

La parole a ensuite été donnée à M. Édouard Morren pour faire une lecture intitulée :

La théorie des plantes carnivores et irritables.

—

PREMIÈRE PARTIE.

LA DIGESTION.

Unité nutritive. — L'azote. — Groupe téléologique. — Systématique. — Géographie; stations; facies. — Le piège; gibier; attraction; anatomie. — La digestion; historique; expériences; l'acide; le ferment; surexcitation gastrique; indigestions; durée; nombre. — Absorption; organes. — Décomposition; commensaux. — Utilité; culture.

Unité nutritive. — Il y a trois ans, à pareille date (1), nous avons déjà établi devant l'Académie que, contrairement à des préjugés encore répandus, la nutrition est en réalité la même chez les animaux et chez les plantes; qu'il convient de distinguer, en physiologie végétale, la production des substances plasmiques à l'aide des matériaux inorganiques et la véritable nutrition qui consiste, comme chez les animaux, dans la circulation, l'assimilation et la consommation de ces mêmes substances plasmiques. Nous avons soutenu le principe de l'unité de structure et d'activité dans tous les êtres organisés: nous voulons, aujourd'hui que l'Académie nous admet encore à l'honneur de l'entretenir, reprendre les choses au point où nous les avons laissées et montrer que les végétaux manifestent des

(1) *Introduction à l'étude de la nutrition des plantes*, BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., décembre 1872.

phénomènes biologiques d'un ordre élevé que l'on croyait être l'apanage exclusif de l'activité animale. Grâce aux récentes investigations scientifiques, les plantes mieux connues, plus appréciées, s'élèvent presque au niveau zoologique tout comme les progrès de la biologie animale semblent rapprocher les animaux de l'homme et donner de l'esprit aux bêtes.

L'azote. — De tous les éléments que les êtres organisés doivent se procurer pour assurer leur existence, le plus précieux est l'azote, avec ses alliés habituels, le soufre et le phosphore. L'azote organisable est parcimonieusement réparti dans la nature, où il se trouve sous la forme d'ammoniaque et d'acide nitrique. Ces deux substances, qui sont en quelque sorte aux confins du monde minéral et du règne organique, sont produites sous certaines influences dans le sol et dans l'atmosphère. C'est là que la plupart des végétaux vont les puiser, soit à l'aide de leurs racines, soit au moyen de leurs feuilles. Le carbonate d'ammoniaque existe dans l'atmosphère, sinon à l'état de sel, au moins, à cause de l'inégale diffusibilité de ses deux constituants, à l'état de dissociation; il peut être porté directement sur le feuillage par la pluie ou par la rosée (1).

(1) Nous avons constaté expérimentalement qu'un léger surcroît de carbonate d'ammoniaque dans l'air d'une serre où l'on cultive particulièrement des épiphytes exotiques, telles que des Orchidées et des Broméliacées, exerce la plus heureuse influence sur la santé de ces plantes aériennes auxquelles l'atmosphère doit apporter tous les principes nécessaires pour se constituer : l'absorption a bien réellement lieu par les feuilles, puisque certaines Tillandsiées du genre très-bien nommé *Phytarhiza* par M. Visiani, n'émettent point de racines. Nous en avons vu naître, grandir, fleurir et fructifier sans avoir jamais émis de racines au sein de l'atmosphère chaude et humide où elles sont maintenues (*Tillandsia bulbosa* Hook).

Ses sources. — Le carbonate d'ammoniaque est précisément le produit ultime de la décomposition naturelle des matières azotées. La plupart des plantes absorbent l'azote sous cette forme pour le faire entrer dans le conflit vital; mais il n'en est pas ainsi pendant toutes les phases de leur existence, par exemple la germination, et il y a des plantes qui ne se conforment pas à la loi la plus généralement suivie. Il suffirait de citer les Champignons, mais on peut négliger ces êtres saprogènes, les plus puissants destructeurs qui soient au monde, qui n'ont du végétal que l'apparence et qui font exception à presque tous les principes de la physiologie des plantes. Nous voulons nous appuyer sur des végétaux d'ordre supérieur et nous pouvons invoquer les saprophytes, les parasites et les carnivores qui savent se procurer les matières azotées avant que celles-ci soient tombées dans le monde minéral : les premières, comme le *Neottia Nidus-avis*, vivent dans l'humus; les secondes, comme l'Orobanche, se greffent à quelque plante nourricière, tandis que les dernières s'en prennent aux matières animales : l'avantage est en leur faveur, mais le principe est le même.

Les vraies parasites puisent dans leur nourrice les aliments à l'état de circulation naturelle, les saprophytes les absorbent pendant la fermentation putride, alors que les carnivores leur font éprouver au contraire les effets d'une fermentation indirecte : ce pouvoir de digestion est leur caractère essentiel; seul, il suffirait presque pour les élever à la dignité animale.

L'activité des plantes carnivores est, en dernière analyse, une question d'azote : pour se procurer ce précieux mobile de leur organisme, elles se mettent en rébellion contre le règne animal, auquel un trop grand nombre

d'autres plantes est fatalement voué, et dans cette lutte héroïque, elles s'élèvent à un niveau d'organisation dont on ne soupçonnait pas la grandeur avant qu'elle fût mesurée par un génie de la puissance de Darwin. Les principaux problèmes qui concernent ces végétaux étranges qui chassent aux insectes, leur tendent des pièges, les attirent par de fallacieuses séductions, s'en emparent, les tuent et les mangent et, pour les absorber, empruntent aux animaux mêmes leurs procédés de digestion, ont été pour la plupart élucidés avec une rare sagacité par M. Darwin (1), en ce qui concerne les Droséracées et les Utriculariées, et par son illustre confrère, le D^r Hooker (2) pour les Sarracénia-cées et les Népenthacées.

Groupe téléologique. — Les plantes carnivores ou insectivores, selon la nouvelle expression, constituent un groupe physiologique et non pas un groupe taxinomique. Comme les parasites, les plantes grasses, les lianes, elles appartiennent à diverses familles et à plusieurs régions; elles paraissent s'être adaptées par la sélection naturelle aux circonstances entre lesquelles elles ont pu se mouvoir et se propager : leur structure est, comme on dit, téléologique.

La systématique. — Les mieux caractérisées forment la famille des Droséracées qui se compose de six genres : *Byblis* Salisb., *Roridula* Linn., *Drosophyllum* Link, *Drosera* Linn., *Aldrovanda* Linn. et *Dionaea* Ellis : nous les

(1) DARWIN, *Insectivorous Plants*, 1875.

(2) HOOKER, *Address to the Department of Botany and Zoology*, in Report of the 44^e meeting of the Brit. Assoc. (Belfast), 1874, p. 102. — *Belgique horticole*, 1874, pp. 262 et 362.

avons énumérés dans l'ordre de leur perfectionnement successif. On place les Droséracées parmi les Dicotylédones polypétales calyciflores, dans le voisinage des Saxifragées. Le *Dionaea*, dont on a discuté les affinités (1), établit le passage vers le *Cephalotus* Labill. rattaché aujourd'hui aux Ribésiées (2). Les Sarracéniées, où se trouvent les genres *Sarracenia* L., *Darlingtonia* Torr. et *Heliamphora* Benth., encore polypétales, sont classées parmi les Thalamiflores. Elles ont, par leur placentation pariétale et d'autres caractères, des affinités évidentes avec la série précédente. Quant aux Népenthacées, réunies toutes dans le seul genre *Nepenthes* Linn., elles sont, par la classification actuelle, rangées dans une tout autre section, près des Aristoloques, parmi les Monochlamydées. Enfin les genres *Utricularia* Linn. et *Pinguicula* Tourn. que l'on comprend, à tort ou à raison, dans la même catégorie des plantes insectivores, appartiennent à la famille des Utriculariées, rangée parmi les Gamopétales personnées. On connaît donc des plantes carnivores dans chacune des trois classes des Dicotylédones, tandis qu'on n'en cite aucune parmi les Monocotylédones.

Géographie. — Les genres précités ont une valeur et une dispersion fort inégales.

Dans la famille des Droséracées, les *Byblis* comptent trois ou quatre espèces confinées dans l'Australie septentrionale; les *Roridula*, peu importants, appartiennent à l'Afrique australe.

(1) M. B.-C. Dumortier a proposé de constituer la famille des Dionæacées : *Bull. de l'Acad. roy. de Belg.*, 1837, tome IV, p. 443.

(2) BENTHAM ET HOOKER, *Genera Plantarum*.

Le *Drosophyllum lusitanicum* Link, seul de son genre, est concentré en Portugal et au Maroc, mais les *Drosera* forment un genre puissant : on en connaît une centaine de formes spécifiques, parmi lesquelles il en est qui sont grim-pantes : elles sont répandues presque partout sur le globe. Le genre est représenté dans la flore belge par les *Drosera rotundifolia* L., *D. intermedia* Hayne et *D. anglica* Huds. Les deux autres genres de la famille sont monotypes : ce sont l'*Aldrovanda vesiculosa* L. que l'on connaît en Australie, au Bengale et en Europe, et le *Dionaea muscipula* Ellis, déjà célèbre et bien connu sous le nom d'*Attrape-mouches* (Venus Fly Trap; Fliegenfänger, Fliegenfalle). Tout est étrange dans cette plante, jusqu'à son aire de dispersion qui est resserrée dans la Caroline du Nord, aux États-Unis, entre les limites les plus étroites. Elle n'est pas confinée exclusivement aux environs de Wilmington, sur un espace de 2 à 3 lieues carrées, mais elle est rare sur les autres points du territoire de la Caroline septentrionale et dans les districts voisins de la Caroline du Sud. Elle a été signalée pour la première fois, en 1759, par Arthur Dobbs, gouverneur de l'État, dans une note insérée dans l'*Hortus Collinsonianus* (1). En 1768, Ellis en fit l'étude et la description, et, après l'avoir placée sous l'invocation de la nymphe Διωνύη, mère de Vénus, il écrivit à Linné une lettre demeurée classique. Dès la même année, 1768, la Dionée fut apportée vivante en Europe par William Young. Quelques erreurs et certains préjugés des premiers observateurs, qui furent, il faut l'avouer, accrédités par Linné, lui donnèrent une certaine notoriété; mais elle fut le sujet d'études sérieuses publiées en 1834 par le doc-

(1) *Gard. Chron.*, 1875, I, 306.

teur Curtis et en 1868, par Canby, plus récemment par MM. Hooker, Balfour, Burton Sanderson et Darwin. Elle est la plus extraordinaire entre toutes les plantes carnivores.

Le *Cephalotus follicularis* Labill., unique de son genre, se trouve exclusivement sur un territoire restreint de l'Australie occidentale, près d'Albany.

Quant aux Sarracéniacées, deux genres sont monotypes à aire restreinte : le *Darlingtonia californica* Torr. de la Sierra Nevada de Californie et un *Heliampora* qu'on a rencontré au Vénézuéla, sur le mont Roraima; mais le genre *Sarracenia* est mieux doté : on en connaît six espèces répandues sur l'Amérique du Nord.

Les *Nepenthes* sont plus nombreux, mais d'une tout autre région : on les trouve aux Indes orientales, dans les îles de la Sonde et à Madagascar.

Les *Utricularia* et les *Pinguicula*, qui ont une autre allure, se trouvent dans presque toutes les régions fraîches des deux hémisphères, même à la Nouvelle-Hollande.

Stations. — En résumé, les plantes carnivores sont réparties presque partout sur le globe. Mais si elles appartiennent à des familles diverses et si elles prospèrent sous des climats différents, on peut remarquer que les conditions locales dans lesquelles elles vivent sont uniformément les mêmes pour toutes, c'est-à-dire que leur station est presque identique. Les botanistes belges savent dans quelles localités de la Campine et de l'Ardenne on trouve les *Drosera* : c'est, en général, sur les terrains siliceux, légers, humides et tourbeux; il arrive parfois même que leurs chétives racines, fibreuses, noires, ne touchent pas au sol et croissent simplement parmi les Sphagnum. C'est dans les mêmes conditions au bord des tourbières, que

croissent les Dionées de la Caroline, les *Sarracenia* du Canada, le *Darlingtonia* de la Californie, les Népenthés de Bornéo et de Madagascar. Toutes évitent la présence du calcaire. Il en est de même des *Pinguicula* et de certains *Utricularia* (*U. montana*). Un petit nombre seulement, comme l'*Aldrovanda*, devient franchement aquatique, perd tout à fait les racines et vogue librement sur la surface de l'eau ou bien se baigne plus profondément, comme nos *Utricularia* (1).

Facies. — Les plantes carnivores ont entre elles certaines ressemblances de facies ou d'allure. Beaucoup ont une tige courte, avec leurs feuilles en rosace, comme nos *Drosera*, la Dionée, le *Darlingtonia*, les *Sarracenia*; chez quelques-unes, la tige s'étend : on connaît, au moins dans les herbiers sinon dans les cultures, des *Drosera* qui s'élèvent à une certaine hauteur. Quant aux Népenthés, ce sont des plantes frutescentes, parfois sarmenteuses et qui atteignent des dimensions assez considérables pour occuper toute une serre.

Le piège. — Leur feuillage est de formes bizarres, mais, dans son ensemble, il est d'un beau vert, souvent rehaussé de teintes rouges ou brunes. Les fleurs s'épanouissent ou fructifient de la manière la plus habituelle. En y regar-

(1) Nous venons de constater que la plupart des plantes carnivores vivent dans les mêmes conditions que les *Sphagnum* : nous pouvons faire remarquer à ce propos que ces singulières Mousses ont certaines cellules percées d'ouvertures naturelles par lesquelles on a constaté l'entrée de petits animalcules (*Rotifer vulgaris*). Ces trous et cette entrée ne sont probablement pas fortuits et il y a peut-être là une certaine analogie avec les ampoules et les amphores des plantes supérieures. Voir CH. MORREN, *De l'existence des Infusoires dans les plantes*, BULL. DE L'ACAD., t. VI, et *Études d'anat. vég.* — CH. MORREN, *Recherches sur l'inenchyme des Sphagnum*, BULL. DE L'ACAD., VIII, 1841, I, 164 et *Dodonaea*.

dant de plus près, en considérant les choses à travers le prisme de la science, le regard saisit tout ce qu'une observation superficielle avait méconnu. Laissant de côté les *Pinguicula* et les *Utricularia*, au sujet desquels nous ne sommes pas suffisamment édifié et qui constituent une catégorie spéciale, on constate chez toutes les plantes carnivores l'existence d'organes appropriés à la chasse des insectes; ces organes acquièrent plus de perfection et plus de développement d'une de ces plantes à l'autre, si on les dispose dans un certain ordre qui n'est pas l'ordre de la classification taxinomique. Pour l'apprécier, il faut partir des *Droséracées* les plus simples qui ne sont guère mieux douées que certaines *Saxifrages*, le *Saxifraga tridactylites* L., par exemple, qui est pourvu de poils glanduleux auxquels de faibles insectes peuvent se laisser engluer et en se décomposant fournir du carbonate d'ammoniaque qui est absorbé.

« Comme il n'est pas douteux, dit M. Darwin, que ce procédé soit d'un grand secours aux plantes qui croissent dans un sol pauvre, il doit tendre à être perfectionné par la sélection naturelle. Ainsi, toute plante ordinaire, pourvue de glandes visqueuses, qui accidentellement attrape des insectes, peut, sous des circonstances favorables, être changée en une espèce capable de vraie digestion. »

Nous sommes disposé à le croire, mais, laissant de côté la théorie, quelque séduisante qu'elle paraisse, nous nous bornerons à considérer chez les plantes insectivores successivement la chasse, la digestion et le mouvement.

Perfectionnement du piège. — Le piège se perfectionne des plus simples aux plus élevées.

Chez le *Drosophyllum*, ce sont des tentacules qui se ter-

minent par une glande et déjà parcourus par un faisceau de trachées. Chez les *Drosera*, les tentacules sont irritables et motiles (1) : ils se courbent sur l'insecte qu'ils maintiennent contre la feuille dont les deux bords peuvent se relever un peu. Les *Aldrovanda* ont au sommet des feuilles, avec quelques tentacules, une petite trappe hérissée, à deux lobes susceptibles de se rapprocher par un mouvement localisé à la base et ainsi de se fermer momentanément.

La Dionée dispose de l'appareil le plus perfectionné : on ne saurait mieux le comparer qu'à cette sorte de piège à prendre les petits animaux et que nous appelons un cep (2) en Belgique. Il consiste en deux lobes ou valves qui se joignent à peu près suivant un angle droit et qui ont la forme d'un hémicycle surbaissé; la nervure médiane est proéminente à la face inférieure, les lobes sont bordés de longs cils, raides et aigus : tout l'appareil peut atteindre environ trois centimètres de largeur et quand la santé est florissante, il est d'une belle teinte rouge à la face supérieure (3). On peut remarquer que cette trappe est séparée de la feuille proprement dite par un support épais, long de quelques millimètres. Il peut se fermer vivement et se transformer en une sorte de vésicule bordée de deux rangées de cils entre-croisés.

Dans le *Cephalothus* et dans les *Népenthes*, les *Sarracenia* et le *Darlingtonia*, le piège auquel les insectes se font prendre en foule agit comme un trébuchet; il a la forme

(1) ÉD. MORREN, *Note sur les procédés insecticides du Drosera rotundifolia*, 1875.

(2) Le mot n'est pas dans le Dictionnaire de l'Académie française.

(3) Ch. Morren a donné, en 1834, quelques éclaircissements sur sa structure et sa morphologie. — *Hort. belge*, 1834, p. 71.

d'une urne ou amphore plus ou moins ouverte au sommet, dressée ou suspendue à l'extrémité de chaque feuille, parfois développée en lieu et place des feuilles elles-mêmes. Dans les plus beaux Népenthés, cette amphore peut atteindre un pied et demi de longueur et engloutir un oiseau ou un petit mammifère.

Homologie. — Le perfectionnement des organes de préhension et de digestion, d'ailleurs confondus, est frappant : la question de l'homologie est peut-être discutable. Dans les Drosera, la feuille ouverte avec ses dépendances en forme de tentacules reployés et ses bords un peu relevés, fonctionne momentanément comme un estomac. Dans la Dionée, au lieu de nombreux tentacules, on voit un seul et vaste lobe qui s'ouvre pour saisir le gibier et se ferme pour le digérer. Dans les Népenthés, enfin, l'organe a vraiment la forme d'un sac stomacal muni d'un seul orifice (1).

Gibier. — Le gibier de nos plantes consiste en petits animaux : les Drosera s'emparent de Diptères et d'autres petits volatiles ; ils chassent la plume, tandis que la Dionée saisit plus facilement de petites bêtes qui marchent, on pourrait dire le fauve. On a trouvé dans ses feuilles fermées à l'état d'estomac, des Élatères, des Chrysomèles, des Charençons, des Araignées, des Scolopendres et des

(1) Les feuilles de Drosera peuvent émettre des bourgeons (Éd. Morren, *l. c.*) ; il en est de même des feuilles de Dionée. M. Mildebrandt, de Cologne, a constaté que ces feuilles étant bouturées s'enracinent et donnent des bourgeons adventifs : il a omis, malheureusement, de signaler la place même à laquelle se forment ces bourgeons. *Wochenschr.*, 1861, p. 192, trad. dans le *Journ. de la Soc. d'hort. de Paris*, 1862, VIII, 378.

Fourmis. Dans nos serres, on lui a vu prendre des Limaces. Si l'on ouvre les larges urnes des *Darlingtonia*, on y trouve de gros Papillons de nuit. Selon le D^r Hooker, les jeunes urnes de *Népenthés* atteignent le gibier aérien et s'en emparent, tandis que les urnes plus anciennes dressent leurs embûches au gibier terrestre. Dans les nasses des *Utriculaires* aquatiques, on trouve de petits Crustacés.

Attraction. — Ces pauvres victimes de la rapacité végétale sont attirées dans le piège où elles doivent périr au moyen d'artifices ingénieux et presque irrésistibles. Nous avons constaté que le *Pinguicula* répand une odeur qui doit être analogue à celle des Champignons et qu'il attire ainsi sur ses feuilles humides et gluantes de petites mouches (*Exechia fungorum* de Geer) qui habitent ordinairement les Agarics (1). Nos *Drosera* indigènes ont leur rosace foliaire étalée sur le sol, d'un beau rouge, rehaussée de mille petites perles qui étincellent au soleil et qui sont dressées dans toutes les directions, comme les tentacules de Bryozoaires.

Le *Drosera binata* Labill., qui est introduit d'Australie dans les serres d'Europe, a ses grandes feuilles linéaires, dichotomes, étalées au sommet de longs pétioles dressés, qui se disposent en grand nombre comme un vaste filet dans lequel les mouches doivent se faire prendre comme dans une toile d'araignée (2). La Dionée ne sécrète pas du miel comme Ellis l'avait cru et comme Linné l'a rapporté

(1) ÉD. MORREN, *Observations sur les procédés insecticides des Pinguicula*

(2) ÉD. MORREN, *Note sur les procédés insecticides du Drosera binata.*

d'après lui : ses trappes sont sèches quand elles ne sont pas occupées à digérer; elles répandent sans doute une odeur qui attire les insectes, mais en tous cas, elles sont parsemées sur toute leur surface rosée de petites glandes à huit divisions qui sont au nombre des plus belles choses de la nature par leur gracieuse symétrie, la régularité de leur structure et leur charmante coloration. Si la beauté des formes et l'éclat des couleurs, dit M. le D^r Balfour, peuvent être appréciés par les mouches, la Dionée a bien assez d'attraits sans recourir au miel.

Quant aux Sarracéniacées et aux Népenthacées, elles emploient ce moyen, le même que les fleurs qui veulent être câlinées par les abeilles; elles enduisent de miel le bord de la coupe fatale. Nous ne sommes donc pas seuls en ce monde à savoir qu'on attrape les mouches avec du miel !

La prise du gibier. — L'insecte qui se laisse attirer par ces séduisants appâts ou par ses appétits sensuels, est voué à une mort terrible. Dans presque tous les cas, son existence va se terminer dans une lente et horrible agonie. Lorsqu'un *Drosera* a saisi sa proie, on voit la sécrétion gluante augmenter, les tentacules voisins venir à la rescousse et tous ensemble se ployer vers la victime qui s'épuise en vains efforts à vouloir se dépêtrer; poussée contre la feuille sur d'autres glandes pédicellées, la pauvre bête périt sous ces débordements de bave corrosive.

La Dionée agit avec plus de cruauté et plus d'intelligence. Aussitôt qu'un insecte excite une de ses trappes, les deux valves déjà peu écartées (angle de 90°) se rapprochent vivement en même temps que les cils s'abaissent et s'entre-croisent d'une bordure à l'autre; voilà donc la bes-

tiolle prise comme dans un étau, à moins que la proie ne soit ou trop faible ou trop forte, et c'est ici que se manifeste l'intelligence qui a présidé à la structure de la plante. Si la proie est chétive, elle passera entre les barreaux du grillage de sa prison. Si elle est forte, elle écarte ses entraves. Mais si le gibier est de bonne prise, si c'est une mouche rondelette, elle sera impitoyablement sacrifiée : l'étau qui la presse, concave d'abord, se redresse et s'applique étroitement contre elle ; il n'est pas exact, comme on l'a cru, que ses mouvements surexcitent l'irritation de la feuille ; mais bientôt toutes les glandes de la surface entrent en activité et commencent à sécréter un suc qui se déverse sur l'insecte, l'imprègne de son humeur aigre, si bien, *horresco referens!* que la plante absorbe peut-être sa victime encore vivante, sans plus de ménagements que nous n'en prenons nous-mêmes à l'égard d'un radis.

Les pièges des *Sarracenia* et des *Nepenthes* agissent comme des trébuchets : le bord de l'urne, près duquel se trouve le sucre, est lisse ; les insectes glissent sans pouvoir ni se retenir, ni s'échapper, et ils tombent, en général, dans un liquide corrosif qui occupe tout le fond de l'appareil.

Anatomie. — Ces singuliers et puissants organes des *Drosera*, des *Dionaea* et des *Nepenthes*, déjà si remarquables par leur morphologie et leur mode d'activité, dont nous avons seulement esquissé les traits généraux, ne sont pas moins intéressants au point de vue de leur structure anatomique. Sans entrer dans aucun détail, nous devons signaler les glandes et les papilles qui couvrent leur surface, les vastes stomates de leur épiderme et les nombreuses trachées qui parcourent le parenchyme. Les

glandes jouent incontestablement le rôle principal dans la sécrétion des divers principes qui servent à attirer, à saisir et à digérer les insectes. La question est de savoir si ces principes sont excrétés en même temps, ou si, comme il semble probable, la glu, l'acide et le ferment ne proviennent pas plutôt de glandes différentes. La question est aussi de savoir par quels organes se fait l'absorption des produits de la digestion, si elle se fait par les glandes mêmes qui ont sécrété, ou si elle n'a pas lieu plutôt par les stomates ou par des papilles singulières, peut-être ouvertes au sommet, qui sont entremêlées avec eux (1). Le rôle des trachées n'est pas moins douteux : l'opinion la plus plausible est qu'elles servent à porter aux glandes l'eau nécessaire à leur activité.

Théorie générale de la digestion. — On sait que la digestion consiste essentiellement dans la transformation, déterminée par un ferment soluble agissant en présence d'un acide, des matières albuminoïdes insolubles et colloïdes, en principes solubles et diffusibles. La digestion animale est d'ailleurs imparfaitement connue; on peut supposer qu'elle consiste en hydratation et dédoublement des substances digérées : le résultat consiste en matières dont la constitution se rapproche des cristalloïdes et par conséquent susceptibles d'être absorbées : ils constituent les peptones.

La théorie de la digestion chez les plantes carnivores n'est pas aussi récente qu'on pourrait le croire. Déjà, en 1829, Burnett soutint que l'urne des *Sarracenia* exerce

(1) ÉD. MORREN, *Drosera*, p. 5.

sur les insectes qu'elle a capturés une action digestive analogue à celle de l'estomac des animaux (1). Le docteur Curtis publia, en 1834, le résultat de ses persévérantes recherches sur la Dionée. Son Mémoire est encore le meilleur qui ait été fait sur cette plante. Il constata que l'insecte n'est ni écrasé, ni asphyxié, et il reconnut que la sécrétion qui suit la capture est analogue à la salive ou au suc gastrique; il en conclut que l'insecte saisi par la plante devait servir à l'alimenter. Un autre botaniste américain, M. Canby (2) mit définitivement hors de doute, en 1868, la théorie de la digestion : il prouva que le suc digestif est toujours sécrété en temps convenable, quand la feuille est saine et quand la proie convient à la plante : que la feuille peut digérer la viande crue qu'on lui offre; enfin que chaque feuille peut opérer deux ou trois digestions pendant sa vie, avec un intervalle de satiété et qu'elle meurt ordinairement pendant ou après sa troisième digestion.

Plus récemment enfin, en 1874, le docteur Hooker, de Kew, a publié ses observations sur les plantes à urnes (3). Le docteur Balfour, d'Édimbourg, a fait connaître, cette année même, ses expériences sur la Dionée (4) et Darwin a enrichi la science de son mémorable ouvrage, *Insectivorous Plants*, qui est un chef-d'œuvre d'analyse et de sagacité. Il y a peu de jours, le 29 octobre 1875, le *Botanische Zeitung* publiait le résultat des expériences de Max Reess et de H. Will, favorables à la théorie de la digestion végétale.

(1) HOOKER (*Belg. hort.*, 1874, p. 363).

(2) *Gardener's Monthly Journal*. Philadelphie, 1868, X.

(3) *Voy. la Belgiq. hort.*, 1874, pp. 262 et 362.

(4) *Gardener's Chronicle*, 1875, II, 8, 67.

La digestion végétale est réellement semblable à celle que déterminent le suc gastrique et le suc pancréatique : elle intéresse les matières albuminoïdes, l'albumine fraîche ou coagulée, la fibrine, la chair crue ou la viande rôtie et les cartilages; elle consiste dans une liquéfaction de ces aliments. De petits cubes d'albumine coagulée, larges de 2 millimètres, ou de petites tranches de cette matière, longues de 4 ou 5 millimètres sur 1 millimètre d'épaisseur, déposées sur les feuilles de *Drosera*, deviennent transparentes, leurs angles s'émousent et ils finissent par être liquéfiés.

Nous avons constaté sur le *Drosera binata* que, dans ces conditions, la fermentation putride n'intervient pas. Max Reess et H. Will ont constaté la liquéfaction et l'absorption de la fibrine. Pendant ses nombreuses expériences sur le *Dionaea muscipula*, M. Balfour a toujours vu que la digestion, lente d'ailleurs, de la chair crue se fait sans qu'il y ait trace de décomposition ou de mauvaise odeur : la viande perd bientôt sa couleur rouge et elle passe petit à petit à l'état de pulpe inodore.

Tandis que la chair déposée sur le *Sphagnum* pourrissait en deux jours, elle demeurait indemne dans la feuille de Dionée occupée à digérer. M. Lindsay, ayant gorgé des feuilles, au risque de leur donner une indigestion, a constaté que la viande renfermée entre les valves de la feuille conserve sa fraîcheur, tout en macérant, tandis que les lambeaux de chair qui dépassaient la capacité de ce petit estomac ne tardaient pas à se putréfier.

Enfin la chair putréfiée mise en contact avec le suc de ces feuilles perd sa mauvaise odeur. M. Hooker a constaté que le suc des *Nepenthes* agit comme antiseptique sur les substances animales qui s'y trouvent plongées.

On doit considérer le fluide sécrété par les glandes des *Drosera* et des *Dionaea* comme un véritable suc digestif, non-seulement parce qu'il en produit les effets, mais encore parce qu'il semble en avoir la composition. On sait, en effet, que le suc de l'estomac opère la digestion des matières albuminoïdes par l'action d'un ferment soluble, la pepsine, agissant en présence d'un acide, l'acide chlorhydrique; cette pepsine est elle-même une matière azotée; elle est sécrétée par l'estomac. Ce qu'on appelle la digestion stomacale est en réalité une sorte de fermentation qui convertit l'albumine en substances liquides et diffusibles.

Or, on a, sinon la preuve, au moins des indices de la présence de ce corps ou de son équivalent dans le liquide que les plantes carnivores excrètent pendant la période d'activité : c'est en cela que réside la valeur des récentes découvertes qui ont autorisé l'assimilation scientifique des digestions animale et végétale.

L'acide. — Le suc des *Drosera* et celui des *Dionaea* sont acides : ils rougissent le papier de tournesol, au moins quand la sécrétion est abondante et l'organe en activité. Le Dr Frankland, consulté par M. Darwin, pense que cette acidité provient de l'acide propionique, peut-être de l'acide valérianique, au moins d'un acide gras de la série acétique. Cette opinion a été corroborée par les analyses de M. H. Will, exécutée dans le laboratoire de M. von Gorup; elles ont porté sur le suc obtenu par la macération dans l'eau de plusieurs milliers de *Drosera* préalablement excités au moyen de la poussière de verre. L'extrait aqueux renfermait de l'acide formique, dont M. Frankland avait au contraire signalé l'absence, et, à en juger par l'odeur, des acides propionique et butyrique. L'acide formique exis-

tait en proportion notable dans ce liquide, mais M. Will émet l'avis qu'il pourrait bien venir du parenchyme de la feuille et non du fluide sécrété par les glandes, lequel aurait seul fourni les acides déjà signalés par Frankland. Cette opinion est vraisemblable; on sait combien l'acide formique est répandu dans les tissus végétaux et on le rencontre même parmi les matières qui peuvent se trouver dans notre estomac. Le même acide formique a été signalé en proportion notable dans le suc digestif de la Dionée, par le professeur Dewar (1), en même temps que des chlorures. Dans cette plante, la sécrétion, parfois si abondante qu'elle découle le long du pétiole, est de nature gluante et se conserve longtemps sans se décomposer. On a donc des indices concordants à l'égard d'un acide gras volatil, mais jusqu'ici l'acide formique a seul été positivement constaté dans le suc du *Drosera* et de la Dionée. Il constitue à l'état concentré le venin ordinaire des fourmis, des poils des Orties et de ceux de la Chenille processionnaire. On sait, en outre, que le fluide corrosif des Carabes consiste en acide butyrique.

Ferment. — On n'a encore que des preuves indirectes de la présence de la pepsine. D'après le professeur Frankland, le suc des glandes de *Drosera*, acidulé par l'acide sulfurique, répand l'odeur caractéristique de la pepsine (Darwin, *l. c.*, p. 88). Ce ferment existe sans doute en quantité extrêmement faible.

C'est un des caractères des ferments solubles de manifester leur puissante influence sous les proportions les plus minimales. Darwin étend aux *Drosera* la théorie de

(1) BALFOUR, *l. c.*

Schiff (1) sur la digestion d'après laquelle les glandes de l'estomac sécrètent un acide quand elles sont excitées par une irritation mécanique, tandis qu'elles donnent la pepsine seulement après avoir absorbé certaines substances solubles, azotées, qu'il désigne sous le nom de peptogènes (Darwin, 129.) La transformation des matières azotées en substances solubles et diffusibles est un phénomène fréquent dans l'économie végétale, comme la transformation de la fécule sous l'influence de la diastase en dextrine et en glucose. Mais le ferment n'était pas connu.

MM. Gorup-Besanez et H. Will (2) ont extrait récemment (1874) des graines de *Vicia*, au moyen de la glycérine, un principe capable de dissoudre les substances albuminoïdes, telles que la fibrine, et de les convertir en véritables peptones. Ce ferment intervient sans doute pendant la germination et dans la mise en œuvre de tous les dépôts nutritifs. Plus récemment encore, MM. Max Reess et H. Will (3), appliquant au *Drosera* le même procédé d'extraction au moyen de la glycérine (4), ont obtenu un extrait glycériné qui, étendu de quelques gouttes d'acide chlorydrique dilué, opère la digestion artificielle de la fibrine. Cette expérience, répétée une douzaine de fois avec des résultats toujours affirmatifs, est très-favorable à la nouvelle théorie. Cependant pour ne pas devancer étourdiment la marche lente et grave de la science, il importe de reconnaître que cette théorie manque encore de deux bases nécessaires, la déter-

(1) *Physiol. de la digestion*, 1867, II, p. 188, 245 (d'après Darwin).

(2) *Berichte der Deutschen Chem. Gesellschaft*. Berlin, 1874, p. 1478.

(3) *Bot. Zeitung*, 29 octobre 1875.

(4) Par le procédé de Hüffner, *Journal für prakt. Chemie, Neue Folge*, V, 377.

mination positive de l'acide et du ferment qui interviennent dans la digestion végétale (1).

On savait que la pepsine n'existe pas seulement dans le suc gastrique. Brücke a reconnu sa présence dans le sang et dans les muscles. Bretonneau avait déjà annoncé que la viande introduite dans une plaie sous-cutanée pouvait s'y digérer comme dans l'estomac (2). Mais on ne soupçonnait pas sa présence chez les végétaux où elle paraît répandue dans l'organisme, comme la diastase, et on s'attendait encore moins à rencontrer ce ferment dans une matière sécrétée par les végétaux en quelque sorte à la sollicitation des matières animales.

Surexcitation gastrique. — En effet, la sécrétion d'un acide par les plantes insectivores est plus ou moins consécutive du contact d'un insecte, et la sécrétion de la pepsine semble provoquée par le contact d'une matière azotée. Les pièges de la Dionée sont parfaitement secs quand ils sont ouverts et disposés pour la chasse; si la fermeture est provoquée par un simple attouchement momentané ou par une substance inerte, une paille, un morceau de calcaire, ce piège ne sera pas changé et ils se rouvrira le plus vite possible; une matière azotée sèche ne produira pas plus d'effet; mais vienne un morceau de chair fraîche ou vivante et alors l'occlusion se maintiendra, deviendra plus étroite et bientôt, c'est-à-dire en quelques heures, la face en contact avec cet excitant émettra une sécrétion de plus

(1) M. Lawson Tait (*Nature*, 29 juill. 1875, pp. 251-252) annonce avoir séparé de la sécrétion du *Drosera binata* et des Népentes une substance qui ressemble beaucoup à la pepsine et qu'il propose de nommer *Drosérine*.

(2) P. SCHÜTZENBERGER, *Les fermentations*, 1875, p. 253.

en plus abondante, qui commence par les glandes directement excitées, mais qui ne tarde pas à se propager à toutes celles qui se trouvent successivement atteintes. La surexcitation est évidente et parfois si prononcée, que la salive coule le long de la feuille ou s'épanche entre les bords de l'appareil.

Le *Drosera rotundifolia* a les tentacules, pendant l'attitude du combat, terminés par une gouttelette imprégnée de glu. Cette substance n'a pas encore occupé les chimistes : elle semble indépendante de l'acide et du ferment. La gouttelette est presque toujours assez acide pour rougir le papier de tournesol : cependant quand les glandes sont surexcitées par des attouchements répétés ou par les agitations d'un insecte englué, l'acidité devient plus prononcée.

Le même phénomène se manifeste chez les Népenthés. M. Hooker a constaté que la présence d'une matière inorganique dans l'urne de ces plantes ne produit pas d'effet appréciable, tandis qu'il a remarqué un afflux considérable de liquide dans les urnes où il avait introduit quelque matière animale. Il a constaté de plus que le suc des Népenthés isolé de l'urne ne produit les phénomènes de la digestion artificielle que d'une manière lente et incomplète, tandis qu'à l'intérieur de l'urne la digestion se fait plus rapidement et plus complètement sans doute par l'influence peptogène des substances en présence.

Nous avons constaté sur le *Drosera binata* que les matières azotées provoquent l'inflexion des tentacules et augmentent la sécrétion, tandis que de petits fragments inertes de papier ou de cire tarissent la sécrétion des glandes et font courber les tentacules en arrière : les matières nutritives sont donc portées sur le tissu des feuilles et

les substances inutiles sont réellement rejetées en dehors.

M. Balfour, après ses belles et nombreuses expériences sur la Dionée, ne doute pas que l'abondance de la sécrétion ne soit en rapport avec la qualité du festin; une vieille mouche sèche et vide laisse la plante impassible, tandis que pour une grosse araignée, pour un papillon dodu ou pour un bon morceau de chair fraîche, la sécrétion déborde comme la salive chez un gourmet qui tient un succulent morceau entre les dents : on peut dire de l'un comme de l'autre que l'eau leur vient à la bouche.

Indigestion. — Le même savant rapporte que certaines matières sont de digestion fort difficile, le fromage, par exemple. M. Canby avait perdu une de ses Dionées, en la soumettant au régime forcé du fromage. Le docteur Balfour voulut vérifier l'expérience; le 8 juillet 1874, il administra une certaine dose de *chester* à l'une de ses plantes; le 9, il a cru voir des nausées et des envies de vomir; pourtant tout semblait bien marcher, quand le 21, des troubles d'apparence bilieuse se produisirent; la feuille devint jaune, puis noire et mourut d'une véritable indigestion.

Il arrive aussi que les Dionées se repaissent avec glotonnerie et, comme nous, elles pâtissent de se surcharger l'estomac. Le 5 juillet, on donna à quelques feuilles autant de viande qu'elles en voulurent prendre, le lendemain, elles en étaient gorgées : quelques-unes furent soumises à un traitement énergique; on leur enleva avec les doigts tout ce qu'elles n'avaient pu enfermer; elles furent sauvées. D'autres, abandonnées à leur triste sort, manifestèrent, dès le 13 juillet, des signes évidents de maladie.

Les substances indigestes sont en général l'huile, la graisse, l'urée, etc. Nous cultivions *con amore* une belle

touffe de *Drosera binata*, fraîche et de bon appétit jusqu'à ce que, dans une malencontreuse expérience, nous lui offrîmes la moitié d'une pilule de pepsine pharmaceutique : nous ne savons ce que renfermait cette pilule (1), mais deux ou trois jours après, pour cette raison ou pour une autre, notre plante fut visiblement indisposée ; depuis lors toutes ses glandes se sont taries et toutes les feuilles se sont successivement flétries.

Durée de la digestion. — La durée des digestions varie avec les plantes, la nature des aliments et diverses circonstances.

Le *Drosera binata* hydrate et rend transparent en huit ou dix heures le blanc d'œuf qu'on lui a servi. Le *Drosera rotundifolia* nous a paru moins actif : d'après MM. Rees et Will, il dissout en quelques heures les flocons de fibrine. Selon Hooker, il faut le même temps aux Népenthés pour commencer à entamer les bords des fragments cubiques d'albumine immergés dans leurs urnes ou pour produire un commencement de gélatinisation dans les cartilages.

La Dionée a la digestion paresseuse ; comme les serpents, chacun de ses repas se prolonge de 8 à 20 ou 30 jours. M. Balfour a compté 24 jours pour l'ingestion d'une grosse mouche bleue : pendant ce temps et quelques jours après, la feuille est dans un état de torpeur qui ressemble à une sieste.

Nombre des digestions. — Le nombre des digestions qu'une feuille est capable d'exercer est en raison inverse

(1) Nous nous sommes rappelé depuis que ces pilules de pepsine renfermaient chacune cinq milligrammes d'extrait de noix vomique.

du temps qu'elle emploie. Les tentacules courbés de *Drosera* se redressent après quelques jours et semblent prêts à recommencer. M. Canby a constaté au contraire dès 1868, que chaque feuille de *Dionæa* ne peut accomplir qu'une ou deux digestions et qu'elle meurt fatalement si elle risque une troisième opération. On peut remarquer incidemment que tous ces phénomènes se passent à la température ordinaire de l'été.

Absorption. — On ne connaît rien encore des procédés chimiques de la digestion végétale : on connaît seulement le fait de la liquéfaction des matières azotées ; on suppose, avec toute apparence de raison, que les produits de la digestion, c'est-à-dire les peptones, sont absorbés par l'organisme. M. Darwin a constaté que l'absorption des matières azotées est accompagnée d'une agglomération particulière du protoplasme à l'intérieur des cellules : le même phénomène est provoqué par le carbonate d'ammoniaque. M. Hooker a constaté l'absorption chez les Népentes et M. Balfour chez la Dionée ; ainsi, par exemple, ayant donné à l'une de ses pensionnaires, le 1^{er} juillet, un petit morceau de viande, le 18 il était faiblement entamé, mais le 23, il était réduit en bouillie ; le 24, presque tout était absorbé et le 25, il ne restait plus que de minces petites plaques non suffisamment transformées. Cette observation montre que la liquéfaction des matières animales marche rapidement pendant la dernière période de la digestion. Plus récemment MM. Max Rees et H. Will se sont assurés que le *Drosera* absorbe la fibrine dissoute par la digestion. M. Clarck (1) a institué une expérience sinon concluante,

(1) *Journal of Botany*, septembre 1875.

au moins ingénieuse : il a offert à ses *Drosera* des mouches sautées au citrate de lithium et quelques jours plus tard, l'analyse spectrale a fait voir ce métal dans tous les organes de la plante, jusque dans les organes floraux.

Organes de l'absorption. — Quant aux organes histologiques au moyen desquels se fait l'absorption, on n'est pas généralement d'accord, si ce n'est, sans doute, pour dénier cette aptitude aux surfaces couvertes d'une cuticule plus ou moins épaisse.

M. Darwin est d'avis que cette fonction est remplie par les organes mêmes de la sécrétion, tandis qu'il nous semble que ce rôle est dévolu aux vastes stomates ou de préférence aux singulières papilles stomatiques que nous avons constatées chez le *Drosera* et qui nous ont paru être perforées au sommet.

Décomposition. — Si la liquéfaction de l'albumine est incontestable, comme nous l'avons reconnu sur le *Drosera bitana* Labill., il n'est pas moins vrai que des phénomènes de décomposition naturelle, par les bactéries, les monades, les ferments et les mucédinées peuvent se produire dans les insectes capturés. Nous avons rencontré ces facteurs de la fermentation putride sur les *Pinguicula longifolia* et *alpina* (1). Nous avons rencontré une autre fois des moisissures autour d'une mouche qui avait été déposée sur une feuille de *Drosera*, mais elle était de forte taille et réellement hors de proportion avec les capacités digestives de la feuille. Nous avons vu encore au fond des urnes des *Sarracenia* un véritable charnier d'insectes en putréfaction;

(1) ÉD. MORREN, *Observations sur les procédés insecticides des Pinguicula.*

mais tous ces phénomènes, parfaitement naturels, n'ôtent point leur valeur aux observations positives qui établissent avec non moins de certitude une véritable fermentation indirecte au moyen d'un ferment soluble.

Commensaux. — Il reste toujours quelques débris du festin, tout n'est pas liquéfié. Les plantes carnivores partagent avec des commensaux. Le D^r Hooker rapporte, d'après les observateurs américains, qu'il y a des insectes « trop adroits pour s'aventurer dans le piège des *Sarracenia*, qui laissent tomber leurs œufs dans l'ouverture de l'urne, afin que leur progéniture profite de la nourriture qui s'y trouve accumulée. »

Il explique aussi la présence dans ces urnes de larves et de nymphes. Plus récemment M. Riley (1) a signalé à l'Association américaine pour l'avancement des sciences un lépidoptère, le *Xanthoptera semicrocea* G., qui vient impunément déposer ses œufs sur les pièges du *Sarracenia variolaris* que sa chenille dévore. La larve d'un diptère, le *Sarcophaga sarraceniae* Ril, vit à l'intérieur même de l'urne, dans le liquide meurtrier pour tant d'autres insectes; elle y acquiert tout son développement et elle ne l'abandonne que pour aller se transformer sous terre en insecte parfait. Barton rapporte enfin que divers oiseaux insectivores fendent les urnes au moyen de leur bec pour en dévorer le contenu.

Utilité. — Il reste d'ailleurs à établir expérimentalement que la liquéfaction des matières azotées et leur

(1) *Transactions of the Academy of sciences of Saint-Louis*, vol. III, n^o 2, Saint-Louis, 1875. — *Bull. de la Soc. entomol. de France*, 1875, 13 janvier, p. XIII.

absorption contribuent réellement à l'alimentation de ces végétaux. Jusqu'ici on manque d'un fait péremptoire à opposer à ceux qui pensent que les animaux capturés servent à nourrir la plante indirectement par les produits de leur décomposition absorbés par les feuilles ou par les racines (1) et à ceux qui prétendent que tant d'artifice a seulement pour but de débarrasser la plante des insectes qui la gênent.

Culture. — On sait depuis longtemps que la culture des plantes carnivores est extrêmement difficile : la cause en est peut-être à leur antipathie pour le calcaire, mais les jardiniers habiles parviennent cependant à les élever et à les propager, sans qu'aucun d'eux, quoi qu'on en ait dit, ait jamais conseillé de leur donner de la viande ou du blanc d'œuf; les insectes, au contraire, sont éloignés de ces plantes, dans les serres où nous les tenons enfermées.

M. Tait (2) a fait quelques essais de culture de *Drosera* en les alimentant avec diverses substances azotées organiques ou minérales, par l'intermédiaire des feuilles ou des racines et elles ne paraissent pas avoir donné des résultats concluants en faveur de la théorie. Jusqu'ici, à notre connaissance, nul n'a établi l'utilité et encore moins la nécessité d'une alimentation animale pour les végétaux insecticides. Les faits que nous avons constatés chez les *Pinguicula* nous ont convaincu que pour ces plantes, du moins, les insectes capturés sont d'un très-faible secours économique (3). On

(1) C'est la théorie de Ch. Morren, développée, en 1852, dans *la Belgique horticole*, 1852, tome II, p. 227.

(2) *Nature*, 29 juillet 1875, p. 251.

(3) ÉD. MORREN, *l. c.*

s'est prévalu de l'affaiblissement du système radical dans les Droceracées, mais il n'est pas si insignifiant qu'on l'a prétendu : la racine est très-notable dans le *Drosera binata* et elle est normale dans le *Drosera rotundifolia*. Nous avons cité des plantes nullement carnivores qui n'ont point de racines du tout. D'ailleurs, comme nous l'avons établi au commencement, il ne s'agit pas d'une nutrition générale destinée à fournir tous les matériaux nécessaires à l'organisme, mais seulement d'une source jusqu'ici inconnue et assez insolite de l'azote organique. En admettant même comme définitivement établi et démontré que nos plantes se procurent l'azote de leur albumine par une véritable digestion, il reste non moins établi qu'elles puisent dans le sol les matières minérales et qu'elles absorbent dans l'atmosphère l'acide carbonique qui doit être soumis à l'élaboration chlorophyllienne et fournir le carbone des composés ternaires.

Dans l'état actuel de la théorie, on peut seulement admettre que le pouvoir insecticide fournit aux végétaux qui en sont pourvus un surcroît de matières azotées : on peut même s'étonner des faibles dimensions de nos *Drosera* et de la Dionée relativement à la masse nutritive que leurs victimes devraient leur apporter (1).

(1) *Note ajoutée pendant l'impression.* — Notre honorable collègue M. Catalan a bien voulu nous communiquer la note suivante qui présente un véritable intérêt historique et bibliographique. Il a extrait des *OEuvres de Diderot* (1875, t. IX, p. 257) le passage suivant : « Plante de la Caroline appelée *Muscipula Dionaea*, a ses feuilles étendues à terre, par paires et à charnières; ces feuilles sont couvertes de papilles. Si une feuille se pose sur la feuille, cette feuille est sa compagne, se ferme comme l'huître, sent et garde sa proie, la suce et ne la rejette que quand elle est épuisée de sucs. Voilà une plante presque carnivore. »

« Je ne ne doute point, continue Diderot, que la *Muscipula* ne donnât

DEUXIÈME PARTIE.

LA MOTILITÉ.

Classification ; mouvements physiques, organiques, excités, provoqués, instinctifs. — Mécanisme. — Irritation : localisation, spécialisation. — Siège du mouvement, rapidité ; indépendance. — Théorie des mouvements provoqués : agrégation du protoplasme ; contraction des cellules : Déshydratation. — Propagation, transmission, communication. — Organes de la transmission. — Vitesse de transmission. — Énervation. — Anesthésie. — Chlorhydrate de morphine. — Curare. — Action de l'électricité ; thermo-électricité ; courant électrique. — Conséquences. — Mouvements instinctifs : Zoospores ; Lianes. — Conclusion.

Jusqu'ici nous avons considéré dans les plantes insecticides les phénomènes de la nutrition : ils ne sont pas les seuls qui les rapprochent des animaux. Quelques-unes d'entre elles manifestent des actes de mouvement, d'irritabilité et de sensibilité qui sont d'un ordre plus élevé dans la série des phénomènes biologiques. Ce sont les Droséracées et jusqu'à un certain point les Népenthés. A ce point de vue nouveau l'horizon s'élargit : le règne végétal offre un grand nombre de manifestations évidentes d'une activité que l'on croyait propre aux animaux.

Classification. — Pendant trop longtemps on a confondu dans un déplorable désordre tous les phénomènes

à l'analyse de l'alcali volatil, produit caractéristique du règne animal. »

Le manuscrit de Diderot date, paraît-il, de 1762. L'éditeur, M. Assézat, ajoute en note : « La Dionée attrape-mouches est encore de temps à autre l'objet d'expériences de la part de nos savants. A-t-on fait celle qu'indique Diderot ? »

Cette expérience n'aurait pas la portée que lui attribuait Diderot, mais elle était fort judicieuse pour l'époque où elle a été proposée.

de motilité, toutes les manifestations dynamiques que produisent les plantes. Il y a lieu cependant de les classer d'après leur siège, ou suivant leur but et surtout de distinguer les divers facteurs de ces mouvements.

Mouvements physiques. — Il y a des *mouvements purement physiques* qui dépendent de quelque disposition mécanique propre aux organes ou aux tissus; tels sont les étamines des *Kalmia* ou les capsules du sablier des Antilles, certains déplacements qui dépendent de l'hygroscopicité dans le *Funaria hygrometrica*, la Rose de Jéricho, les *Helychrysum*, etc., et maints phénomènes de dissémination du pollen ou des graines.

Mouvements organiques. — Il y a ensuite des *mouvements organiques* inhérents aux êtres vivants dont l'activité consiste essentiellement, comme nous l'avons fait voir (1), à transformer la chaleur des combustibles organiques en phénomènes de mouvement. Ici se présentent l'accroissement, la rotation du protoplasme, la circulation de la sève, la migration des principes alimentaires, tous les transports matériels qui se rattachent à la tension des tissus, à la turgescence des cellules considérée en elle-même, dans ses variations, dans ses relations et dans ses effets. Sans nous y arrêter, nous rapporterons seulement une expérience de Clark sur la force expansive de la Courge, qui, en se développant sous un manomètre, souleva successivement des poids de 60, 500, 1,400 et jusque 5,000 livres (2). On y rattache l'émanation aqueuse, l'anthèse des fleurs, etc.

(1) ÉD. MORREN, *Énergie de la végétation*.

(2) *Gardener's Chronicle*, 1875, 12 juin, p. 747.

Mouvements excités. — Vient ensuite une troisième catégorie de mouvements qui touchent de près aux précédents, mais qui, sans être aussi inhérents à l'organisme sont toutefois inévitables : ce sont les *mouvements excités* par un agent cosmique, parmi lesquels viennent se ranger les phénomènes d'héliotropisme et de géotropisme des tiges, des racines et des feuilles; certains mouvements périodiques qui semblent commandés par les variations de la lumière ou de la chaleur, comme le sommeil des plantes.

On connaît d'ailleurs chez les végétaux supérieurs de véritables mouvements involontaires, spontanés et périodiques qui dépendent d'une cause interne, comme les pleurs ou les pulsations de certaines Aroïdées, l'agitation de l'*Hedysarum gyrans* et du *Megaclinium falcatum*.

Mouvements provoqués. — La catégorie des *mouvements provoqués* ressemble le plus aux mouvements qu'on appelle volontaires chez les animaux : ce sont des mouvements consécutifs d'une irritation, provoquée ordinairement par un contact; on les voit dans les feuilles sensibles, les étamines de *Berberis*, de *Mahonia*, des *Spamannia*, des Synanthérées, les stigmates des Scrophulariacées. La manifestation la plus simple est la contraction d'une cellule de *Nitella* sous la piqure d'une épingle ou bien celle d'une feuille de *Schinus Mulli* au contact de l'eau. Ces mouvements sont liés à une véritable irritabilité végétale, bien supérieure à la simple excitabilité générale des tissus vivants. Ils peuvent, par exemple, chez le *Mimosa pudica*, etc., se manifester chez des plantes où se produisent, en outre, des mouvements spontanés de veille et de sommeil et qui ont ainsi une motilité complexe qu'il importe d'analyser.

Mouvements instinctifs. — Chez quelques plantes enfin, on voit se produire certains mouvements extraordinaires qui intéressent de très-près leur existence et qu'on appellerait volontiers des *mouvements instinctifs*, si on les voyait exécutés par les animaux : ce sont des mouvements qui semblent acquis pendant la grande lutte pour l'existence, développés par la sélection et invétérés par atavisme : les uns intéressent la nutrition, les autres la propagation ; ils en est de partiels, d'autres sont généraux. Nous rangeons ici le volubilisme des tiges ou des vrilles, la nutation de ces organes, certains mouvements sexuels (*Ruta, Nigella*), l'agitation des zoospores, des phytozoaires et de maints hydrophytes. Comme procédé, ils participent de tous les mouvements précités, mais comme valeur physiologique, ils élèvent presque les plantes à la hauteur des fonctions de relation par la manifestation d'instincts et de discernement.

Les mouvements des Droséracées supérieures sont de la catégorie des mouvements provoqués ; en les étudiant, on reconnaît certaines ressemblances avec les mouvements des animaux.

Mécanisme. — Le mouvement du *Drosera* consiste dans une incurvation des tentacules, accompagnée pendant la digestion d'un léger exhaussement des bords de la feuille. Celui de la *Dionée* est beaucoup plus perfectionné ; on peut distinguer le rapprochement soudain des valves, l'entrecroisement des cils, et, s'il y a digestion, la compression graduée des deux valves.

Irritation. — Les mouvements provoqués n'ont lieu qu'à la suite d'une irritation qui résulte, en général, d'un

choc, d'un contact, un ébranlement, une piqure, une brûlure. On provoque les mouvements de la Sensitive, en dirigeant sur un point du feuillage le foyer d'une lentille biconvexe. Si l'on pique une cellule de *Nitella* avec la pointe d'une aiguille, elle se contracte et s'affaisse. Une trappe de Dionée, rapporte M. Balfour, se ferme aussi vivement au contact d'une goutte de chloroforme que le ferait notre paupière.

Localisation. — La sensibilité est d'ailleurs localisée : souvent le tissu cellulaire irritable est celui-là même qui exécute le mouvement, comme les vrilles, les filets staminateux des Cynarées, etc. On peut remarquer que la sensibilité réside, en général, dans le tissu qui pendant le mouvement devient concave, par exemple la partie inférieure du principal pulvinule des Sensitive, la face interne des étamines de *Berberis*. Mais il arrive aussi que le tissu capable de recevoir et de transmettre l'irritation est d'instinct du tissu motile et ne manifeste lui-même aucun mouvement propre : c'est le cas chez les Droséracées supérieures. Déjà, dans nos *Drosera* on voit, quand les papilles médianes reçoivent une irritation appropriée, les tentacules marginaux s'infléchir, principalement à leur base. Mais dans la Dionée, cette différenciation atteint le plus haut degré de perfection : il existe, comme Ellis l'a constaté le premier, sur chaque lobe du piège, trois papilles tactiles, disposées en triangle, longues d'un ou deux millimètres, ordinairement dressées, articulées à leur base et par suite couchées sur les valves pendant l'occlusion, d'ailleurs molles et délicates, exclusivement formées de cellules dans lesquelles on ne voit rien de particulier. Ces palpes sont du sommet à la base d'une exquisite sensibilité ; au moindre

attouchement, le piège se ferme vivement, comme une trappe dont on aurait lâché le ressort. Le reste de l'appareil est impassible au toucher, mais ces six papilles sont disposées de telle sorte qu'un insecte en passant ne peut guère éviter de les frôler, ce qui détermine sa capture.

Spécialisation. — Le genre de contact nécessaire pour produire une irritation suivie de mouvement est loin d'être indifférent. La Dionée, dont les cordes sensibles vibrent au moindre attouchement d'un corps solide, demeure indifférente quand le vent l'agite ou qu'elle est fouettée par la pluie. Il en est de même pour certaines vrilles, tandis que les étamines de *Berberis* se relèvent sous le souffle de l'air, mais sont insensibles aux attouchements des petits insectes qui fréquentent ces fleurs. On sait que les vrilles, au moyen desquelles beaucoup de lianes s'élèvent et se soutiennent droites, tant qu'elles ne rencontrent pas le support qu'elles cherchent, s'entortillent rapidement dès qu'elles l'ont rencontré; elles aussi sont irritables par la face qui devient concave. M. Darwin a montré, dans un ouvrage dont il vient de donner il y a quelques jours une nouvelle édition (1), que parmi ces vrilles il en est qui sont irritées par de minces filaments, d'autres au contact de poils raides, quelques-unes enfin ne sont affectées que par une surface lisse ou bien rugueuse. Aux *Drosera* il faut un contact prolongé pour provoquer la flexion des tentacules: de simples attouchements ne leur suffisent pas, à moins, et ici, le merveilleux reparaît, que leur sensibilité ne soit surexcitée par les matières azotées: la moindre

(1) *The Movements and Habits of Climbing Plants.*

parcelle de ces matières les met en alerte; il suffit même de doses ultra-homœopathiques. Darwin assure qu'il suffit de 0^{mg},000095 (95 millionnièmes de milligramme) de nitrate d'ammoniaque pour que la flexion ait lieu, tandis que des corps inertes, le sable ou le papier laissent la plante en général fort indifférente. Un phénomène analogue se produit chez la Dionée : elle se ferme sous un attouchement fortuit ou au contact d'une substance indigeste, mais cette irritation factice est de courte durée; l'occlusion cesse après vingt-quatre heures, tandis qu'au contact d'une matière albuminée et fraîche, l'irritation va en augmentant et l'appareil ne s'ouvre qu'après la digestion.

Siège du mouvement. — Le siège du mouvement, l'organe de la motilité dans les plantes irritables consiste toujours en simples cellules, auxquelles on n'a reconnu jusqu'à ce jour aucun caractère particulier : les méats inter-cellulaires ne paraissent ni plus ni moins nombreux que dans les autres tissus. Celui-ci est toujours parenchymateux, peu fibreux, mais en général très-vasculaire. Il forme la substance même de tout l'organe, comme les filaments des Cynarées, les stigmates des Mimules, ou les tentacules des Drosera, ou bien il est mieux différencié, par exemple, à la face interne des étamines de Berberis, à la face inférieure du bourrelet primaire de la Sensitive et autour de la côte médiane des trappes de Dionée : chacun de ces groupes de cellules joue le rôle d'un muscle. Il semble, à considérer le règne végétal dans son ensemble, que tout tissu cellulaire puisse devenir motile sous l'influence de quelque excitation : ainsi dans la Dionée, le bord des lobes, qui porte les cils, s'infléchit pour fermer le grillage et toute la face supérieure des lobes peut entrer en activité pendant qu'ils agissent comme estomac.

Rapidité. — Les mouvements provoqués sont, souvent, brusques et assez rapides, comme ceux de la *Sensitive*, du *Berberis*, des *Cynarées* et de la *Dionée*; d'autres sont un peu plus lents, comme ceux des *Drosera* et de la plupart des vrilles. Quand ces mouvements sont momentanés, on remarque que le retour à la position de repos est, en général, beaucoup plus lent que le mouvement adducteur. L'anatomie montre d'ailleurs que le tissu cellulaire qui agit dans ce sens est aussi le plus prépondérant.

Indépendance. — On peut remarquer que ces mouvements sont indépendants des phénomènes de croissance : ils sont accomplis par des organes complets, arrivés au terme de leur développement. La tension générale, à laquelle tous les tissus sont soumis pendant leur période d'activité, est tout à fait hors de cause ici, de même que ses variations périodiques constatées par MM. Hoffmeister, Sachs, Kraus, etc.

Les mouvements provoqués ont lieu à toute heure du jour et même de la nuit, au moins quand ils ne sont pas compliqués par des mouvements périodiques d'une tout autre nature. Ils ne sont pas moins indépendants de la lumière et de la chaleur, bien entendu, dans les limites de la phototonie et de la thermotonie générales. Ce sont bien des mouvements propres et fonctionnels.

Théorie des mouvements provoqués. — Nous avons dit que nul caractère histologique ne différencie ni le tissu irritable, ni le tissu motile; ses cellules contiennent le plasma ordinaire des cellules parenchymateuses, des grains verts, de l'amidon ou d'autres granulations qui varient suivant les plantes.

Néanmoins des progrès ont été réalisés dans la voie qui

conduit à la connaissance de la mécanique des mouvements provoqués, les seuls dont nous nous occupions ici.

Agrégation du protoplasme. — La première découverte est un changement d'état du protoplasme qui semble abandonner les parois des cellules pour se rassembler autour de l'axe principal. C'est ce que Darwin a nommé l'agrégation du protoplasme : dans les conditions normales, elle précède et accompagne toujours la flexion des tentacules de *Drosera* et, réciproquement, dès que le protoplasme reprend sa fluidité habituelle, le tentacule se redresse. L'état d'agrégation s'observe aussi dans les tentacules qui se meuvent sous l'influence d'une irritation transmise. Il arrive toutefois que certaines substances provoquent l'agrégation sans qu'il y ait flexion. M. Heckel, de Montpellier, a décrit le même fait (1) dans les étamines du *Berberis* : « Avant l'excitation, le contenu de leurs cellules, coloré en jaune, est disséminé dans toute la cavité utriculaire et surtout appliqué sur les parois..., tandis qu'après l'irritation ce même contenu... ramené des différents points de la circonférence est condensé au centre de l'utricule. » Nous avons le devoir d'ajouter que jusqu'à l'heure actuelle les observations relatives à la connexité de cet état d'agrégation du protoplasme avec le mouvement de la cellule sont peu nombreuses.

Contraction. — Un second fait, sur lequel les données scientifiques sont déjà plus concordantes, est celui d'une contraction dans les cellules motiles qui se raccourcissent dans le sens du mouvement en même temps qu'elles s'élar-

(1) ÉDOUARD HECKEL, *Du mouvement végétal*, 1875.

gissent ou s'épaississent dans le sens transversal. Les cellules en état de tension pendant le repos se contractent plus ou moins vite sous l'influence de l'irritation reçue. M. Cohn, de Breslau, est, pensons-nous, le premier qui ait introduit cette donnée dans la science (1) par ses observations sur les filets irritables des Cynarées. Ces organes se raccourcissent en moyenne, d'après Cohn, de 12 p. c. et, suivant Unger, même de 26 p. c. : ils offrent à l'étude un intérêt particulier parce que toutes leurs cellules se contractent. M. Pfeffer et d'autres ont constaté aussi une diminution d'étendue suivant le sens longitudinal sur la partie active des pulvinules de *Sensitive* et d'*Oxalis* (2). Les observations de M. Heckel sur le *Berberis* sont concordantes (3) : il constate dans les cellules une contraction d'un sixième de la longueur et même des plis transversaux sur la membrane. « Pendant qu'il se raccourcit, dit M. Heckel, le filet des étamines de *Berberis* augmente d'épaisseur : c'est le diamètre antéro-postérieur qui augmente d'un demi-millimètre environ. » M. Darwin (*l. c.*, 316) a mesuré la contraction dans le sens transversal sur le tissu contractile de la *Dionée* ; il a constaté que deux points marqués à une distance de $17/1000$ de pouce s'étaient rapprochés, après l'irritation, de $2/1000$ de pouce ($0^{\text{mm}}0508$) ; il a mesuré aussi la contraction qui se produit sur les valves mêmes pendant qu'elles pressent sur le bol alimentaire. D'un autre côté, M. Balfour s'est assuré que si l'on coupe une tranche, qui peut être assez épaisse, sur la portion inférieure de la charnière, le mouvement n'est point enrayé.

(1) COHN, *Contractile Gewebe in Pflanzenreich*, 1861.

(2) J. SACHS (Van Tieghem), pp. 1043 et 1044.

(3) ÉD. HECKEL, *Du mouvement végétal*, 1875.

En général, la contraction est momentanée; les tissus reviennent lentement à leur état normal de tension quand l'organe reprend sa position de repos. Dans la plupart des cas, la Sensitive, le Berberis, etc., l'action du tissu moteur est contre-balancée et secondée par un autre amas cellulaire ordinairement antagoniste et qui agit en sens inverse du premier, mais avec plus de lenteur et moins de force; parfois ce tissu opposé demeure passif, et il arrive aussi, dans les vrilles notamment, que l'état contracté devienne permanent par la consolidation de l'organe (1).

Cohn avait comparé les cellules contractiles aux fibres lisses des animaux. Sans atteindre ce degré d'organisation, ces cellules manifestent incontestablement des phénomènes plus élevés que ceux du protoplasme général. Le docteur Burdon Sanderson (2) n'hésite pas à reconnaître que la ressemblance entre la contraction d'un muscle et celle de la Dionée est complète, étonnante et d'autant plus absolue qu'on la poursuit plus loin. On sait que, pendant la contraction, le volume du muscle n'est pas modifié; ainsi dans les insectes, dont on peut observer les contractions sous le microscope, on voit que les plus petites fibres participent au changement de forme.

Déshydratation. — Un troisième principe qui ressort des observations les plus récentes, c'est que la contraction des cellules est accompagnée d'une expulsion d'eau. M. Brücke a remarqué la flaccidité de l'organe moteur de la Sensitive pendant la contraction. M. Lindsay a constaté l'obscurcissement de ce même organe. M. Pfeffer surtout

(1) DE VRIES. — J. SACHS (Van Tieghem), p. 1021.

(2) *Proc. Roy. Soc.*, vol. XXI, p. 495. — *Nature*, 1874, pp. 105 et 127.

a démontré l'expulsion de l'eau à chaque contraction. On en a conclu à une déshydratation de la cellule active : l'eau passerait dans les méats, serait transmise par les vaisseaux ou recueillie momentanément par les tissus voisins, de préférence par ceux-là mêmes qui agissent comme des ressorts antagonistes. On explique le retour à l'état de tension normale par la récupération lente de l'eau brusquement expulsée au moment de l'irritation.

La théorie de l'hydratation, inaugurée, pensons-nous, par M. Hofmeister, soutenue par M. Pfeffer, est fondée sur des faits indubitables et bien observés, mais il n'est pas moins incontestable que, seule, elle est insuffisante pour expliquer l'ensemble des faits connus : elle rattache les mouvements provoqués aux mouvements généraux qui sont en rapport avec la tension des tissus, mais elle néglige précisément les caractères propres des mouvements provoqués.

Tissu passif. — Un quatrième principe sur lequel il ne saurait plus y avoir de désaccord, c'est que, dans les organes motiles, il faut distinguer des tissus actifs et des tissus passifs : sans entrer dans des détails, il semble vrai de dire, en thèse générale, que l'organe actif est le tissu cellulaire, tandis que les faisceaux et l'épiderme sont à l'état passif. Ce principe s'étend aux végétaux inférieurs chez lesquels la différenciation n'a pas eu lieu et il s'accorde avec l'observation que les dépendances de l'épiderme, c'est-à-dire les vrais poils, sont inactives.

Propagation. — Quand la sensibilité et le mouvement sont confondus dans le même tissu, l'irritation reçue par un point de l'organe se propage dans tout l'organe con-

tractile. Cette propagation rayonne dans tous les sens ; ainsi, si l'on irrite un point sensible du pulvinule de la Sensitive, on voit les effets de la contraction, l'obscurcissement causé par le flux d'eau dans les méats, se propager autour du point touché (1). Le muscle interne du Berberis, les filets des Centaurées, le stigmaté des Mimules, font voir la même propagation radiale.

Transmission. — Quand l'organe sensitif est séparé de l'organe motile, l'irritation est transmise de l'un à l'autre. Dans la Sensitive, où la sensibilité existe même en dehors du tissu contractile, il suffit de toucher une foliole à l'extrémité pour qu'elle se relève par une contraction de la base. Chez le Drosera une irritation sur la feuille est suivie d'une flexion des tentacules marginaux. Quant à la Dionée, les deux facultés sont le mieux séparées. Dans tous les cas, la transmission se fait dans le sens des rayons et selon toutes les directions.

En effet, il suffit de toucher un des six filaments tactiles pour provoquer la fermeture des deux lobes et l'abaissement du grillage périphérique. M. Darwin a étudié les principales circonstances de la transmission par des expériences délicates où il incisait les tissus de la Dionée entre le palpe et la charnière. Il ressort de ces expériences, comme des faits précités, que l'impulsion motrice circule dans toutes les directions et qu'elle peut atteindre l'organe moteur par une voie indirecte ou détournée.

Communication. — Il y a plus encore : l'irritation peut se communiquer d'un organe moteur à un autre organe

(1) PFEFFER. — SACHS (V. T.), p. 1044.

moteur : ainsi, dans la *Sensitive*, une irritation suffisante se transmet, à des intervalles déterminés, d'une foliole aux autres folioles, à toute la feuille et même à toutes les feuilles de la plante. Les circonstances de cette communication sont des plus intéressantes. Chez les *Cynarées* le mouvement d'une étamine peut déterminer le mouvement des autres : dans les stigmates motiles et dans la *Dionée*, le mouvement d'une valve se communique ordinairement à l'autre valve. Il peut en être autrement : ainsi, pendant les expériences de vivisection sur la transmission du stimulus moteur, il arrivait que le lobe opéré, dont on excitait ensuite le palpe, semblait paralysé, tandis que l'autre lobe se mettait en mouvement. Quelquefois c'est le contraire qui avait lieu (*Darwin, l. c.*). Il en résulte que le mouvement est indépendant dans chaque lobe de la *Dionée* et qu'une mutilation, suffisante pour abolir le mouvement dans un lobe, n'empêche pas la transmission du stimulus, qui va exciter le mouvement dans le lobe opposé. On sait aussi que le mouvement peut être restreint à l'une ou l'autre extrémité de chaque lobe.

Organe de la transmission. — L'organe de la transmission paraît être encore le tissu cellulaire, quel qu'il soit, superficiel ou profond et qui ne se distingue par aucun signe anatomique connu. Notre opinion se fonde sur des faits probants. Ainsi les papilles sensibles de la *Dionée* sont exclusivement cellulaires (1) : il suffit d'effleurer les poils des étamines de *Cynarées* pour mettre celles-ci en mouvement (2); de même dans la *Mimeuse pudique*, l'épiderme et les poils des bourrelets reçoivent et conduisent l'irritation.

(1) BALFOUR, DARWIN.

(2) HECKEL, p. 108.

Sans doute la fréquence des trachées dans les organes des mouvements provoqués, leur grand nombre, leur répartition, leur structure en ressort, le rapport entre le nombre des trachées et l'énergie du mouvement sont des considérations qui peuvent faire naître la pensée de leur attribuer un rôle dans la transmission du stimulus. C'est l'opinion de M. Heckel (1) et de M. Ziegler (2), mais elle manque de base positive. Elle est contredite par les faits précités et, de plus, M. Darwin s'est assuré, par ses vivisections, que, chez la Dionée, la transmission est tout à fait indépendante des trachées.

Vitesse de transmission. — La vitesse de transmission ou le temps qui s'écoule entre l'irritation et le mouvement varie suivant les espèces et jusqu'à un certain point suivant les circonstances et l'état de la plante. Il est très-court dans la Dionée, l'Épine-vinette, les Cynarées, mais parfaitement appréciable : il varie entre une et plusieurs secondes dans la Sensitive et dans les stigmates de la série des Scrophulariacées; quant aux vrilles, il en est qui se meuvent après trente secondes ou quelques minutes, d'autres après une demi-heure ou plusieurs heures. Le *Drosera rotundifolia* est assez paresseux, mais le *Drosera binata* est plus vif et il a terminé l'inflexion des tentacules ordinairement en deux minutes et demie après l'irritation. Il résulte des observations connues sur le *Drosera* et le *Dionaea* que la transmission est plus rapide et mieux assurée dans le sens de l'axe principal des cellules. Darwin

(1) HECKEL, p. 93.

(2) ZIEGLER, *Comptes rendus*, 18 mai 1874, p. 1417.

voit dans ce fait un indice prémonitoire d'une fibre nerveuse (1).

Énervation. — Jusqu'ici l'observation n'a rien révélé dans les tissus irritables qui ressemble au tissu nerveux et rien n'autorise à admettre l'existence d'une substance nerveuse vaguement répartie. Cependant il se passe quelque chose d'analogue aux fonctions des nerfs. Outre l'irritation, la différenciation des impressions, leur transmission et le temps qu'elle réclame, nous pouvons invoquer une véritable énervation, un état de fatigue qui abolit le mouvement. Cet état bien connu, mais mal apprécié, les uns (2) l'appellent *accoutumance*, les autres état de *rigidité transitoire* (3). Il consiste dans l'abolition des mouvements à la suite d'excitations réitérées. L'observation de Desfontaines sur les Sensitives qu'il a fait rouler en voiture sur le pavé de Paris, est devenue classique (4). De même les étamines de Berberis semblent épuisées après onze ou douze contractions réitérées, parfois même après quatre ou cinq contractions, si l'on n'attend pas la fin de l'expansion (Heckel). Après une digestion laborieuse, la Dionée demeure pendant quelques jours impassible aux excitations même les plus appétissantes; elle semble plongée dans un véritable état de torpeur. Appliquant à cet ordre de faits un des raisonnements à l'aide duquel Tyndall et d'autres ont popularisé la théorie mécanique de la chaleur, nous

(1) La durée du mouvement, sa vitesse, son amplitude et la durée de l'état contracté, pourraient aussi être prises en considération.

(2) HECKEL, etc.

(3) SACHS, etc.

(4) Voy. CH. MORREN, *Bull. de l'Acad.*, 1841, VIII, 2, p. 232 et *Dodonæa*, I, 145.

croyons pouvoir conclure que quelque chose s'épuise dans un organe irrito-contractile. En effet, le D^r Burdon Sanderson définit l'*irritabilité* la propriété d'un organisme, c'est-à-dire du protoplasme vivant, d'être excité à agir, c'est-à-dire à mettre en œuvre la force accumulée en lui, par quelque mouvement ou quelque changement extérieur. Il constate que la *contractilité* est la forme, l'état de cette décharge, ou l'action qui se manifeste par un changement de forme et qui ordinairement se traduit par un travail mécanique. Il compare cette irritabilité, commune à tous les êtres vivants, dans ses manifestations les plus simples, à la propriété des composés explosibles et à certaines dispositions mécaniques, telles que les trappes ou les pièges.

On peut remarquer que dans les vrilles la sensibilité est momentanée; elle disparaît quand ces organes sont fixés et quand ils vieillissent. Elle dépend aussi de la santé générale de la plante; de sa tonalité à l'égard de la chaleur et de la lumière. C'est ainsi que les circonstances fâcheuses qui affectent, suspendent ou abolissent la nutrition générale, comme l'obscurité, le froid, la sécheresse, intéressent en même temps la sensibilité. On possède un grand nombre de données sur l'influence de diverses substances chimiques (1). Il en est qui semblent la surexciter, comme le camphre à l'égard des tentacules du *Drosera* : un éclairage prolongé agit souvent dans le même sens. Il n'est pas inopportun d'ajouter encore que ces mouvements résistent au traumatisme; les étamines des Cynarées et des Berberis, les stigmates de *Mimulus*, les feuilles de Dionée, les pulvinules des *Mimosa* ne cessent pas d'être irritables après avoir été détachés et même lacérés, pourvu qu'on les

(1) SACHS, p. 1037. — HECKEL.

maintienne à l'état d'humidité nécessaire. Au contraire, dans les gaz asphyxiants, l'hydrogène ou l'azote, dans le vide, la motilité est abolie ou au moins suspendue.

Anesthésie. — L'action des anesthésiques est la plus intéressante : les vapeurs de chloroforme paralysent la Sensitive dans la position même où ils la trouvent, c'est-à-dire avec les folioles étalées ou relevées. M. P. Bert (1) a fait cette importante observation que le chloroforme ou l'éther abolit l'irritabilité de la Sensitive, sans affecter en elle les mouvements spontanés. Le résultat est le même quand la plante est soumise à une obscurité absolue et suffisamment prolongée, tandis qu'un éclairage continu augmente l'irritabilité et abolit les mouvements spontanés. D'après Pfeffer (2) on peut, par un anesthésique, paralyser les folioles médianes d'une feuille de Sensitive, sans empêcher l'irritation de passer des folioles terminales jusqu'à la base de la feuille et de là aux feuilles voisines.

M. Heckel a observé l'action des anesthésiques sur les étamines de Berberis : il a vu agir dans ce sens le chloroforme, l'éther sulfurique et le sulfure de carbone : il dit avoir obtenu un sommeil manifeste sur des rameaux plongés dans 40 grammes d'eau additionnés de 3 grammes de chloroforme (3), tandis que le chloral hydraté agirait seulement s'il est transformé en chloroforme par l'action de la soude. Mais chez cette plante l'anesthésie des étamines ne se manifeste que dans la position de repos. Si les va-

(1) P. BERT, *Recherches sur les mouvements de la Sensitive*, Journ. d'Anat. de Ch. Robin, 1867, p. 549.

(2) W. PFEFFER, *Die period. Beweg. der Blattorgane*, 1875.

(3) *Comptes rendus*, 23 mars 1874.

peurs de chloroforme les trouvent dressées contre le pistil, elles s'abaissent lentement et quand elles se couchent sur leur pétale opposé; on les trouve endormies : les irritations sont sans effet jusqu'à ce que ce sommeil léthargique soit dissipé. On peut de même endormir l'androcée des Cynarées et le stigmate des *Mimulus*. Les expériences de M. Darwin sur le *Drosera* et sur la Dionée n'ont pas donné de résultats concluants (1) : l'action de l'éther a paru plus efficace que celle du chloroforme. On sait que ces substances abolissent les mouvements du protoplasme et des cils vibratiles. M. Mussat (2) a décrit la contraction du plasmode cellulaire au contact du chloral hydraté.

Chlorhydrate de morphine. — M. Heckel (3) a eu l'ingénieuse idée d'expérimenter l'effet du chlorhydrate de morphine sur une fleur de *Berberis* endormie par le chloroforme : il laissait tomber dans cette fleur une goutte de solution aqueuse concentrée, soit un demi-milligramme de narcotique et, quand l'absorption avait pu se faire à la suite de quelques entailles dans l'épiderme, l'assoupissement se prolongea, paraît-il, pendant quinze minutes et même durant tout un jour.

Curare. — Nous connaissons une seule expérience pour apprécier l'action du curare sur les mouvements provoqués (4) : cet agent serait sans effet. M. Schnetzler, qui en

(1) DARWIN, *l. c.*, 217, 304.

(2) *Bull. de la Soc. Linnéenne de Paris*; mars 1874.

(3) E. HECKEL, *Comptes rendus*, 6 avril 1874, p. 987 et du *Mouvement végétal*, 1875, p. 70.

(4) SCHNETZLER, *Bull. de la Soc. Vaud. des sciences nat.*, X, d'après le *Bull. Soc. bot. France*, 1869, XVI. R. B. 214.

est l'auteur, fait justement remarquer que le curare ne détruit pas non plus la contractilité ni le mouvement du sarcode animal.

Action de l'électricité.—L'action de l'électricité sur les mouvements des plantes a pu être appréciée depuis les perfectionnements apportés dans la fabrication des appareils à induction (1). En se servant des courants induits donnés par la pile de Ruhmkorff, au bisulfate de mercure, M. Heckel a constaté qu'un courant faible (26 à 29° de l'électromètre) provoque la contraction des étamines de *Berberis* et que « pendant tout le temps que passe le courant, le filet ne tend pas à retourner à sa position de repos; il reste en contraction, et cet état peut durer longtemps, tant que la tension du courant n'augmente pas (2) ». Par un courant plus fort (65°) le mouvement ne se produit plus, mais, dit M. Heckel, comme Kabsch l'avait vu, l'excès de tension du courant détermine un état particulier qui maintient les étamines courbées après la perte de leur irritabilité et les frappe de mort dans cet état.

Le résultat fut le même sur les étamines de *Centaurées* (3) : le mouvement se produit par un courant et la contraction se maintient tant que le courant passe « sans avoir la moindre tendance à revenir à leur situation première, tant que la tension de l'électricité ne dépasse pas une certaine limite. Il faut absolument que le courant soit interrompu pour que l'étamine puisse reprendre sa force contractile, et cette propriété se reconquiert après six à

(1) HECKEL, *Mouvement*, pp. 56, 57.

(2) Id., ib., p. 59.

(3) id., ib., p. 117.

huit minutes de repos. Ce laps de temps écoulé, un nouveau courant détermine une nouvelle contraction et l'on peut reproduire ce phénomène très-longtemps si l'intensité du courant n'augmente pas inopinément, et ne dépasse pas la limite de tension supportée par ces organes. Nous avons continué sur un grand nombre d'étamines l'expérience pendant un jour tout entier, sans jamais avoir observé de diminution dans l'amplitude des mouvements. En augmentant la puissance du courant jusqu'à 80° du galvanomètre, nous avons obtenu la disparition de l'irritabilité après une seule contraction, même sur les plus gros filets. Dans ce cas, ces filets meurent dans la période de contraction. »

En ce qui concerne la Sensitive, un faible courant d'induction, traversant le pétiole commun, rapproche les folioles. Les chocs électriques agissent comme les ébranlements mécaniques et des chocs puissants anéantissent la sensibilité (1).

Thermo-électricité. — Des manifestations thermo-électriques ont été constatées dans les organes moteurs. Si l'on applique une soudure de l'appareil thermo-électrique de Ruhmkorff sur le pulvinule d'une Sensitive et l'autre soudure sur un point voisin de la tige, on voit l'aiguille du galvanomètre à gros fil, avec lequel les éléments communiquent, dévier progressivement et assez rapidement pour prendre, après quelques minutes, une position d'équilibre. Le pulvinule est donc plus froid que la tige, il s'y opère une consommation de chaleur.

Si l'on excite alors la feuille et qu'elle s'abaisse, on voit,

(1) P. BERT, *l. c.*

après quelques secondes, l'aiguille du galvanomètre se mouvoit et indiquait une légère augmentation dans la température du pulvinule : cette déviation persiste quelque temps, puis l'aiguille revient à son point de départ (1).

Courant électrique. — Nous arrivons enfin à la découverte d'un courant électrique normal dans la feuille de Dionée par le D^r Sanderson (2) et de sa perturbation au moment d'une irritation ou d'une contraction, découverte qui semble autoriser l'assimilation physiologique de l'appareil motile des plantes avec un muscle animal.

On sait qu'un muscle est le siège de décompositions chimiques qui mettent en liberté la force accumulée dans ses composés, à l'état de chaleur ou de quelque autre forme de mouvement : pendant la contraction, il se produit plus de chaleur et même un travail mécanique. En même temps le muscle est le siège d'un courant électrique dont l'importance est proportionnelle à sa vigueur : ce changement électrique manifesté par le courant exprime non pas le travail actuellement fourni à un moment donné, mais la capacité pour ce travail. Pendant la contraction, la manifestation de la force électromotrice diminue proportionnellement au degré de la contraction sans qu'on en puisse conclure qu'il y ait transformation d'un effet dans un autre, ni que la source de force exercée par l'organe qui

(1) P. BERT, *Note sur la température comparée de la tige et du renflement moteur de la Sensitive*. Comptes rendus, 1869, LXIX, p. 895.

(2) D^r BURDON SANDERSON. *Brit. Assoc. Report, 1873. Trans. Sect.*, p. 133. *On the electric Phenomena accompanying the contraction of the Cup of Dionaea*; *Proceedings of the Roy. Soc.*, vol. XXI, p. 495. *Lecture at the Roy. Institution*, 5 juin 1874. *Nature*, 1874, pp. 105 et 127. *The Journal of Botany*, nov. 1873, p. 346. *Bot. Zeit.* 1874, p. 6. *Bull. Soc. bot. de France*, 1874, R. B., p. 146, etc.

se contracte soit électrique. On sait que le courant électrique d'un muscle peut être apprécié à l'aide d'un galvanomètre approprié qui en révèle la direction, l'intensité et les variations. En se servant du galvanomètre de Thomson (système de Du Bois Raymond), M. le D^r Sanderson a, dans une séance publique de la *Royal Institution*, fait voir à son auditoire émerveillé absolument les mêmes phénomènes dans le muscle gastrocnémien de la grenouille et dans une feuille de Dionée. Après avoir déterminé le sens et l'intensité du courant galvanique dans le muscle, il le remplaça sur les deux électrodes par une feuille complète, et la direction du courant demeura la même. Lorsque son intensité parut régulière (comme on s'en apercevait par la tranquillité de l'aiguille), on toucha légèrement un des tentacules sensitifs avec la pointe d'un pinceau et, à l'instant, il y eut une interruption du courant, bientôt suivie d'un retour à la circulation normale. L'expérience plusieurs fois renouvelée donna toujours le même résultat.

La partie de la feuille qu'on appelle le pétiole fut alors coupée, le piège demeurant seul sur les électrodes. Dès lors la déclinaison de l'aiguille fut augmentée, plus que doublée. En effet, d'autres expériences ont montré qu'il existe dans le pétiole un courant dirigé en sens inverse de celui du piège : les conditions électriques sont donc en antagonisme dans les deux parties de la feuille, de part et d'autre de l'articulation : elles contrarient mutuellement la manifestation de la force électromotrice l'une chez l'autre. Le docteur Sanderson rapproche cette observation de celle connue chez les nerfs comme « variation électrotonique du courant nerveux. » D'autres expériences l'ont conduit à reconnaître aussi ce qu'on appelle pour les muscles « la période d'excitation latente. »

Conséquences. — Le doute est-il encore permis? Est-il encore possible de croire que les végétaux sont des êtres passifs, bornés, comme on disait, dans les limites de la vie végétative : sont-ils les jouets des forces cosmiques!

Il faut reconnaître d'ailleurs que la Dionée est peut-être la plante la plus merveilleuse qui soit au monde : son organisation téléologique est admirable et la différenciation des fonctions atteint le plus haut degré de perfection. Elle est si bien perfectionnée dans cette voie qu'elle est plus que toute autre peut-être élevée en organisation dans le sens zoologique. Mais elle n'est pas seule ni exceptionnelle; ce qui s'est révélé chez elle se manifeste aussi, sous l'une ou l'autre forme, dans d'autres plantes. Les aptitudes dont elles sont douées ne sont pas toutes développées, soit parce que celles qu'elles ont suffisent pour assurer leur existence et leur progéniture, soit parce que les circonstances extérieures les en aient empêchées : la motilité des feuilles, par exemple, et la nutation des tiges existent à tous les degrés dans les plantes, même à un degré si faible qu'il demeure seulement à l'état de puissance.

Mouvements instinctifs. — Nous avons été conduit au point où nous sommes arrivé en étudiant les mouvements provoqués. Il en est d'autres qui leur sont supérieurs, qu'on a tort de confondre avec les mouvements automatiques; ce sont des mouvements tellement invétérés qu'ils sont devenus involontaires et spontanés : pour ces mouvements-là l'irritation semble réellement provenir de l'organisme lui-même : ils sont si étroitement liés à la sécurité, aux habitudes et aux exigences de ceux qui les manifestent qu'ils sont devenus instinctifs. On en trouve à tous les degrés de l'échelle taxinomique.

Zoospores. — Certaines Algues se propagent au moyen de cellules qui s'en séparent, s'en éloignent avec toutes les apparences de petits animaux : on les nomme des zoospores. On sait depuis peu que les zoospores ou les microzoospores emportent parfois avec elles toutes les espérances de la plante et qu'elles vont, loin des lieux où elles sont nées, assurer l'existence de leur progéniture. Dans cette occurrence, elles manifestent une étrange animation (1). La botanique est intarissable en faits de ce genre dont la forme varie à l'infini et dont le fond est toujours le même : la lutte pour l'existence.

Ces sortes de mouvements tiennent peut-être de trop près à l'essence même de l'organisation : on pourrait croire qu'ils sont obligatoires. Mais nous pouvons soutenir la thèse des mouvements instinctifs chez les plantes à l'aide d'arguments irréfutables.

Lianes. — Les Lianes, par exemple, même celles de nos pays, trop faibles pour soutenir leurs tiges, savent, en s'enlaçant autour d'un support, en se soutenant à l'aide de vrilles ou en s'appliquant contre une paroi verticale, s'élever à une grande hauteur pour procurer à leur feuillage l'air et la lumière dont il est avide. Lorsqu'elles ont atteint leur but, elles perdent quelquefois la qualité qui les y avait conduits : le Lierre, par exemple, dont on a fait l'emblème de l'attachement, quand il est arrivé assez haut et qu'il se sent fort, change d'allure et s'éloigne du soutien

(1) ARESCHOUG, *Observationes Phytologicae*, in Act. Soc. Sc. Ups. 1854, d'après W.-T. Thiselton Dyer, *On the classification and sexual reproduction of Thalophytes*, 1875.

de sa jeunesse. Un vieux lierre est le symbole de l'ingratitude, mais sa vie n'est pas sans ressembler à d'autres !

Lorsque la tige d'un Houblon, d'un Chèvrefeuille, ou d'une autre liane volubile, sort de terre, au printemps, on peut la voir, l'extrémité courbée en crochet, tourner lentement vers les points de l'horizon, comme un aveugle cherchant à tâtons le mur qui doit le guider. Cette nutation, indépendante de la lumière, s'accomplit jour et nuit, et ne cesse qu'au contact d'un corps solide : dès qu'elle a trouvé son soutien, sur la nature duquel elle se montre plus ou moins exigeante, la liane se tord en spirale tout en s'accroissant avec une extrême rapidité.

Les mouvements spontanés des vrilles sont encore plus étonnants que ceux des tiges : elles aussi cherchent en tâtonnant le support auquel elles peuvent se fixer, mais avec cette seule et singulière exception qu'une vrille s'enroule rarement autour d'une autre vrille de la même plante : leur sensibilité est exquise, leurs mouvements très-rapides ; elles se déplacent quand le support ne leur convient pas, pour en chercher un autre plus propice ; enfin, quand elles l'ont rencontré, les unes, comme celles de la Bryone, s'enroulent prestement par leur extrémité, les autres, comme celles de la Vigne vierge, se fixent au moyen de disques ressemblant beaucoup aux ventouses des pieds de la mouche domestique qui lui permettent de s'attacher aux vitres et de marcher contre le plafond : toutes deux, dès qu'elles sont ainsi fixées, de raides qu'elles étaient, se tordent en hélice, par une sorte de mouvement secondaire, de manière à se tendre et à rapprocher la tige à laquelle elles prêtent leur secours. Il en est qui semblent conformées comme le pied d'un oiseau : il faut lire dans l'admi-

rable ouvrage de M. Darwin les phénomènes merveilleux que les plantes sarmenteuses ont révélés à cet habile et perspicace observateur (1).

D'un autre côté, M. Paul Lévy rapporte (2) que dans les forêts de la Guyane, les Lianes ont de l'affinité pour certains arbres qu'elles recherchent avec affectation en évitant d'autres arbres plus proches. On les voit s'écarter soigneusement lorsqu'elles rencontrent sur leur route de ces arbres ennemis. « Il y a, dit M. Paul Lévy, un *Ficus* nommé *Matapalo* (Tue-Bois) qui enveloppe de ses bras les arbres les plus robustes et finit par les faire périr. Lorsque l'arbre avant l'arrivée du *Matapalo* avait des lianes qui l'enserraient, rien n'est curieux comme de constater les efforts que la liane fait pour se dégager et fuir l'ennemi mortel avant qu'il grandisse assez pour le faire périr. C'est dans ce cas qu'on rencontre les formes de lianes les plus tourmentées. »

Conclusion. — C'est pour se faire une place au soleil que les lianes agissent ainsi, pour s'abriter, pour se nourrir, pour se propager, pour se défendre, pour se déplacer, que d'autres végétaux déploient autant d'activité. Le mouvement est général et universel. A travers les courbes de l'univers et les méandres de la nature, on voit bien la ligne droite qui mène de la matière à l'intelligence. Le but est évident; la cause est dans la grande lutte pour l'existence, le moyen est dans les aptitudes latentes et lentement développées.

(1) DARWIN, *The Movements and Habits of Climbing Plants*, 1875.

(2) *Bull. de la Soc. bot. de France*, 1869, p. 279.

Les faits que nous venons de rapporter sont assez importants pour que chacun puisse en apprécier les déductions et en discuter la valeur. Quant à nous, nous terminerons simplement par un hommage à la science anglaise dont le génie pratique et lucide a su, dans ces derniers temps, jeter une vive clarté sur les problèmes les plus obscurs des sciences naturelles.

M. le secrétaire perpétuel a proclamé, de la manière suivante, les résultats du concours annuel de la classe et des élections :

RÉSULTAT DU CONCOURS DE LA CLASSE POUR 1875.

La classe avait reçu deux mémoires en réponse à la question : *On demande la description du système houiller du bassin de Liège.*

Le premier porte pour devise : *Omnia vincit labor improbus*; le second les mots : *La science n'est pas œuvre d'imagination, mais d'observation, de calcul et de réflexion.*

Conformément aux conclusions de ses commissaires, la classe, dans sa séance du 15 décembre, a voté une médaille d'argent à chacun des deux auteurs; elle a décidé, en outre, que la somme de 1,000 francs, affectée comme récompense à la solution de la question proposée, serait répartie entre les deux concurrents dans la proportion de 600 francs pour l'auteur du mémoire n° 1 et de 400 francs pour l'auteur du mémoire n° 2.

L'ouverture des billets cachetés a fait connaître comme