsule, 570, 715.
Capitules, 667.
Capsules des Mousses, 573.
Captation de l'énergie, 25.
Caractères, 742.
Caractères chimiques, 739.
Caractère épistatique, 803.
Carbonate de calcium, 178.
Carboxylase, 91.
Caroncule, 724.
Carottine, 52, 55, 57, 58, 119.
Carpelles, 205, 608, 616, 661.
Carpogénèse, 712.
Carpogone, 576.
Caryocinèse, 135.
Caryogamie, 581, 594, 654.
Caryopse, 715.
Caséines, 86, 89.
Castration parasitaire, 422.
Catagéotropique, 473.
Catalase, 68, 89, 90.
Catalysateurs, 84, 88, 136, 140, 748, 808.
Catalyses, 392, 394.
Catharophyte, 817.
Catharosome, 817.
Catharospores, 817.
Caudicules, 673.
Caoutchouc, 163, 176.
Cellulases, 91.
Cellulose, 35, 81.
Cellule, 2, 111.
Cellules annexes, 320, 326.
Cellules aquifères, 310, 344.
Cellule artificielle, 10, 13.
Cellules à ferment, 630.

Cellules compagnes, 173, 264, 289.
Cellules de bordure, 321.
Cellules conductrices, 366.
Cellules de canal du ventre, 599.
Cellules de passage, 244.
Cellule de Traube, 10, 11.
Cellules étoilées, 160.
Cellules mères, 153.
Cellules mères du pollen, 567.
Cellules mucilagineuses, 183, 343, 344.
Cellule nue, 3.
Cellules palissadiques, 341.
Cellules papilles, 311, 505.
Cellules pierreuses, 166.
Cellules sans noyau, 128.
Cellules sécrétrices, 183.
Cellules transitoires, 602.
Cellules vasiformes, 164.
Cellules vivantes et ascension de l'eau, 369, 371.
Cellulose, 35, 81.
Cendres, 1, 77.
Cénobe, 563.
Centre, 132.
Centrifuge (bois), 249.
Centripète, 241, 249.
Centrosomes, 132.
Chaîne de divergents, 250, 255.
Chaînes de Jamin, 373.
Chalaze, 622.
Chalazogames, 703.
Chalazogamie, 617, 618, 640.
Chaleur dégagée, 34-40.
Chaleur et photosynthèse, 61.
Chaleur et respiration, 43.
Chaleur de formation, 32.
Chaleur, son action, 44.
Chambre pollinique, 628, 637.
Chambre sous-stomatique = lacune sous le stomate.
Champignons, 107.
Charnière, 321.
Chatons, 690, 679.
Cheiroptérophiles, 678.
Chymase, 89, 90.
Chimère, 814.
Chimie de l'assimilation, 66.
Chimiomorphoses, 417.
Chimiosynthèse, 66.
Chimiotactisme, 430.
Chimiotropisme, 478, 526.
Chimisme cellulaire, 123, 129.
Chitine, 82.
Chlamydospores, 556.
Chlorophylle, 50, 53.
Chloroplastides, 116.
Chlorose, 50, 521.
Chloro-vaporisateur, 356.
Chondriosomes, 116.
Chondriochontes, 116.
Cholestérine, 20, 85.
Chromatine, 124.
Chromatophilie, 513, 644.
Chromatophores, 117, 119.
Chromoplastides, 119.
Chromosomes, 131.
Chromosomes, bivalents, univalents, 646, 787.
Chromosomes et hybridité, 785.
Chromosomes $2n$ et n, 645.
Cicatrices, 231, 233, 235.
Cicatrisation, 401.
Cinèse = caryocinèse.
Cinèse de maturation, 645.
Circulation, 126, 347.
Circulation de l'air, 160.
Circulation de l'eau, 126, 359, 366.
Circulation des matières élaborées protéiques, 374.
Circumnutation, 482, 501.
Cires, 85, 182, 309.
Citernes, 205.
Cladode, 348.
Classes biométriques, 744.
Classification, 740.
Climacorhizes, 308.
Clinostat, 462, 467.
Cloisonnement, 142, 144.
Cloisonnement chez les Algues, 145, 151.
Coagulation, 7, 22, 86, 108, 113.
Coagulum, 7, 85, 89, 90.
Cœnomonoïques, 683.
Coefficients isosmotiques, 15.
Coefficient isotonique, 15.
Cœnomonœcie, 683.
Coiffe, 239, 309.
Col (archégone), 596.
Coléorhize, 238.
Collenchyme, 164, 293.
Collet, 239.
Collocytes, 163.

Colloïdes, 5, 6.
Colonies, 579, 580.
Coléoptile, 214, 217, 218, 453.
Columelle, 572.
Combustion, 32.
Complément, 90.
Complications mendéliennes, 804.
Composée (feuille), 195, 200.
Composition des albumines, 95.
Composition des cendres, 21.
Composition chimique, 75, 79.
Composition du végétal, 1, 25, 26.
Concentration du CO_2 et photosynthèse, 60.
Concentration de l'oxygène, 43.
Concrescence, 661.
Concurrence, 771.
Condensation, 67, 68.
Cône, 617, 656.
Cône végétatif, 190, 192, 223.
Conidies, 557.
Conjonctif, 246.
Conjugaison, 591.
Consanguinité, 694.
Connectifs, 609.
Constance, 797.
Constance géographique, 826.
Constance thermique, 48.
Contact, 492.
Continuité embryonnaire, 188.
Continuité du plasma, 188.
Contraction du plasma, 14.
Contrepoisons, 107.
Contribution ancestrale, 783.
Convergence, 827.
Cordons, 240.
Cordons centrifuges, 249.
Cordons de hadrome .240, 247.
Cordons de leptome, 240, 264, 265.
Cordons ligneux, 240.
Corrélation ancestrale, 775.
Corrélation intracellulaire, 128.
Corrélation anatomique, 285.
Corolle, 657.
Coronule, 670.
Copulation hétérogame, 650.
Corps actifs, 67.
Corps pectiques, 81.
Corps protéiques, 85.
Corps siliceux, 180.
Corpuscules (archégone des Gymnospermes).
Corrélation, 270, 404, 758, 760, 762, 824.
Corrosion de l'amidon, 734.
Corrosion par les racines, 362.
Corymbe, 232.
Cotylédons, 189, 214, 215, 216, 218, 705, 732.
Couches annuelles, 287.
Courant, 127.
Courbe d'action, 45, 61.
Courbe d'assimilation, 61-63.
Courbe de probabilité, 744, 748, 749.
Courbe de respiration, 45.
Couronne ligneuse, 275, 286.
Course des faisceaux, 331.
Crassinucellé (ovule), 633.
Cribles, 173.
Cristalloïdes, 8, 119, 120.
Cristaux, 179.
Crochets, 722.
Croisements, 777.
Crossing-over, 833.
Croissance, 132, 239, 385.
Croissance active, 387.
Cryoplancton, 44, 47.
Cryptométrie, 802.
Cultures dans l'eau, 78.
Cuscutes, 495, 497.
Cuticule, 181, 184.
Cutine, 181, 309.
Cutinisation, 180.
Cyanamide calcique, 72.
Cyanogène, 77.
Cyanogénèse, 77.
Cyathium, 684.
Cyclique, fleur, 659.
Cylindre central, 240, 246.
Cyme, 690.
Cystine, 109.
Cystolithes, 178.
Cytase, 91.
Cytologie (génétique), 785.
Cytoplasma, 111.

Darwinisme, 830.
Déchirure de la feuille, 201.
Décollement des cellules, 158.
Découpure des feuilles, 201, 202.
Dédoublement des faisceaux, 247.
Défeuillaison, 546.

Défini (ramification) 228.
Dégagement de l'énergie, 32.
Dégradation des matières organiques, 35, 88.
Déhiscence, 609, 612, 614.
Déhiscence, anthère, 609, 610.
Déhiscence des fruits, 714.
Dents, feuille, 191.
Dépendances mutuelles, 129.
Dépendance mutuelle des organes, 400, 403.
Dépense d'énergie, 26.
Dépôts calcaires, 180.
Dermatogène, 157, 240.
Désamidonner, 70.
Désarticulation, 551, 557.
Désassimilation, 142.
Désamino-oxydase, 103.
Détente, 29.
Déterminants, 772.
Détermination du sexe, 811.
Deutérophloème, 270.
Deutéroxylème, 270, 275.
Déviation, 759.
Dextrinase, 92.
Dextrine, 83, 92.
Diachaine, 711, 715.
Diaphragme, 131, 142.
Diagéotropique, 461, 473.
Dialypétale, 659.
Dialysépale, 659.
Diarque, 244.
Diastases, 88, 731.
Dichogamie, 581.
Dichotomie, 211.
Diclinie, 682, 691.
Dictyostèle, 258, 259.
Différenciation, 773.
Différenciation du bois secondaire, 281, 283.
Différentiel, 439.
Diffusion, 9, 11, 88, 376, 378.
Diffusion des sels, 363.
Digestion, 516.
Digestion de l'albumen, 91.
Dihybrides, 790.
Dimorphisme, 751.
Dimorphisme saisonnier, 820.
Dimorphisme floral, 685.
Dimorphisme sexuel, 809.
Dioïque, 568, 652, 683.
Diosmose, 99.
Dipeptide, 97.
Diploïque, 790.
Disaccharides, 80.
Disamare, 721.
Disjonction, 788, 810.
Disjonction de l'aire, 826.
Disjonction des facteurs, 783.
Disjonction des hybrides, 792.
Disjonction sexuelle, 593, 602, 649, 652.
Dislocation des réserves, 30, 90, 392.
Disposition des feuilles, 326.
Disposition des radicelles, 238.
Disque d'adhésion, 506.
Dissémination, 717, 720.
Dissémination des fruits, 717.
Dissociation, 16.
Dissolution de la lamelle pectique, 158.
Distribution géographique, 793.
Divergent, 247, 249, 265, 266.
Divergent fermé, 251.
Divergence, angle, 327.
Divisibilité, 2, 737.
Division, 548.
Division du noyau, 134.
Dolichostylé, 685, 811.
Dominance, 781, 794, 795, 824.
Dorsifixe, anthère, 615, 679.
Dorsiventralité, 412.
Double fécondation, 643.
Drupéoles, 723.
Drupes, 714.
Duramen, 290.
Dynamisme cellulaire, 28.

Eau dans le végétal, 347.
Ecaille, 190, 227.
Echange gazeux, 4, 12.
Ecidiospores, 594.
Ecorce, 240, 244, 246.
Ecarts, 745.
Eclat, 555.
Ectoplasma, 19, 113.
Effets de la fécondation, 701.
Effets du milieu, 829.
Effluves, 677.
Elaboration, 374.
Elatères, 569, 613.
Elatères, fonctions, 613.
Election, 23.

Election des matières minérales, 23, 108.
Electrolytes, 15.
Embryon, 601, 704, 705, 732.
Embryons adventifs, 699.
Embryon de Graminée, 708.
Embryon, Fougères, 600, 601.
Embryonnaire, période, 188, 189.
Emission de liquide, guttation, 364.
Emulsine, 93, 95.
Enchylema, 124.
Endarque, 249.
Endémismes, 822.
Endocarpe, 713.
Endoderme, 242, 245, 268, 298.
Endogène, 237.
Endonastie, 539.
Endoparasites, 532.
Endoplasma, 111.
Endosperme, 627, 628.
Endothécium, 572.
Endoxyle, 268.
Energétique, 26, 31, 32, 39, 42.
Energie, 32, 33.
Energie cinétique, 26.
Energie potentielle, 26.
Entomophiles, 670-677.
Entre-nœud, 189.
Enveloppe florale, 657.
Environnement, 774.
Enzymes, 88.
Epaississement (Monocot.), 262.
Epaississements, 82.
Epharmonisme, 827.
Epicarpes, 713.
Epiderme, 240, 246, 307.
Epiderme aquifère, 310.
Epiderme cutinisé, 309.
Epiderme gélifié, 344.
Epiderme des racines, 308.
Epiderme sensible, 511.
Epigée, 735.
Epinastie, 537.
Epines, 218, 219, 222.
Epipelté, 203.
Epipétale, 663.
Epipode, 197.
Episépale, 663.
Epiphyte, 494.
Epistatique, 806.
Epithélium, 185.
Epithèmes, 365, 366.
Epitrope, 622.
Epixylie, 477, 537.
Equilibres chimiques, 105.
Equilibre des organes, 536.
Equilibre, reproduction, 587.
Equilibre intracellulaire, 128.
Ereptase, 98.
Erepsine, 97.
Erreurs (loi) 757.
Erinoses, 425.
Erythrodextrine, 92.
Espace nucléaire, 124.
Espèce, 738, 781.
Espèces élémentaires, 764, 768.
Espèces vicariantes, 822.
Essences, 183.
Etamines, 608.
Etamines pétaloïdes, 666.
Etat colloïdal, 6.
Etat embryonnaire, 149.
Etiolement, 50, 53, 405, 407.
Evaporation, 182, 347.
Evolution (ontogénique), 219.
Exalbuminé, 706.
Exarque, 251.
Excentricité, 428, 477.
Excitant, 429.
Excitation au développement, 713.
Excitation intermittente, 469.
Excrétions, 177.
Exfoliation de l'épiderme, 298.
Exine, 612, 613.
Exonastie, 541.
Exogène (qui naît de la périphérie), 237.
Exothécium, 572.
Expression, 772.

Facteurs, 756, 772, 806.
Facteurs géographiques, 821, 822.
Facteurs limitants, 45.
Faisceaux, 240.
Faisceau en boucle, 266.
Faisceau mésarque, 251.
Faisceaux épars, 263.
Fausse cloison, 715.
Fausse solution, 5, 6.
Faux fruits, 723.
Fécondation, 605, 639, 643, 664, 694, 703.

Fécondation artificielle, 695.
Fécondation croisée, 670.
Fécondation directe, 681.
Feuillaison, 546.
Feuille assimilante, 341.
Feuille (origine), 191, 192.
Feuilles de xérophyte, 349.
Feuille composée, 199, 223.
Feuilles d'ombre, 348, 349.
Feuilles épineuses, 222.
Feuilles juvéniles, 545.
Feuilles réservoirs, 381, 383.
Feuilles rouges, 123.
Feuillets, 240.
Fer et verdissement, 50.
Fer, 110.
Fermentation alcoolique, 33, 34.
Ferments, 39, 88, 107, 381, 734.
Ferment butyrique, 33.
Ferments coagulants, 89.
Ferments hydrolysants, 91.
Ferments lactiques, 35.
Ferments oxydants, 101, 115.
Ferments saccharifiants, 91.
Ferments (sexualité), 774.
Fertilité, 664.
Fibres, 167, 293.
Fibres de remplacement, 284.
Fibres libériennes, 288, 290.
Fibres ligneuses, 284.
Fibres mécaniques, 294.
Fibres péricycliques, 290.
Fibres ramifiées, 167.
Fibres textiles, 290.
Fibrillaire, structure, 112.
Fibrinase, 90.
Fibrines, 85.
Figue, 676.
Filet, 609.
Fixateurs, 113.
Fixatifs, 18.
Fixation de l'azote, 73, 74.
Flavones, 123.
Flèche, 229.
Fleur, 657, 662.
Fleurs à insectes, 673, 674, 677.
Fleur à pollen, 678, 680.
Fleur des Gymnospermes, 655.
Fleurs-galles, 675.
Fleurs hermaphrodites, 662.
Fleur ligulée, 689.
Fleur nue, 681.
Fleur spiralée, 658.
Fleurs unisexuées, 689.
Flexions (autonomes), 452.
Flexions (géotropiques), 457.
Flotteur, 413.
Flux sensible, 510.
Fluctuations, 830.
Follicule, 714.
Fonction membranogène du noyau, 130, 143.
Fonctionnement de l'assise génératrice, 271, 281.
Fonctionnement du cambium, 281.
Fonctionement des stomates, 351.
Forçage, 393.
Forces moléculaires, 27.
Force osmotique, 14.
Formaldéhyde, 67.
Formation des membranes, 387.
Forme du noyau, 125.
Formose, 67.
Fourmis, 223, 234.
Fourmis et semences, 724.
Fractionnement, 489, 550, 551.
Fréquences, 748.
Froid, 392.
Frondes, 209, 253.
Fruits 713.
Fruits syncarpés, 715.
Fumier, 71.
Funicule, 622, 623.
Fuseau achromatique, 131, 133.
Fusion de cellules, 576.

Gaine, 190, 191, 202, 260, 265.
Galactane, 82.
Galactocyte, 163.
Galles, 421, 423.
Galles-radicelles, 73.
Gamétange, 590, 591.
Gamètes, 578.
Gamétophyte, 567, 595.
Gamopétales, 660.
Geitonogamie, 664.
Gélatine, 7, 86.
Gelée, 5, 7.
Gelée épidermique, 343
Gemmule = plumule.
Gemmaire (qui appartient au bourgeon), 219.

Gènes, 772, 883.
Génération spontanée, 3.
Géocarpie, 475.
Géoclines, 727.
Géomorphoses, 427.
Géoperception, 465, 466.
Géophilie, 820.
Géotropisme, 445, 456.
Géotropisme latéral, 484.
Géotropisme négatif, 461.
Germes, 3, 141.
Germination, 44, 91, 99,210, 212, 213, 375, 405, 729.
Germination du grain de pollen, 702.
Glandes, 513, 665.
Gliadines, 86.
Globulines, 85.
Glochidiées, 719.
Glucosamine, 83.
Gluco-protéides, 86.
Gluten-caséine, 86.
Glycogène, 83.
Glycosides, 92, 123.
Gonflement, 5, 6, 27.
Gommes, 6, 82, 176.
Gommose, 291.
Gonidie, 553.
Graisses, 101.
Graisses phosphorées, 20.
Graisse (respiration), 38.
Granulations, 111.
Granules, 6.
Granules = Micelles.
Grappinants, 315.
Gravitation, 460.
Griffes, 239.
Guanine, 101.
Gui (cendres), 23.
Guttation, 365.
Groupes géographiques, 825.
Gynobasique, 716.
Gynodiœcie, 681, 813.
Gynomonoïques, 683.

Hadromal, 170.
Hadrome, 169, 240.
Hadrocytes, 167, 171.
Halophytes, 110.
Haploïque, 568.
Haptotropisme, 445, 490.
Haptotropisme des plantes carnivores, 512.
Haustorium, suçoirs, 529.
Haustoriums du sac embryonnaire, 705.
Héliotactisme, 440.
Héliotropisme, 445.
Hématoporphyrine, 55.
Hémicellulose, 81.
Hémicyclique, fleur, 659.
Hermaphrodites, 683.
Hérédité, 771.
Hespéridies, 717.
Hétérochromosome, 136.
Hétérocystes, 154.
Hétérodyname, 798.
Hétérogamie, 579.
Hétérogénèse, 832.
Hétéromérie, 149.
Hétérostylie, 682, 685, 811.
Hétérozygote, 783.
Hexosanes, 80.
Hexoses, 80.
Hibernacles, 227.
Hile = point d'attache de l'ovule.
Histogènes, 157, 240.
Homodyname, 798.
Homologies, 568, 758.
Homologie des fleurs, 683.
Homosporie, 602.
Homozygote, 783.
Hormogonies, 552.
Hyaloplasma, 18.
Hybrides, 778, 823.
Hybrides de greffe, 815.
Hybrides entre genres, 778.
Hybrides jumeaux, 835.
Hybride mendélien, 788.
Hydatodes, 365, 417.
Hydrates de carbone, 79.
Hydrocarbures, 183.
Hydrocellulose, 81.
Hydrocytes, 164.
Hydrolyses, 392.
Hydromorphoses, 414.
Hydrotactisme, 443.
Hydrotropisme, 445, 478.
Hydro-vacuoles, 121.
Hygroscope Darwin, 354.
Hyperbole (croissance), 139.
Hypertrophies, 421.
Hyperplasie, 426.

Hypnocystes, 556.
Hypnospores, 556.
Hypocotyle, 227.
Hypoderme, 344.
Hypogée, 735.
Hyponastie, 537.
Hypopelté, 202, 203.
Hypopode, 197, 219.
Hypoxylie, 477, 537.

Illégitime, 686.
Imbibition, 5.
Imbibition, valeur de l', 27.
Immunisation, 739.
Implantation des parasites, 534.
Incompatibilité, 797.
Indéfinie, croissance, 212, 228.
Indéhiscent, 714.
Indice de variabilité, 746.
Indice de corrélation, 758.
Individualisation, 129, 158.
Inductions, 713.
Individus, 737, 738.
Indol, 97.
Induvies, 710, 722.
Inflorescences, 656.
Inflorescences à panache, 668.
Influence du milieu, 819.
Injection, 364.
Insectes et pollen, 673, 694.
Insectivores, 204.
Intine, 613.
Intercalaire, division, 154.
Intermittente, irritation, 465.
Intramoléculaire (respiration anaérobie).
Intrapétiolaire, stipules, 206, 208, 217.
Intussusception, 387.
Inosite, 110.
Inuline, 83.
Invertine = sucrose, 92.
Involucres, 219.
Ionisation, 15, 110.
Ions et biologie, 15, 29.
Irritation des vrilles, 503.
Irrigation de la feuille, 334.
Isogamie, 579, 648.
Isoprène, 163.
Isomères, 650.
Isomères biologiques, 818.
Isomères physiologiques, 651.
Isosmotique (coefficient), 12.
Isotonie, 14.

Jaunissement, 50.
Juvénile, 445.

Kératenchyme, 289.
Kinoplasma, 114, 148.
Kinase, 89.

Labellum, 673.
Labferment, 90.
Lactase, 92.
Lacunes, 161.
Lacune carinale, 260, 265.
Lacune fasciculaire, 267.
Lacunes foliaires, 416.
Lacunes sécrétrices, 184.
Lamarkisme, 828.
Lamelle moyenne, 82, 159.
Latence, 465.
Latex, 177.
Laticifères, 163, 292, 378.
Laticifères dans le bois, 292.
Lécithines, 20, 54, 85, 89, 110.
Légitime, 686.
Légume, 714.
Légumine, 86.
Lenticelle, 303.
Lentille, 311.
Leptome, 240.
Leucites, 114.
Levure, respiration, 33, 107, 145, 650, 762.
Lianes, 172, 407, 480.
Liber, 274, 289, 377, 378.
Liber corné, 289.
Liber interligneux, 487.
Liber péricyclique, 487.
Liber secondaire, 270.
Libéro-ligneux, 266 et seq.
Lichen, 421, 553.
Liège, 299.
Lignées, 765.
Lignée pure, 762, 775.
Lignification, 170.
Ligule, 208, 214.
Limbe, 191, 193, 200.
Limbe équitant, 192.
Liorhizes, 308.
Lipases, 101.

Lipochromes, 52.
Lobes, 196, 200.
Localisation de la sensation, 454, 477.
Loculicide, 715.
Loge, 615.
Logette, 506, 601.
Lomentacé, 717.
Longitudinale, déhiscence, 614, 615.
Loi d'action, 104.
Loi des masses, 104, 141.
Loi des produits, 449.
Loi du sinus, 471.
Loi de Talbot, 450.
Loi de Vant' Hoff, 46.
Loi de Weber, 430.
Lumière, 351.
Lumière et allongement, 405.
Lumière et développement, 51, 538.
Lumière et photosynthèse, 59.
Lumière et transpiration, 350.
Lumière et synthèses, 77, 376, 405.
Lumière et germination, 730.
Lutte, 816, 820.
Lutte pour l'existence, 819.
Lysine, 97.

Macles, 179.
Macrarchidie = mégarchidie.
Macrogamètes, 579.
Macrospores = mégaspores.
Magnésium, 53, 108.
Malacophiles, 678.
Maltase, 92.
Maltosane, 83.
Maltose, 84.
Mamelon, 188, 189, 190, 658.
Mannanes, 82.
Manno-cellulose, 82.
Marcottage, 403.
Marge foliaire, 336.
Marge protégée, 335, 336.
Matières grasses, 84.
Matières minérales, 108, 361.
Matières perméantes, 17.
Matières protéiques, 375.
Matières vivantes, 79.
Maturité, 704.
Maximum, 45, 47.
Méats, 160.
Mécanique, système, 294.
Mécanisme des stomates, 352.
Mécanomorphoses, 427.
Mégarchidies, 602.
Mégaspore, 623, 626, 632, 635.
Mégaphylle, 262.
Mégasporophylle, 616.
Mégatétraspore, 605.
Mélanine, 103.
Membrane cellulaire, 2, 129, 338.
Membrane colloïdale, 9.
Membrane du noyau, 124.
Membrane plasmique, 17, 18, 19, 111, 113.
Membrane primitive, 159.
Membrane semi-perméable, 10, 13.
Membranogène (fonction).
Mendélien, 781.
Mer, 23, 65.
Méristèles, 253.
Méristèmes, 149, 269.
Mésarque, 249, 261.
Mésogames, 703.
Mésocarpe, région intermédiaire du péricarpe, 713.
Mésophylle, 342.
Mésophylle lacuneux, 342.
Mésoplasma, 113.
Mésopode, 198.
Métabolie, 127, 557.
Métabolisme du noyau, 516.
Métamorphose, 215, 218, 220, 222.
Métamorphose des cotylédons, 732.
Métaphase, 135.
Métaxylème, 247, 251.
Méthane, 35, 36, 41.
Méthylal, 68.
Méthylglycosides, 93.
Micelles, 6, 7, 139.
Micrarchidies, 602.
Microgamète, 579.
Micropyle, 620.
Microtétraspore, 605.
Microsomes = granulations, 114, 117.
Microspore, 603, 639.
Microspore des Angiospermes, 610.
Microsporophylle, 608.
Microzoospores, 578.
Mictophyte, 817.
Mictosome, 817.
Mictospores, 817.
Mictozygote, 817.
Migration, 88, 362, 363, 379, 771, 822.

Milieu, 756, 819, 827, 828.
Millon (réaction de la Tyrosine), 87.
Minimum, 45.
Mitochondries, 115, 117.
Mitose, 124.
Mitose = caryocinèse, 135.
Mixie, 575.
Mode, 744.
Mode d'action des ferments, 104.
Moelle, 245.
Mole = gramme molécule.
Monarque, 246.
Monœcie-dicœcie, 652.
Monohybrides, 781.
Monoïque, 651, 682.
Monosaccharides, 84.
Monophylétisme, 825, 826.
Monosporange, 590.
Monospore, 560.
Morcellement de l'aire, 825.
Morphogénèse, 396.
Morphoses, 397, 775, 829.
Mort, 3, 711.
Mouvements actifs, 126.
Mouvement Brownien, 6.
Mouvement des chromatophores, 442.
Mouvement des fleurs, 475, 687.
Mouvements du protoplasma, 126.
Moyenne, 746, 750.
Mucilage, 183, 708.
Mucilage épidermique, 356.
Multiplication des noyaux, 131.
Mutiplication par éclats, 2, 738.
Multiplication des plastides, 117.
Mutation, 776, 828, 832, 833.
Mycélium, appareil végétatif filamenteux des champignons, 523.
Mycorhizes, 528, 601, 736.
Myrmécophile, 223, 735.
Myrosine, 95.
Myxamibe, 127, 575.
Myxophycées, 137.

Nasties, 405, 414.
Nectaires, 204, 665.
Nervures de la feuille, 333.
Néoformation, 147.
Nitrates, 72, 75, 77.
Nitrification, 40.
Nitrites, 72, 76.
Niveau des organes souterrains, 235, 542.
Nocturne, position, 507.
Nodosités bactériennes, 73, 75.
Nœuds des Graminées, 459.
Noyau, 2, 124, 129, 131, 141, 167.
Noyau au repos, 124.
Noyau secondaire, 633.
Noyaux polaires, 632, 633.
Nucelle, 627.
Nucléases, 101.
Nucléine diffuse, 551.
Nucléines, 86, 110.
Nucléo-albumines, 86.
Nucléoles, 124, 137.
Nucléo-protéides, 101.
Nucule, 716.
Nutations, 501.
Nutrition gazeuse, 57.
Nyctitropismes, 507.

Oblitération, 175.
Ochrea, 207.
Oeuf, 567.
Oïdium, 558.
Oiseaux et fruits, 723.
Ombelle, 232.
Ontogénèse, 773.
Oogone, 600.
Oosphère, 580, 633.
Opercule, 570.
Optimum, 45, 61, 62, 65, 106, 107, 446.
Optique, appareil, 310.
Organogénie, 188.
Ornithophiles, 678.
Origine de l'amidon, 114.
Origine de l'azote, 71.
Origine de la fleur, 659.
Origine de la membrane, 149, 159.
Origine de la membrane plasmique, 18.
Origine de l'ectoplasma, 127, 128.
Origine des feuilles, 188.
Origine des gamètes, 578.
Origine des racines, 237, 238.
Origine des radicelles, 238.
Orthogénèse, 838.
Orthogonal, 152.
Orthogéotropique, 460, 473.
Orthotropes, 536.
Orthostique, 326.
Osmomètre, 11.

Osmose, 9, 11, 15, 110, 372.
Osmotactisme, 438.
Ostiole, ouverture en fente du stomate, 320.
Oursins, 179.
Ouverture des stomates, 351.
Ovaire, 618.
Ovule, 616, 620, 623.
Ovaire infère, 661.
Ovules nus, 620.
Ovules tegminés, 620.
Oxalate de calcium, 179.
Oxydases, 102.
Oxydations, 29, 35, 103, 110.
Oxydation des sel ferreux, 41.
Oxygénase, 102.

Palissades, 341.
Palmé, 196, 197.
Palmiers, feuilles, 202.
Panachure, 817, 356.
Papaïne, 99.
Papilles, 311.
Papilles sensibles, 503.
Papilles stigmatiques, 643.
Parasites, 23, 422, 519, 525, 534.
Parasitisme, 576.
Parasitisme de l'embryon, 732.
Parastiques, 328, 329.
Parenchyme, 162.
Parenchyme de dilatation, 262, 289, 290.
Parenchyme ligneux, 278.
Parcours des faisceaux, 263.
Parfums, 677.
Parthénogénèse, 695.
Parthénogénèse expérimentale, 696.
Parthénocarpie, 711.
Passage de la racine à la tige, 247.
Passage (Cellule de), 244.
Pectase, 89.
Pectine, 82.
Pectose, 82, 159.
Pédicelle, 657, 658.
Pédicelles fructifères, 711, 719.
Pédogamie, 582.
Pédoncule = support d'inflorescence.
Pelté, 202.
Pénétration de la lumière dans l'eau, 49.
Penné, 195.
Pentosanes, 80, 82.
Pentoses, 80.
Pepsinases, 98.
Peptides, 96.
Pepsines végétales, 98, 99.
Peptones, 96.
Perforations, 171.
Périblème, 157, 240.
Périanthe (enveloppe florale), 657.
Péricarpe, 713.
Périclinaire, 816.
Périclines, 149.
Péricycle, 243, 245, 290.
Périderme, 169, 298.
Péridium, 594.
Périgone, 657.
Périodicité, 546.
Périodiques (Mouvements), 507.
Périsperme, 706.
Péristome, 570.
Perméabilité, 16, 17, 21, 22.
Perméabilité du plasma, 10, 16, 17, 19.
Peroxydase, 102.
Peroxydes, 67, 68, 91, 101.
Pesanteur, action, 456.
Pétale ,657.
Pétaloïdes, étamines, 667.
Pétaloïdes, stigmates, 671.
Pétiole, 191, 337.
Phénologie, 48.
Phases, 8, 600, 653.
Phelloderme, 298.
Phellogène, 298.
Phénomènes périodiques, 507, 546.
Phénotype, 765, 794.
Phéophytine, 54.
Phléoterme, 261.
Phlobaphènes, 124, 299.
Phloème, 240.
Phloème secondaire, 288.
Phobisme, 440.
Phobotactisme, 440.
Phosphore, 109, 110
Photochimie, 50, 57.
Photolyse, 67.
Photomorphoses, 405.
Photosynthèse, 58, 66.
Phragmoplaste, 132, 143.
Phycocyanine, 65.
Phycoérythrine, 65.
Phyllodie, 404.
Phyllome des Lemna, 211.
Phyllopode, 197.

Phylloporphyrine, 55, 65.
Phyllotaxie, 326.
Phylogénie, 832.
Phytol, 54.
Phytine, 110.
Phytorhodines, 54.
Phytostérines, 127.
Physiologie du bois, 366.
Phytochlorines, 54.
Phytovitellines, 85.
Pigment, 119.
Pigments et assimilation, 52.
Pigments solubles, 123.
Pilifère, 239, 242.
Pinnatiséqué, 197, 209.
Piroïdes, 717.
Pistil, 618.
Placentaires, 619, 620, 621.
Placentation, 619, 620.
Plagéotropes, 536.
Plage criblé, 173.
Plancton, 563.
Plan floral, 664.
Plans de segmentation, 149.
Plantes améliorantes, 73.
Plantes bilatérales, 410.
Plantes carnivores, 511.
Plantes grasses, 57.
Plantes submergées, 414.
Plantes thermophiles, 47.
Plantules, 189.
Plantule, 213, 214, 225, 242.
Plantes volubiles, 480.
Plaque criblée, 173.
Plasma, 19, 113.
Plasma germinatif, 188.
Plasma et photosynthèse, 58.
Plasmoderme, 19.
Plasmodes, 137, 575.
Plasmodesmes, 158, 707.
Plasmodium, 575.
Plasmolyse, 9, 13, 129.
Plastides, 114.
Plastides amylogènes, 114.
Pléophagie, 524.
Plérome, 156, 240.
Pleuroplaste, 191, 196.
Plissée (assise, 200, 243.
Pleurs, 363.
Plumule, 705.
Plurimodal, 751.
Pneumatophores = racines à aérenchyme, 304.
Poches à essence, 184.
Poches sécrétrices, 183, 184.
Poils, 311, 355.
Poils absorbants, 360.
Poils collecteurs, 678.
Poils digestifs, 315.
Poils en écusson, 314.
Poils-glandes, 513.
Poils grappinants, 315.
Poils protecteurs, 313.
Poils ramifiés, 313.
Poils réservoirs, 311.
Poils secréteurs, 184, 186.
Poils sensibles, 515.
Poils urticants, 315.
Pointement trachéal, 241, 249.
Points végétatifs, 153, 188, 190, 191, 192, 224, 226.
Polarité, 543.
Pollen, 665, 685, 800, 822.
Pollinies, 673, 674, 713.
Polliniphages, 678.
Pollinisation, 643, 664, 694.
Pollinisation directe, 664.
Polarisation sexuelle, 649.
Polyarque, 244.
Polygamie, 686.
Polygone de variation, 744, 748.
Polymorphisme, 751, 837.
Polymorphisme floral, 684.
Polypeptides, 97, 103.
Polyphylétisme, 825.
Polysaccharides, 81.
Polystéliques, 258.
Ponctuations, 283, 287.
Ponctuations aréolées, 167, 168.
Ponctuations sensibles, 502.
Populations, 762.
Pore, anthère, 614.
Poricide (capsule), 715.
Porogames, 703.
Poromètre, 353.
Potassium, 108.
Pousses, 212.
Pouvoir électif, 23, 24.
Précipitines, 740.
Précurseur, 195, 485.
Préfeuilles, 657, 690.
Préfloraison (recouvrement des pièces de la fleur avant l'anthèse), 658.

Préfoliation = vernation.
Présentation, 451.
Pression des racines, 363.
Pression négative, 364.
Pression osmotique, 28, 30.
Présure, 89.
Primordium = mamelons primitifs, 190, 191, 196.
Principes de statique, 294.
Procambium, 262, 263.
Produits de l'assimilation, 66.
Proferments, 729.
Progamètes, 591.
Prolifération des feuilles, 211
Propagules, 412, 555.
Prophase, 135.
Propriétés des substances vivantes, 2.
Prosenchyme, 284.
Protandrique, 687.
Protéases, 95, 98.
Protection des bourgeons, 225.
Protéines, 98.
Protéolyse, 95.
Protéoplastides, 120.
Protérandrie, 687.
Prothalle, 506, 595, 601, 630, 683.
Prothalle femelle, 601.
Protochordes, 247, 275.
Protocorme, 215, 227.
Protogynie, 688.
Protonema, 156, 413.
Protophylles, 225.
Protophylline, 53.
Protoplasma, 6, 111.
Protostélique, 252, 257, 259.
Protoxylème, 241, 247, 249.
Pruine,
Pruine et transpiration, 354.
Pseudopodes, 122.
Pseudo-stèles, 255, 261.
Pseudo-xénies, 801.
Pureté des gamètes, 788.
Purpuro-bactéries, 65.
Putréfaction, 71.
Pyrénoïdes, 119.
Pyrrolidine carbonique (acide), 97.
Pyxide, 715.

Quartile, 750.
Quotient, 36, 38, 58, 66.

Races, 308, 756, 763, 818.
Racine, 156, 237, 238, 272, 359.
Racines aériennes, 495.
Raccordements, 345.
Racines charnues, 279, 380, 385.
Racine primaire, 240.
Racine (ramification), 242.
Racines épines, 223, 238.
Racines réservoirs, 385.
Racines vrilles, 493.
Radiations, 48.
Radiations protoplasmiques, 132.
Radiations et photosynthèse, 58.
Radicelles, 238, 239.
Radicule, 214, 705.
Raisins panachés, 816.
Rameaux courts, 231, 236, 656.
Rameaux épineux, 220, 349.
Rameaux longs, 231, 236.
Rameaux réparateurs, 233, 234.
Ramification, 228.
Ramification définie, 228.
Ramification des feuilles, 196, 200.
Ramification en candélabre, 229.
Ramification sympodiale, 233.
Raphé (ligne d'adhérence du funicule de l'ovule anatrope).
Raphides, 179, 183.
Rapidité (du mouvement de l'eau), 367.
Rayon de giration, 747.
Rayon médullaire, 268.
Rayon médullaire à ponctuations aréolées, 282.
Rayons médullaires du liber, 289.
Rayons médullaires secondaires, 278.
Rayons trachéidaux, 282.
Rayons vivants, 279, 280.
Réactif de la cellulose, 81.
Réactif de Millon, 96.
Réactif de Molisch, 96.
Réactifs des albumines, 87.
Réactif des oxydases, 103.
Réaction de la cuticule, 309.
Réactions des matières protéiques, 87.
Réaction du fer, 87.
Rebroussement, 440.
Récessif, 781.
Rectipétalité, 462.
Réduction chromatique, 565, 645, 788.
Réduction du CO^2, 66.
Réduction des nitrates, 76, 376.

Réflexes non nerveux, 453, 463.
Régénération, 400.
Régions anatomiques, 240.
Région pilifère, 239.
Règles de Sachs, 149.
Régression, 758, 760.
Rénovation, 147.
Renflements moteurs, 507.
Réparateur, rameau, 236.
Reproduction, 548.
Répulsion, 440, 441.
Réseaux, 277.
Réseau des nervures, 333, 334.
Réserves, 82, 86, 379.
Réserves, combustion, 33, 34.
Réserves de la semence, 707, 730.
Réserves du tronc, 285.
Réserves du suc, 122.
Réserves insolubilisées, 70, 311.
Réservoirs, 36, 213, 215, 707, 708, 730.
Réservoirs d'eau, 164.
Résines, 183, 186.
Résistance, 293.
Résistance aux températures, 47.
Respiration, 32, 33, 34, 102.
Respiration aérobie, 57.
Respiration anaérobie, 33, 35.
Respiration des graisses, 36.
Respiration des plantes grasses, 37.
Résupination, 673.
Rétinacle, 673.
Réticulées, trachées, 164.
Reviviscence, 4, 730.
Réversion, 803.
Rhéotactisme, 443.
Rhéotropisme, 480.
Rhytidome, ensemble de péridermes superposés, 290.
Rhizome, 233, 382.
Rhizoïdes, 595.
Rhizoïde (pollen), 639.
Rhizophores, 238.
Rhodophylline, 54.
Rigidité, cause de la, 13, 294.
Rigidité cellulaire, 28.
Riposte, 431.
Rogue, 776.
Rôle de la lumière, 57, 77, 310, 349, 351, 391, 405, 446, 730.
Rôle des matières minérales 108.
Rôle du noyau, 125, 129, 130.
Rostellum, 673.
Rotation, 126.
Rupture de l'anneau de fibres, 295, 296.
Ruban nucléaire, 134.
Rythme, 546.

Sac embryonnaire, 626, 633, 634.
Sac pollinique = archidie.
Saignée, 363.
Samares, 719.
Saprophytes, 519, 520, 524, 527, 601.
Scalariformes = hadrocytes, 171.
Scissiparité, 551.
Scléréides, 166.
Sclérification du tégument, 709.
Sclérenchyme, 261.
Sclérites = fibres rameuses, 167.
Sclérocytes, 165.
Schizo-saccharomycètes, 146.
Sculptures extra-membraneuses, 388.
Scutellum, 214.
Secs (fruits), 714.
Sécréteurs (poils), 184, 185.
Sécrétion, 177, 183, 417.
Sécrétion de la membrane, 183.
Sécrétrices (poches), 184.
Sectorien, 816.
Segmentation, 148.
Segmentation de l'œuf, 703.
Ségrégation, 773.
Ségrégation sexuelle, 652.
Sels ammoniacaux, 71.
Sélection, 765, 768.
Sélection naturelle, 818, 831.
Sels absorbés, 23, 78, 110.
Semences, 706, 718.
Semences ailées, 716, 717.
Semences oléagineuses, 84, 101, 120.
Semences scrobiformes, 718.
Semence unique, 767, 790.
Semi-parasite, 23.
Séminases, 92.
Semi-perméabilité, 10, 13.
Sensibilité différentielle, 429, 450, 470, 502.
Sensibilité des vrilles, 501.
Sensibilisateurs, 104, 105.
Sensitives, 509.
Sépales, 657.
Septicide, 715.
Septifrage, 715.

Seta, 570.
Seuil d'excitation, 470.
Seuil de durée, 451, 463.
Seuil de température, 44.
Seuil différentiel, 429.
Seuil d'intensité, 429, 447.
Sève élaborée, 367, 377.
Sexualité, 648, 810.
Silice, 23, 180.
Silicicole, 821.
Silicule, 716.
Silique, 715.
Sinistrorse, 483.
Siphoné, 138.
Sismotropisme, 509.
Socle, cellule, 637, 639.
Sodium, 108.
Soies sensibles, 515.
Solénostèle, 252, 258, 259, 260.
Solubilisation par ferments, 88, 374, 731.
Solutions, 5.
Solutions balancées, 79, 109.
Solutions équimoléculaires, 12.
Solution nutritive, 78.
Somme des températures, 47.
Sorédies, 553, 560.
Sortes, 767.
Soufre, 40, 109, 110.
Soutien, 295.
Spadice, 669.
Spathe, 669.
Spécificité, 50, 773.
Spécificité des ferments, 94.
Spectre d'absorption, 52, 57.
Spectre de la chlorophylle, 58.
Spectre des pigments foliaires, 56.
Spectre solaire, 48.
Spermatides, 598.
Spermaties, 576, 587.
Spermatogénèse, 593, 595, 596.
Spermatozoïdes, 567, 579, 641.
Spermatozoïde des Angiospermes, 632, 633, 639, 641.
Spermatozoïde, développement, 597.
Sphère, 133.
Sphère d'influence du noyau, 129.
Sphérites, 179.
Spirales tertiaires, 172, 288.
Spiralée, cellule, 164.
Spiralée, fleur, 659.
Spire génératrice, 323.
Spirème = filament chromatique, 134.
Sporange, 562, 564.
Spore, 147, 176, 560.
Sporogénèse, 567, 601, 817.
Sporophylles, 506, 655.
Sporophyte, 567, 595, 651.
Sport, 776.
Sporulation, 560.
Staminodes, 204.
Statique des feuilles, 335, 336.
Statique des végétaux, 292.
Statistique biologique, 743.
Statolithes, 477.
Stèles, 257.
Stéréides, 166, 282.
Stéréocytes, 165.
Stéréocytes ligneuses, 277.
Stéréome, 164.
Stérilité, 821.
Stigma, 441, 442.
Stigmate, 619, 702.
Stipelles, 207.
Stipules, 191, 192, 194, 202, 205, 206, 220, 225.
Stipules, épines, 223.
Stipules interpétiolaires, 208.
Stomates, 319, 350.
Stomate aquifère, 417.
Stomates et transpiration, 355.
Stomates (nombre), 353.
Stomates (mécanisme), 351.
Stomium, 612.
Structure anatomique des lianes, 488.
Structure alvéolaire, 112.
Structure des pétioles, 337.
Structure fibrillaire, 112.
Structure du plasma, 112, 119.
Structure primaire, 249.
Structure primaire de la tige, 240.
Structure protoplasmique, 112.
Structure secondaire, 305.
Structure secondaire de la racine, 270.
Structure secondaire des Monocotylédonées, 304.
Style, 620.
Suber, 298, 300.
Subérification, 181, 182.
Suc cellulaire, 2, 8, 121.
Sucs colorés, 13, 122, 123.
Suc nucléaire, 124.
Suc réservoir, 123.

Succion par les feuilles, 371.
Succion par racines, 363.
Suçoir, 213, 215, 217, 529, 534, 731.
Sucrase (invertine), 92.
Sucres et nutrition, 67, 79, 80.
Sudation = guttation.
Sulfo-bactéries, 40.
Superfétation, 645.
Supports en I, 295.
Surface minimum, 149, 152.
Suspenseur, 705.
Sycochymase, 90.
Sycone, 676.
Symbiose, 421.
Symbioses florales, 675, 676.
Symétrie florale, 664.
Sympode, 232, 233, 234, 236.
Synapsis, 787, 800.
Synergides, 633.
Synergie, 79.
Synarchidie, 609.
Synkarion, 593, 654.
Synthèses, 76, 95, 374.
Synthèse des matières azotées, 76.
Systématique, 740, 824.
Système de soutien, 335.
Système trachéal, 164.

Tablier, 673.
Tactismes, 428.
Tanin, 122, 123.
Tégument, 620, 708.
Tegminé (ovule), 620.
Téleutospores, 592.
Télophase, 135.
Température d'amorce, 4, 61, 63.
Temps de latence, 451, 452, 453, 465, 471.
Temps de riposte, 451.
Temps d'impression, 451, 466, 470.
Ténuinucellé, 633.
Tension, 29, 43, 149, 358.
Tension superficielle, 21, 113, 127.
Tétraploïque, 790.
Tétrasporanges, 564, 567, 591, 610, 624, 634.
Tétraspores, 147, 610, 624.
Thalles, 340.
Thalle foliacé, 340.
Thalle siphoné, 340.
Théories générales, 823.
Théorie de Mendel, 780.
Thermomorphoses, 413.
Thermophile, 47.
Thermotactisme, 443.
Thermotonus, 445, 466.
Thylles, 291.
Tiges ailées, 210.
Tige des Dicotylédonées, 268.
Tiges ou axes, 223.
Tiges-vrilles, 497.
Tiges, ramifications, 229-231.
Tissus, 160.
Tissu conducteur, 691.
Tissu nourricier, 706, 708, 731.
Tissu osseux, 166.
Tissus de soutien dans le bois, 282.
Tissu sporogène, 574, 601.
Tonoplasma, 114.
Tonoplastes, 19, 121.
Tonus, 441, 445.
Torsion, 482.
Torus, 168.
Trachéides, 169, 288.
Trachées, 164.
Transitoires, 602.
Translateurs, 674.
Transpiration, 34.
Traumatisme, 774.
Traube, cellules, 10.
Travail, 32.
Trichogyne, 576, 587.
Trichome, 311.
Tropismes, 443.
Tropismes des fruits, 749.
Trypsinase, 98.
Tryptases, 98.
Tryptophane, 97.
Tube criblé, 173, 274, 377.
Tube pollinique, 639.
Tubération, 412.
Tubercules, 384.
Turgescence, 29, 30, 507.
Type floral, 659.
Tyrosinase, 103.
Tyrosine, 96, 99.

Unicellulaires, 548.
Unimodal, 751.
Unisexualité, 581, 662, 689, 691.
Urédinées hétéroïques, 525.
Urne, 519, 570.

Urnes de Nepenthes, 519.
Urticant, 315.
Utilisation de la lumière, 63.
Utricule primordial, 2, 3.
Utricule protoplasmique, 3.

Vacuoles, 8, 112, 121, 127.
Vacuoles centrales, 9.
Vaisseaux, 170.
Vaisseaux laticifères, 176.
Vaisseaux ligneux, 172.
Vaisseaux criblés, 173.
Variation, 742, 755, 757, 769, 823.
Variation de turgescence, 507.
Variation du pouvoir osmotique, 30, 31.
Velum, 164.
Vent, 718.
Vent et arbres, 428.
Ventre, 796.
Verdissement, 50.
Verdissement à l'obscurité, 50.
Vernation, 205.
Verticilles floraux, 657.
Vexillaires, appareils, 666.
Vie, 3.
Vie active, 3.
Vie latente, 3, 5, 31, 47, 730.
Vie ralentie, 3.
Vitesse d'allongement, 386, 389, 407.
Vitalité, 2.
Vitesse des réactions, 46, 105.
Viviparie, 733.
Volubile, 210, 485.
Vrilles, 232, 480, 493, 500.

Xanthophylle, 52, 55, 58.
Xénie, 801.
Xénogamie, 582.
Xénophytes, 520, 527.
Xéromorphose, 355.
Xérophytes, 349.
Xylane, 82, 169.
Xylème criblé, 487.
Xylème = hadrome = bois, 241.

Zéro spécifique, 44, 45, 46.
Zone d'allongement, 389.
Zone génératrice, 271.
Zone motrice, 463.
Zoospores, 560.
Zygomorphes, 671, 688.
Zygomorphie, 672.
Zygomorphie (cause), 475.
Zymase, 39, 89, 91.
Zygote, 579, 644, 650, 783.

Ouvrages modernes dans lesquels le lecteur trouvera à compléter les principes développés dans ce livre.

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE.

A. Chimie des plantes.

Henri V.. *Cours de Chimie physique.*

André, G. *Chimie du sol.* Paris (1913) ; *Chimie végétale,* Paris (1909).

Bertrand, G. *Bibliothèque de Chimie biologique.* En voie de publication.

Czapek. *Biochemie der Pflanzen,* Ire édit. Iéna (1905) ; IIe édit., vol. I (1913).

Euler, H. *Pflanzenchemie* (traduction du suédois). Braunschweig (1909).

Plimmer, R.-H. (édit.). *Monographs on biochemistry.* London. (Série importante de monographies par Schryver, Bayliss, Osborne, Leathes, Armstrong, Harden, etc.)

Duclaux. *Microbiologie* (Traité de). Paris (1900).

Höber, R. *Physikalische Chemie der Zelle.*

Willstätter, R. v. Stoll, A. *Untersuchungen über Chlorophyll* (1913).

Wheldale, M. *The anthocyanin pigments of plants.* Cambridge (1916).

B. Physiologie.

Leclerc du Sablon. *Traité de physiologie végétale.*

Pfeffer, W. *Physiologie végétale.* Traduction française de Friedel. Paris (1905).

Massart, J. *Eléments de Biologie générale.* Bruxelles (1920).

LA CELLULE, LES TISSUS.

Van Tieghem. *Traité de Botanique,* IIe édit. Paris (1890).

De Bary. *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane.* Leipzig (1877).

Bertrand et Cornaille. *Structure des Filicinées actuelles.* Lille (1902).

Haberlandt, G. *Physiologische Pflanzenanatomie,* IIIe édit.

Perrot. *Le tissu criblé.* Paris (1899).

Chauveaud, G. *L'appareil conducteur des plantes vasculaires*, Ann. Sc. naturelles, IXe série, tome 13.
Tansley, A. G. *Filicean vascular system*. London.
Scott, H. D. *Studies in fossil botany*. London, IIe édit. (I, 1908; II, 1909).
Strasburger, Ed. *Das botanische Praktikum*, Ve édit. 1913.
Solereder. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Stuttgart (1899).

PHYSIOLOGIE SPÉCIALE.

Bonnier et Leclerc du Sablon. *Cours de botanique*. Paris (1901).
Burgenstein. *Die Transpiration der Pflanze*. Iéna (1904).
Darwin, F. Divers travaux dans *Annals of Botany*.
Leclerc du Sablon. *Traité de Physiologie végétale*.
Pringsheim, E.-G. *Die Reizbewegungen der Pflanzen*. Berlin (1912).

ORGANOGRAPHIE.

Goebel, K. *Organographie*, IIe édit. Iéna (1913).
Id. *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*. Leipzig (1908).
Baillon, H. *Botanique médicale*. Paris (1884).
Le Maoût et Decaisne. *Traité général de Botanique*. Paris (1868).
Duchartre. *Eléments de Botanique*, IIIe édit. (1885).
Payer, J.-B. *Organogénie comparée de la fleur*. Paris (1857).
Hofmeister, W. *Morphologie*. Leipzig (1868).
Velenowski, J. *Morphologie der Pflanzen*. Prag (1905).
Küster, E. *Pathologische Pflanzenanatomie*, IIe édit. Iéna (1916).
Darboux, G. et Hérouard, C. *Catalogue des Zoocécidies de l'Europe*. Paris (1901).

REPRODUCTION.

Chodat, R. *Algues vertes de la Suisse*. Berne (1903).
Guignard. *Recherches sur le noyau cellulaire*. Ann. Sc. naturelles (1884 et seq.).
Campbell, D. H. *The structure and development of the Mosses and Ferns*.
Mottier, D.-M. *Fecundation in Plants*. Washington (1904).
Coulter and Chamberlain. *Morphology of Angiosperms*. New-York (1903).
Ernst, A. *Apogamie*. Iéna (1918).
Grégoire. *Cinèse de Maturation*.
Wilson. *The cell in development and inheritance*. Biolog. Series of the Columbian University. New-York.

PHYLOGÉNIE (GÉNÉTIQUE)

Darwin, C. *The origin of species* (traduction française). Paris (1872).
Delage. *La structure du protoplasma et les théories de l'hérédité*. Paris (1894).
Vries, H. de. *Mutationstheorie*. Leipzig (1902).
Id. *Espèces et variétés*. Paris (1909).
Lotsy, J.-P. *Vorlesungen über Descendenztheorien*. Iéna (1906).
Costantin, J. *Le transformisme appliqué à l'agriculture*. Paris (1906).
Bauer, E. *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. Berlin, IIe édit.
Punnett, R. C. *Mendelism*, Ve édit. London (1919).
Bateson. *Principles of Heredity*. Cambridge (1909).
Johannsen, W. *Elemente der exacten Erblichkeitslehre*, IIe édit. (1913).
Pearson. *Grammar of Science*, IIe édit. Londres (1900).
Davenport. *Statistical Methods*, IIe édit. New-York (1904).
de Candolle, A. *Géographie botanique raisonnée*. Genève (1855).
Warming, E. *Oekologische Pflanzengeographie* (traduction allemande). Berlin (1902), et id. (1919).

JOURNAUX BOTANIQUES (Botanique générale)

Comptes rendus de travaux publiés dans le monde entier :

Année biologique, Revue annuelle des Sciences biologiques (Systématique exclue). Réd.: Delage, Paris.
Botanical abstracts, édité par Livingston, B. E., etc. Baltimore (U. S. A.).
Botanisches Centralblatt (organe de l'Association internationale des botanistes), rédigé en français, anglais et allemand par J. Lotsy, Iéna.
Just's Jahresbericht (important à consulter pour la bibliographie de la botanique entière). Réd.: F. Fedde, Berlin.
Bulletin mensuel des renseignements agricoles et des maladies des plantes. Rome. (Aussi utile à consulter pour des renseignements de physiologie, de chimie végétale et de génétique appliquée.)

Publications périodiques contenant des travaux originaux :

Annales des Sciences naturelles, Botanique, publiées sous la direction de M. J. Costantin, Paris.
Revue générale de Botanique. Dir.: G. Bonnier, Paris.
Bulletin de la Société botanique de Genève, IIe série. Dir.: R. Chodat.
Bulletin de la Société botanique de France. Red.: J. Lutz, Paris.

Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique, IIe série.
Archives des Sciences physiques et naturelles. Genève..
Annales de l'Institut Pasteur. Paris.
Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Dir.: C. Bernard.
Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Berlin.
Flora, oder Allgemeine Botanische Zeitung. Réd.: K. Goebel, Munich.
Zeitschrift für Botanik. Réd.: Jost, Kniep, Oltmans.
Botanische Zeitung. Ne paraît plus.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Leipzig.
Beihefte zum Botanischen Centralblatt. Réd.: Uhlworm, Bamberg.
Bibliotheca botanica (Cassel). Réd.: Luerssen, Stuttgart.
Beiträge zur w. Botanik. Réd.: Fünfstück, Stuttgart.
Centralblatt für Bakteriologie, II. Abt. Réd. : Uhlworm et Löhnis.
Biologisches Centralblatt. Réd. : Goebel, Hertwig, Leipzig.
Jahrbücher für Systematik und Pflanzengeographie. Réd.: A. Engler, Leipzig.
Annals of Botany. Réd.: Scott, Farmer, Thaxter, London, Oxford.
New Phytologist. Réd.: Tansley, Cambridge.
Biometrika. Réd.: Pearson, Davenport, Weldon, Londres.
Journal of Genetics. Edit.: Bateson, Punnett, Cambridge.
Journal of Heredity. Organ of the Genetic Assoc. Washington.
Zeitschrift f. induktive Abstammungslehre. Ed. Bauer, Correns, v. Wettstein, etc.
Malpighia. Réd.: Buscalioni, Catania.
Nuovo Giornale Botanico italiano. Firenze.
Arkiv för Botanik. Ed. p. K. Swenska Vetenskapsakademien, Stockholm.
Recueil des Travaux botaniques néerlandais. Réd.: Beyerinck, Moll, de Vries, Went, etc.
Botanical Magazine. Tokyo. (En japonais et langues européennes.)
Botanical Magazine. Tokyo. (En japonais et langues européennes.)
Journal of the College of Science. Tokyo. Avec des travaux botaniques.
(Carlsberg Laboratoriet), *Comptes rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg*. Copenhague.
Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Ed, F. Rosen, Breslau.
Botanisk Tidsskrift. Copenhague.

TABLE DES MATIÈRES

I

Physiologie générale.

Pages

CHAPITRE PREMIER. — **Constitution de la matière vivante** 1
La matière vivante et l'unité biologique 1
Propriétés des substances vivantes 5
Du suc cellulaire et des solutions contenues dans le plasma des végétaux 8
Constitution physique du protoplasma et de ses enveloppes 18
CHAPITRE II. — **Captation et transformation de l'énergie** 25
L'imbibition 27
Turgescence 28
Production d'énergie 31
La chaleur 44
La lumière et l'assimilation du carbone 48
Théorie chimique de l'assimilation 66
Assimilation de l'azote 71
Assimilation des substances minérales 77
Composition chimique du végétal 79
Hydrates de carbone 79
Polysaccharides 81
Disaccharides 84
Matières grasses 84
Monosaccharides 85
Corps protéiques 85
I. Matières protéiques proprement dites 85
II. Albumines phosphorées ou nucléo-albumines 86
III. Nucléines 86
Agents de dégradation et de condensation des complexes chimiques de la cellule 88
Classification des ferments 89
Ferments de dislocation 90
Ferments hydrolysants 91
Protéases 95
Nucléases 101
Lipases 101
Ferments oxydants 101
Mode d'action des ferments 104
Les matières minérales et leur rôle dans la cellule 108

II

La cellule, les tissus.

Pages

CHAPITRE III. — **La cellule** 110
Le plasma 110
Les plastides 114
Mitochondries 115
Chloroplastides 116
Les chromoplastides 119
Plastides réservoirs 120
Hydro-vacuoles 121
Le noyau 124
Mouvements du protoplasma 126
Corrélation intracellulaire 128
La multiplication des noyaux 131
Croissance de la cellule et de ses éléments 138
Cloisonnement 142
Bourgeonnement 145
Rénovation 147
Méristèmes 149
Individualisation des cellules 158
Tissus 160
Différenciation des cellules 162
Vaisseaux, canaux ou tubes 170
Vaisseaux ligneux 171
Vaisseaux ou tubes criblés 172
Vaisseaux laticifères 176
Cellules et poches ou canaux sécréteurs ou excréteurs 177
Essences et résines 183

CHAPITRE IV. — **Organogénie** 188
Origine et développement des feuilles 188
Ramification des feuilles 196
Vernation 205
Stipules 206
Evolution particulière de quelques phyllomes 210
Tiges ou axes 223
Ramification des tiges 228
Racines 237

CHAPITRE V. — **Anatomie** 240
Structure primaire de la racine 240
Passage de la racine à la tige 247
Structure primaire des tiges et des appareils aériens 249
A. Ptéridophytes 249
B. Spermaphytes 262
Structure secondaire des racines et des tiges 269

Pages
Structure secondaire des Monocotylédonées et des Ptéridophytes . . 304
L'épiderme 307
Poils 311
Stomates 319
Phyllotaxie et parcours des faisceaux 326
Système de soutien des organes foliacés 335
Structure des pétioles 337
La feuille comme appareil d'assimilation 339

III

Physiologie spéciale.

CHAPITRE VI. — **Fonctions de circulation et d'élaboration** 347
Transpiration 347
Circulation de l'eau dans la plante 359
Synthèses et circulation des matières élaborées 374
Croissance 385
CHAPITRE VII. — **Fonctions de relation** 394
Morphogénèse 396
Morphoses 400
Tactismes 428
Tropismes 443
Géotropismes 456
Les autres tropismes 478
Tropismes des plantes volubiles et grimpantes 480
Haptotropisme 490
Origine et nature des vrilles 493
Mouvements provoqués par des variations de turgescence 507
La sensibilité des plantes carnivores 511
Plantes saprophytes et parasites 519
Équilibre des organes 536
CHAPITRE VIII. — **Reproduction** 548
Multiplication par division 548
Multiplication par bourgeonnement 557
Multiplication par spores et zoospores 560
Origine des spores chez les Archidiophytes et sporophyte des Bryophytes 566
Amphimixie, gamètes et gamétanges 575
Sporogénèse chez les Ptéridophytes et les Spermaphytes 601
Origine et développement des mégarchidies 616
Origine et développement des mégaspores 623
Développement du sac embryonnaire 633
Fécondation chez les Spermaphytes 639
Réduction chromatique 645
Sexualité 648

Pages

Caractères sexuels secondaires 655
Fleurs des Angiospermes 657
Polymorphisme floral 681
Parthénogénèse et apogamie 695
Effets de la fécondation 701
Semences 706
Effets morphogènes de la pollinisation et de la fécondation 710
Fruits et induvies 713
Dissémination (Semences et fruits) 717
Germination 729

IV

Génétique (Phylogénie).

CHAPITRE IX. — **Variations, hérédité** 737
Individus, Espèces 737
La variation 742
Corrélation 758
Populations. — Lignées pures 762
Sélection 768
L'hérédité 771
Hybridité (Analyse biologique. Croisements) 777
Monohybrides mendéliens 781
Hypothèses cytologiques relatives à la génétique 785
Dihybrides et polyhybrides mendéliens 790
Xénies et pseudo-xénies 801
Cryptomérie 802
Dimorphisme sexuel 809
Chimères 814
Ségrégation des variétés ou des isomères en nature 818
CHAPITRE X. — **Conclusion** 823
Théories sur l'origine des espèces (Mutations) 823
Abrégé de la classification des plantes 841
Index 851
Bibliographie 871

BIBLIOTECA CENTRALĂ UNIVERSITARĂ BUCUREȘTI

VERIFICAT 2007

IMPRIMERIE ATAR S. A., GENÈVE.

VERIFICAT 2017



Pour parer à la crise des changes, il est interdit d'exporter de France en Suisse la présente édition. Les contrevenants : expéditeurs, vendeurs ou acheteurs, s'exposeraient à des poursuites judiciaires. Édition ATAR.