
MÉMOIRES ORIGINAUX.

LA FACULTÉ MOTRICE DES PLANTES

ÉTUDE CRITIQUE

DE L'OUVRAGE DE DARWIN PORTANT LE MÊME TITRE

Par **M. J. WIESNER**

Directeur de l'Institut de Physiologie végétale à l'Université de Vienne.

Traduit par **M. F. KIEFER**

INTRODUCTION.

Le nouveau livre de Darwin renferme, comme tous les autres ouvrages de cet homme de génie, une abondance extraordinaire d'observations et de faits biologiques du plus haut intérêt. Mais on ne peut s'empêcher de reconnaître également que l'illustre savant, en étudiant la vie végétale, a mis le pied sur un domaine où la supériorité du génie importe moins peut-être que la rigueur de la méthode. Dans la physiologie expérimentale des plantes, toute la sagacité d'un observateur reste impuissante si elle n'est guidée par des méthodes chimiques et physiques d'une rigueur absolue. Or Darwin, il faut l'avouer, n'a pas apporté à ses expériences toute l'exactitude voulue, et ce seul fait enlève à ses conclusions et à ses théories leur principale valeur.

Résumons ces théories.

L'extrémité libre de tout organe végétal en voie de développement possède un mouvement propre et décrit en général à reculons une spirale irrégulière : ce mouvement s'appelle *circumnutation*. Cette faculté de se mouvoir est une force innée à la plante, force vitale et spontanée qui est la cause première de tous les mouvements partiels, étudiés jusqu'ici sous les noms d'héliotropisme, géotropisme, hydrotropisme, etc.

Cette théorie est mal fondée, ou du moins exagérée. A mes yeux, la circumnutation, chez une foule de plantes, tient à l'inégalité de croissance des diverses parties d'un même organe et n'est qu'un phénomène mécanique. Il suffit de comparer les cellules d'un tissu végétal pour voir qu'elles n'ont ni le même volume ni la même forme, ce qui fait supposer que leur force d'accroissement n'est pas non plus la même. Considérons même des organes qui poussent en ligne droite, et ne sont pas héliotropiques. Dans ces tissus, quoique orthotropiques, il se trouve des cellules de nature différente, et par conséquent d'énergie vitale diverse. L'épiderme renferme des cellules épidermiques, des stomates, des poils ; le tissu interne se compose de *parenchyme*, de *collenchyme*, de *sclérenchyme*, sans parler des faisceaux fibro-vasculaires, qui sont eux-mêmes d'une nature si complexe. Est-il admissible que tous ces éléments si divers s'accroissent d'une manière uniforme ? Ne faut-il pas reconnaître au contraire qu'il ne peut manquer de se produire des tiraillements intérieurs entre les différents tissus se développant chacun d'une façon particulière ?

Mais une erreur contre laquelle je ne saurais trop protester dès maintenant, c'est l'assimilation de tous les mouvements des plantes à des phénomènes d'irritation. Entrons dans quelques détails.

Si je prends une tige en voie d'accroissement, je constate qu'une certaine portion est susceptible de se mouvoir ; si la lumière agit sur cette portion, elle se courbe. Or, si je n'éclaire que la base de cette portion héliotropique, aucun mouvement ne se manifeste ; tandis que si j'éclaire seulement le sommet, non-seulement celui-ci se courbe, mais la base suit également le mouvement du sommet.

Darwin en conclut que l'influence héliotropique s'est propagée du sommet à la base, et que l'on se trouve en présence d'un véritable phénomène d'irritation. J'aurai à prouver le contraire. Je montrerai que jamais il n'y a transmission ni propagation de mouvement ; que nous n'avons affaire qu'à des actions absolu-

ment localisées, et que l'héliotropisme ne se constate jamais que dans les parties directement soumises à l'effet de la lumière.

Darwin prétend encore que l'action de la pesanteur s'exerce sur l'extrémité des radicelles, qui pourtant, comme on sait, ne se courbent jamais, et ne sont nullement géotropiques. Il considère donc cette extrémité comme le siège et le point de départ d'une irritation qui provoque une courbure dans la partie de la radicelle où s'opère la croissance.

Je pense prouver plus loin que la courbure des racines est produite par l'action directe de la pesanteur sur les parties mêmes qui se courbent, sans qu'il y ait à invoquer l'influence mystérieuse de la pointe radicellaire, que Darwin est tenté de comparer au cerveau des animaux inférieurs.

Les idées de Darwin sont assurément fort séduisantes, mais elles n'en offrent que plus de danger. Elles risquent de détourner les esprits de la méthode expérimentale rigoureuse, pour les lancer de nouveau dans cette voie funeste des hypothèses spéculatives, qui à une époque encore récente ont enrayé si longtemps le progrès des sciences naturelles.

CHAPITRE PREMIER.

COUP D'ŒIL GÉNÉRAL SUR LES FORMES DE MOUVEMENT DANS LES PLANTES.

On croyait naguère que le règne végétal se distinguait du règne animal par l'absence de mouvement. Cette opinion a été renversée d'une manière inattendue par l'ouvrage de Darwin.

Toutes les parties des plantes en voie de développement, souvent même encore après leur développement, sans excepter les parties souterraines, sont, de jour et de nuit, dans un état continu d'évolution et de déplacement.

L'ensemble de ces mouvements a reçu de Darwin le nom de circumnutation ; l'auteur, nous le répétons, y voit la manifestation d'une force vitale innée à tous les végétaux. Tout acte vital se trahit par un mouvement. Cela est vrai même pour

les phénomènes chimiques et physiques qui se produisent dans l'organisme, tels que la transformation des sucres nutritifs en substance organisée des plantes. Toutefois nous n'avons pas à nous occuper aujourd'hui des mouvements que les gaz et les liquides accomplissent dans l'intérieur des tissus. Ces mouvements se produisent également dans le règne inorganique, et nous ne voulons fixer notre attention que sur les mouvements particuliers aux végétaux et sur les phénomènes que l'on peut appeler proprement des actes vitaux.

Nos observations ne s'étendront même pas à la généralité de ces derniers mouvements, et nous laisserons de côté ceux qui s'accomplissent dans le protoplasma de chaque cellule, parce qu'ils sont étrangers à la vraie circumnutation, telle que Darwin la définit, aussi bien que les mouvements des spermatozoïdes et les oscillations des cellules nues.

Nous nous arrêterons exclusivement à ces mouvements des plantes qui consistent en de vrais déplacements et en une sorte de locomotion des racines, des tiges et des feuilles.

Or comme ces organes ne possèdent la faculté de se mouvoir que pendant leur période de développement, leurs mouvements peuvent être désignés sous le nom de mouvements de croissance et divisés en deux catégories : d'une part, ceux qui concernent la croissance en longueur, suivant la direction générale de l'axe, et d'autre part ceux qui suivent des directions divergentes.

Les physiologistes trouvent superflu de donner une explication de la croissance en longueur, dont nous aurons pourtant à faire mention quelquefois. Quant à la seconde catégorie de mouvements, ils lui ont donné le nom de nutation.

Darwin n'admet pas la croissance directe en longueur ; il ne formule pas explicitement cette opinion, mais il n'est jamais question chez lui que d'oscillations, et il résume par ce mot toutes les formes de mouvements des plantes, soit dans les organes aériens, soit dans les parties souterraines. Je montrerai néanmoins que cette croissance normale, directe et sans com-

plication d'aucune sorte, est le cas le plus fréquent dans la nature.

Examinons, en attendant, les diverses formes de la nutation proprement dite.

Si l'on prend de jeunes plants de cresson, bien droits, et qu'on les expose à la lumière oblique, on voit bientôt toutes les tigelles se courber vers la lumière. Si l'on place au contraire les jeunes plants dans une position horizontale et dans une obscurité complète, ils se relèvent verticalement et poussent dans la direction où elle est sollicitée par la pesanteur. Mais si sur des plants posés horizontalement on fait arriver un faisceau de lumière, le redressement ne se fait plus suivant la verticale, mais obliquement dans la direction de la source lumineuse. Dans le premier de ces trois cas, c'est la lumière qui agit ; dans le second, c'est la pesanteur ; dans le troisième, l'action de la pesanteur se combine avec celle de la lumière. Toutefois la nutation comprend aussi des mouvements qui sont ou du moins paraissent étrangers à toute influence extérieure. Ainsi, quelle que soit la position d'un embryon dicotylédoné, d'un haricot par exemple, la tigelle se dirige toujours de telle façon que sa pointe ait les cotylédons devant elle. Cette courbure provient d'une inégalité de croissance entre les deux faces de la tigelle. La face attenante aux cotylédons ne pousse pas aussi vite que le côté opposé, ce qui force la tigelle à se plier en avant.

Il faut donc distinguer deux sortes de nutations : celle qui est provoquée par des influences extérieures, et celle qui paraît spontanée et qui dépend sans doute de quelque cause organique encore ignorée. La première a reçu le nom de *nutations paratonique* ou réceptive, et la seconde celui de *nutations spontanées*.

Les forces extérieures qui provoquent la nutation paratonique sont : la lumière, la pesanteur, l'action unilatérale d'un air humide, et enfin la traction toujours combinée avec la pression.

Sous l'action de la lumière, la plupart des plantes poussent dans le plan d'incidence de la lumière, soit en se dirigeant vers

la source lumineuse, soit en s'éloignant d'elle. Cette forme de nutation s'appelle *héliotropisme*.

D'autre part, des plantes en voie de développement qu'on écarte de la position verticale tendent à y revenir. Leurs tiges se relèvent vers le haut et leurs racines s'infléchissent vers le bas. Ce phénomène porte le nom de *géotropisme*.

Sous le nom d'*hydrotropisme*, on désigne les mouvements qui portent les plantes à la rencontre de l'humidité.

Par traction et pression, il faut comprendre le double effet produit dans un organe qui se courbe. Du côté convexe, les cellules éprouvent une tension, une traction en un mot, tandis que du côté concave elles subissent une compression. D'ordinaire, le côté où s'exerce la traction se développe avec plus d'énergie, tandis que la croissance est ralentie du côté où s'opère la compression.

La nutation spontanée comprend l'*épinastie*, l'*hyponastie*, la *nutation* simple, la nutation révolutive, celle en ligne ondulée, celle en ligne brisée, et finalement ce que Darwin appelle la *circumnutation*.

Épinastie.— Il existe des bourgeons foliaires et d'autres organes encore qui, sans influence extérieure, se développent toujours plus à la face normalement supérieure qu'à la face inférieure. Les bourgeons de Tilleul et beaucoup d'autres feuilles nous en offrent un exemple. Ces organes s'infléchissent par conséquent de haut en bas; c'est là ce qu'on appelle épinastie.

L'*hyponastie* produit l'effet inverse: la face inférieure se développe plus fortement et dirige la feuille de bas en haut.

Mais il arrive qu'un même organe présente successivement l'un et l'autre phénomène pendant sa période de croissance, et cela explique comment beaucoup de feuilles forment d'abord une sorte de voûte qui couvre le bourgeon, puis se déplient pour exposer leur face supérieure aux rayons solaires. Ajoutons toutefois que certaines influences extérieures ne laissent pas d'intervenir dans l'un et l'autre phénomène.

Par nutation révolutive, on désigne le mouvement de spirale

par lequel les plantes grimpantes s'attachent à leur support. Cette flexion tient à ce que toute une série de cellules situées vers l'extérieur de la tige, sur une ligne ascendante et spiralée, possèdent une force de croissance plus grande que les autres ; ces cellules, hypertrophiées en quelque sorte, produisent une convexité extérieure de la tige et forcent la concavité correspondante à s'appliquer contre le support.

La nutation en ligne ondulée est beaucoup plus répandue que la précédente, et affecte presque toutes les tigelles et tous les pétioles en leur faisant prendre une forme d'S. Elle tient à ce fait que vers le sommet de l'organe la face postérieure se développe plus vite, tandis que vers la base c'est la face antérieure qui pousse plus fort, pendant que vers la partie médiane de la tigelle le développement est égal sur les deux faces. Dans sa forme la plus simple, la nutation ondulée se produit dans un même plan, d'ordinaire vertical, mais une série d'intermédiaires se rattachent à la nutation révolutive précédemment décrite.

Il est bon de dire un mot d'une dernière sorte de nutation qui a été moins souvent étudiée et que nous sommes tenté d'appeler nutation en ligne brisée. Beaucoup de tiges poussent en zigzag. Les entre-nœuds successifs divergent alternativement à droite et à gauche de l'axe central, comme on le voit dans le Jujubier. Les feuilles se trouvent toujours placées au point d'intersection de deux lignes brisées et extérieurement à l'angle formé par elles. Cette brisure de l'axe est produite parce que chaque entre-nœud croît plus fort à l'endroit où s'insèrent les feuilles qu'à l'endroit opposé.

Voici maintenant ce que Darwin appelle *circumnutation*. L'auteur identifie ce phénomène avec la nutation révolutive ; la seule différence qu'il y voit, c'est que les mouvements y sont moins prononcés et ne sont appréciables à l'œil qu'au moyen d'expériences qui en exagèrent l'amplitude.

Cette circumnutation résume, dans l'esprit de Darwin, toutes les diverses espèces de mouvement que nous venons d'énumérer, mais c'est là une pure hypothèse ; or dans les sciences natu-

relles il faut renoncer aux hypothèses et procéder par expérimentation. Darwin prétend bien l'avoir fait ; malheureusement ses expériences sont loin d'être concluantes.

Mentionnons maintenant d'autres mouvements qui ne sont pas bornés, comme les précédents, à la période de croissance, mais qui fonctionnent encore après que les plantes ont atteint leur complet développement.

Ici encore il faut établir deux catégories : les *mouvements paratoniques* et les *mouvements spontanés*.

Un exemple typique des mouvements spontanés de cette sorte nous est offert par les feuilles de l'*Hedysarum gyrans* ; mais comme Darwin les considère avec raison comme étrangers à la circumnutation, il n'en sera pas question ici.

Au contraire, les mouvements paratoniques intéressent à un haut degré le problème actuel. Certains de ces mouvements s'exécutent brusquement et d'autres avec lenteur.

Les premiers sont des phénomènes d'irritation et demandent un mot d'explication.

En touchant une feuille de *Mimosa*, je la vois se replier et se rabattre instantanément, et la force du phénomène est hors de proportion avec celle du contact. Le contact agissait seulement comme irritation ; il a provoqué mais non opéré le mouvement. Une comparaison fera mieux saisir notre pensée. Le doigt qui presse la détente de l'arbalète occasionne le départ de la flèche, mais c'est l'arc en se détendant qui lui imprime son mouvement et la force avec laquelle elle fend les airs. Autre point à remarquer : l'irritation se transmet de proche en proche aux diverses parties de l'organe, comme on le voit encore dans la feuille du *Mimosa*.

Ces sortes de phénomènes sont donc nettement caractérisés. L'irritation provoque l'emploi de forces préexistantes et est étrangère à la croissance.

Quant aux mouvements plus lents, tels que les phénomènes du sommeil nocturne (*Mimosa*, *Acacia*, *Robinia*) ou du sommeil diurne (*Robinia*), ils n'ont pas encore reçu d'explication satis-

faisante. Toutefois il est impossible de leur reconnaître le caractère d'une irritation, et on les attribue avec quelque vraisemblance à un changement de distribution de la sève et du liquide cellulaire, qui en se portant vers un seul côté y détermine une pression unilatérale et provoque un mouvement. Quoi qu'il en soit, si Darwin exclut de la circumnutation les mouvements brusques provenant d'une irritation, il y comprend les mouvements lents dont nous venons de parler et les appelle *nyctitropisme*, *parhéliotropisme*.

Quant aux mouvements des vrilles, Darwin n'en ayant pas fait mention, nous omettrons nous-même d'en parler. Ces quelques explications préliminaires sur les mouvements des végétaux doivent suffire pour expliquer le but de notre ouvrage, et nous permettront de faire comprendre que la *circumnutation*, telle que Darwin la définit, n'est pas la manifestation d'une force mystérieuse innée à la plante, mais qu'elle est simplement l'application de forces mécaniques et physiques qui s'expliquent de la façon la plus naturelle.

CHAPITRE II.

MÉCANIQUE DES MOUVEMENTS DE NUTATION.

D'après l'opinion commune, tous les phénomènes de nutation sont le résultat d'une inégalité d'accroissement. Cette théorie a le mérite de la simplicité. Une tige éclairée d'un seul côté se développe plus vite à la face obscure. Celle-ci devient, par suite, convexe et la face éclairée concave, ce qui force la tige à s'infléchir vers la lumière.

Or, d'après M. Sachs, le principal rôle dans le phénomène de la croissance appartient à la turgescence des cellules, et M. de Vries a démontré de son côté que l'allongement acquis par croissance pouvait être annulé de nouveau quand on diminuait la turgescence par des moyens artificiels.

Comme Darwin s'est fondé sur cette affirmation pour avancer que les mouvements de nutation et les courbures organiques qui

en résultent, devaient être attribués, non à la force de croissance, mais à la turgescence, je crois nécessaire d'insister sur ce point.

Plongez une tige en voie d'accroissement dans une solution de chlorure de sodium : aussitôt vous la verrez se raccourcir. La solution enlève aux cellules une partie de leur liquide, et la force d'expansion produite par la turgescence cellulaire diminue. Chaque cellule, et par suite l'ensemble de l'organe, se contracte; M. de Vries appelle cette contraction : *plasmolyse*.

Si l'on a soin de faire des marques à la tige, on voit que toutes les parties ne se contractent pas également, mais que c'est dans la région où l'accroissement est le plus actif que la contraction est aussi la plus forte.

M. de Vries a conclu de cette expérience que ce qu'on appelle force de croissance n'est qu'un effet de turgescence, effet tout passif et produisant l'extension des cellules dont les parois sont douées d'élasticité. Il ne devait pas être question, selon lui, d'intussusception, c'est-à-dire d'intercalation de nouvelles molécules de cellulose, ce second phénomène ne se produisant que dans la suite.

M. de Vries, appliquant cette théorie à l'héliotropisme, a prétendu que les courbures provoquées par lui pouvaient se redresser et s'annuler de même au moyen de la plasmolyse, ainsi que celles du géotropisme, de l'hydrotropisme, etc.; et Darwin, abondant dans le sens de M. de Vries, regarde la croissance comme une chose accessoire et place la turgescence au premier rang,

De grandes restrictions sont ici nécessaires. On sait que la croissance des plantes est soumise à certaines conditions. Ces conditions varient d'une plante à l'autre, souvent d'un organe à l'autre, mais elles sont constantes et invariables pour un seul et même organe. Ainsi, la tige de la Vesce se développe dans des limites de température très précises, et c'est exclusivement dans ces mêmes limites que se produisent tous les mouvements de nutation de cette plante. Or, la turgescence et la plasmolyse sont

tout à fait indépendants de ces limites de température. Des expériences concluantes m'en ont donné la certitude. Ce seul fait montre déjà que la turgescence n'est pas la cause première et le point de départ de la croissance. Celle-ci est, à mon avis, la résultante de forces multiples, parmi lesquelles la turgescence tient son rang, mais qui toutes agissent en même temps. L'intussusception, et la croissance en général, ne succède pas à la turgescence, mais l'accompagne, bien que dans le début elle lui soit subordonnée dans une certaine mesure.

M. de Vries a tiré de ses expériences des conclusions qui ne sont pas suffisamment fondées. Que produit en effet la plasmolyse? Elle fait contracter un organe en voie d'accroissement. Qu'est-ce à dire? En détruisant la turgescence, elle a simplement détruit l'effet de la turgescence qui distendait les cellules, et l'on n'en peut conclure qu'une seule chose, c'est qu'il n'y a pas eu encore assez de matière cellulosique interposée pour fixer définitivement le progrès qu'avait fait l'organe et l'allongement qu'il avait pris.

Je vais apporter maintenant une série de faits qui prouvent que, même au début de la croissance, il faut compter comme facteurs actifs, non-seulement la turgescence, mais encore un certain nombre d'autres causes que M. de Vries a négligées.

La première expérience doit servir à distinguer nettement la turgescence simple de la turgescence telle qu'elle apparaît durant la croissance. Elle est empruntée à M. Sachs¹.

Prenons une radicule embryonnaire de *Vicia Faba* un peu flétrie, et posons-la sur la surface d'un liquide, de telle sorte qu'un seul côté soit en contact avec l'eau. En moins d'une minute, la radicelle se dressera verticalement. C'est là un phénomène de turgescence simple. Les cellules en contact avec l'eau ont absorbé du liquide et se sont distendues, tandis que les cellules supérieures sont restées dans leur état primitif. La

¹ *Arb. des bot. Instituts zu Würzburg*, Heft 3, pag. 397. — Voy. aussi Frank; *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*, pag. 43.

croissance n'y est pour rien, et, ce qui le prouve, c'est que le *Vicia Faba* ne germe pas au-dessous de 5° C., tandis que notre expérience se reproduit tout aussi bien dans l'eau à 1° ou 2° C, et même à la température de la glace; elle ne demande qu'un peu plus de temps. D'autre part, si l'eau est à 0° C., la radicule prend une certaine quantité d'eau, puis reste stationnaire; mais dès que j'élève la température jusqu'à la limite de croissance, elle absorbe une nouvelle quantité d'eau et la croissance véritable commence.

Ces faits prouvent clairement que la turgescence n'est pas le seul facteur de la croissance. Mais voici de nouvelles observations qui confirment ce point.

Choisissant dix beaux embryons de *Phaseolus multiflorus*, de même vigueur et de même forme, je traçai sur chaque tigelle épicotylée, dans la région de la plus grande croissance, 15 divisions distantes d'un millimètre. Cinq de ces embryons furent plongés dans une solution de salpêtre à 10 0/0, et j'attendis qu'ils fussent arrivés à leur maximum de contraction. Elle eut lieu au bout de deux heures et comporta un raccourcissement de 1,9 millim. Les cinq autres embryons avaient été placés pendant ce temps dans de bonnes conditions de végétation, et au bout de quatre heures et demie la zone d'accroissement s'était allongée de 6,2 millim. Je les plongeai à leur tour dans une solution de salpêtre à 10 0/0, en faisant usage du procédé de M. de Vries, qui facilite beaucoup la plasmolyse, c'est-à-dire en opérant la résection de la tigelle et en la partageant par le milieu.

Si l'allongement acquis par la tigelle avait été simplement un effet de la turgescence, la plasmolyse aurait dû produire un raccourcissement de $6,2 + 1,9$ millim., ou 8,1 millim. Or le raccourcissement ne fut que de 6,2 millim. Il y avait donc eu pendant ces quatre heures et demie une croissance véritable, c'est-à-dire irréductible par la plasmolyse.

Deuxième expérience. — Un embryon de *Phaseolus* fut isolé dans une atmosphère où l'on avait placé un bain de potasse. La

radicule plongeait dans une solution nutritive contenue dans un cylindre de verre. Un autre cylindre de verre recouvrait l'embryon et plongeait dans le bain de potasse. Le germe consuma l'oxygène de l'atmosphère où il était enfermé, et au fur et à mesure le bain de potasse s'éleva dans le cylindre. Dès que le bain cessa de s'élever et qu'il n'y eut par conséquent plus d'oxygène à consommer, le germe cessa de croître. Conclusion : l'oxygène est un des facteurs indispensables de la croissance.

Mais peut-être soutiendra-t-on que cet oxygène est nécessaire à la simple turgescence ? C'est une erreur. Prenons une eau que l'ébullition aura privée de tout son oxygène ; isolons-la de l'atmosphère ambiante par un bain de mercure, et plaçons-y une tigelle plasmolysée : la turgescence ne s'en produira pas moins et la tigelle reprendra sa longueur primitive.

Troisième expérience. — L'embryon de *Phaseolus multiflorus* ne germe pas à moins de 6°C. Les parties épicotylées de ce même *Phaseolus* plasmolysées reprennent au contraire leur turgescence et leur longueur première même sur une eau maintenue entre 1 et 3°.

Ici se présente une objection. Certaines plantes se flétrissent à une basse température du sol, parce que les feuilles perdent leur eau, sans que les racines puissent la leur restituer. Mais dans ce cas un germe de *Phaseolus* se flétrirait au-dessous de 6° ; il se conserve toujours frais au contraire, sans s'accroître toutefois.

Quatrième expérience. — J'ai déraciné des plants de *Taraxacum officinale* bien pourvus de racines, de feuilles et de boutons, et je les ai laissés à une température de 4 à 5°. Au bout de vingt-quatre heures, les hampes et les boutons n'avaient pas grandi, mais étaient restés parfaitement turgescents. Je fis la résection des hampes aux deux extrémités et je les plongeai dans une solution de sel de 10 0/0. Elles s'y contractèrent de 10 0/0. Chaque hampe avait été exactement mesurée avant comme après la plasmolyse. Ces hampes contractées furent ensuite plongées dans l'eau, trois à une température de 15° et les trois autres à une température de

1°,5 à 2°,5. Au bout de trois quarts d'heure, les unes comme les autres avaient repris leurs dimensions premières.

Toutes ces expériences prouvent surabondamment que la turgescence est simplement une condition accessoire, indispensable si l'on veut, de la croissance, mais qui n'en est pas la cause efficiente et unique, comme le croyait Darwin.

Or, comme les mouvements de nutation ne s'accomplissent que pendant la période de croissance, leur explication doit être recherchée non dans le simple phénomène de turgescence, mais dans celui plus complexe de la croissance, et en particulier dans l'inégalité de croissance des organes.

Ainsi se trouve réfutée cette assertion de Darwin d'après laquelle « l'accroissement n'a qu'une action secondaire sur la circumnutation, et la cause primordiale de celle-ci est la turgescence des cellules, amenant la tension des parois cellulaires ¹ ».

CHAPITRE III.

HÉLIOTROPISME.

Il y a deux espèces d'héliotropisme : l'un, appelé positif, porte les plantes vers la lumière ; l'autre, plus rare, et appelé négatif, les porte dans une direction opposée.

L'héliotropisme positif se remarque dans la presque généralité des tiges, pendant toute la durée de leur croissance. Même les tiges appartenant à des plantes poussant à la grande ardeur du soleil, et que leur raideur semble rendre réfractaires à l'héliotropisme, s'y montrent sensibles dès qu'elles poussent dans des endroits, ombragés (*Cicorium Intybus*, *Verbena officinalis*, *Sisymbrium strictissimum*, *Achillea millefolium*). A la limite des plantes héliotropiques et anhéliotropiques, se trouvent les tiges de *Dipsacus* et d'*Equisetum*. Comme plantes franchement anhéliotropiques, on peut citer le *Verbascum thapsus* et le *V. phlomoïdes*.

¹ Darwin ; *The power of movement in plants*. London, 1880, pag. 2, trad. franç. Introd., pag. 3.

L'héliotropisme est plus difficile à constater dans les feuilles, parce qu'elles subissent encore d'autres influences. Cependant, si une feuille tenue à l'ombre est éclairée d'un seul côté, elle se tourne sensiblement vers la lumière. Quand certaines Campanules (*C. Trachelium*, *C. persicifoliæ*) se trouvent dans l'épaisseur des forêts, leurs feuilles s'étalent horizontalement dans toutes les directions. Mais si elles sont placées à la lisière des bois, toutes les feuilles se dirigent vers la lumière. Il arrive même assez souvent, dans ce cas, que les feuilles soient toutes disposées du même côté de la tige, et que la tige elle-même subisse une forte torsion, pour permettre cette disposition unilatérale.

Les jeunes embryons de Sapin offrent un autre exemple d'héliotropisme foliaire. Quand ils poussent en pleine forêt, tous les cotylédons se placent en forme d'étoile dans un même plan horizontal.

Au contraire, quand ils se trouvent à la lisière des forêts, ils se dirigent tous du côté de la lumière, et chacun se courbe en prenant la forme d'une faucille posée à plat.

L'héliotropisme affecte donc les tiges et les feuilles, c'est-à-dire tous les organes végétatifs; il existe également dans les fleurs et dans les capitules. Mais il affecte rarement les verticilles floraux eux-mêmes, et je ne l'ai constaté que sur la couronne florale du *Melampyrum nemorosum*, sur les étamines de *Plantago media*, sur les ovaires de l'*Epilobium roseum* et de l'*Arabis turrata*.

En général, quand les fleurs et les capitules se tournent vers la lumière, c'est le pédoncule qui est le siège du mouvement, et les fleurs elles-mêmes restent dans un état purement passif.

Quoi qu'il en soit, il faut distinguer ici deux sortes de mouvements : ou bien les fleurs prennent une direction fixe vers la lumière, ou bien elles suivent le cours du soleil. Toutefois, entre ces deux cas extrêmes, nous pouvons constater une foule d'intermédiaires.

L'*Helianthus annuus*, ou grand soleil, est ordinairement cité comme type des fleurs qui suivent la marche du soleil; c'est à

tort. Il ne présente que faiblement ce phénomène, et seulement au moment où la floraison va commencer, à condition encore qu'il soit placé dans un endroit peu éclairé. Un bien meilleur exemple nous est offert par le *Tragopogon pratense* et le *T. orientale*, qui suivent franchement le cours du soleil. Un peu avant le lever de l'astre, leurs capitules encore fermés sont tournés déjà vers l'orient. Au moment de son lever, les capitules s'ouvrent et se tournent exactement vers lui. Si en ce moment vous traversez un pré en vous dirigeant vers le couchant, toutes les fleurs vous regardent, et si vous le traversez en sens inverse, vous n'apercevez que les involucre. Ces fleurs suivent la marche du soleil jusqu'à l'heure de midi ; elles se ferment alors, mais les capitules fermés continuent leur marche vers le couchant. Au crépuscule du soir, ils se redressent sous l'influence du géotropisme, et l'aube matinale les attire de nouveau vers l'orient. Il faut remarquer que, dans les journées très chaudes, ces fleurs ne suivent le soleil que jusque vers onze heures et que la lumière trop intense les frappe d'immobilité.

Ce qui forme ici l'exception devient la règle pour d'autres plantes. Le *Sonchus arvensis*, par exemple, suit le soleil depuis son lever, mais ne va pas au-delà du Sud-Est, où il reste stationnaire, pour se redresser le soir sous l'action du géotropisme. Je montrerai plus tard que cette suspension du mouvement héliotropique est produite par la trop grande intensité de la lumière.

On a constaté récemment des phénomènes d'héliotropisme positif même parmi les champignons, notamment dans le pied unicellulaire qui supporte le sporange des *Pilobolus*. Nous aurons à revenir sur ce fait, qui intéresse tout particulièrement le débat.

HÉLIOTROPISME NÉGATIF. — L'héliotropisme négatif est regardé à tort comme très rare. Il ne produit pas des mouvements aussi apparents que l'autre, mais il est très répandu.

Certaines racines aériennes fuient manifestement la lumière. Les racines souterraines cultivées dans l'eau et obliquement

éclairées montrent la même répulsion. Le fait est frappant chez le *Sinapis alba*. Il faut dire néanmoins que toutes les racines aériennes n'y sont pas sensibles au même degré. Sur 61 espèces observées par moi, 27 le sont très fortement, 24 médiocrement, 6 d'une façon très faible et 4 d'une manière absolument nulle.

Les vrilles de la Vigne ordinaire et de la Vigne vierge, du *Smilax aspera*, du *Bignonia capreolata* fuient manifestement la lumière. Il en est de même de plusieurs tiges quand elles poussent à une lumière vive (*Hedera helix*, *Tropæolum majus*). Le phénomène est encore assez sensible dans plusieurs autres espèces (*Cicorium Intybus*, *Galium verum*, *G. Mollugo*, *Urtica dioica*; pousses de *Cornus mas*, de *Quercus Cerris*, d'*Acer campestre*).

SIÈGE DE L'HÉLIOTROPISME. — Le siège de l'héliotropisme se trouve dans la région de l'organe en voie de développement, et même il ne comprend pas cette région tout entière.

Il est facile de constater que l'extrémité de l'organe, la partie la plus jeune par conséquent, ne réagit pas contre la lumière. L'héliotropisme n'est possible que dans une région inférieure, et par conséquent plus ancienne. Je puis ajouter dès maintenant que le géotropisme n'agit également que sur cette région. Ainsi, la cime de tout organe est anhéliotropique. L'héliotropisme commence un peu plus bas seulement, pour aller en augmentant et arriver à son maximum, puis diminuer de nouveau et disparaître à mesure que l'on approche de la partie inférieure de la tige, qui ne croît plus. La force d'héliotropisme est donc parallèle à la force de croissance; mais les maxima de l'une et de l'autre ne correspondent pas exactement, comme nous le montrerons plus loin.

Ainsi, l'extrémité de la tige est anhéliotropique, et si elle s'incline vers la lumière, c'est par un mouvement tout passif. N'étant pas turgescente comme les parties en plein accroissement, mais au contraire molle et flasque, le moindre poids l'incline, comme

il arrive dans le *Corylus Avellana* et l'*Ulmus campestris*, où la partie héliotropique est assez étendue pour permettre cette courbure. Aussi les rameaux de ces arbres poussent-ils toujours dans la direction de la lumière. Le même effet se produit chez les boutons de Pavot et de beaucoup de Géraniums ; mais si la partie héliotropique sous-jacente est trop courte, la cime reste immobile, comme dans les *Cornus*.

INTENSITÉ DE LA LUMIÈRE. — J'ai fait mes observations à ce sujet avec un bec de gaz d'une énergie uniforme de 6,5 bougies normales anglaises, et j'ai pris pour unité cette flamme placée à un mètre de l'objet éclairé. Or j'ai constaté que la plupart des embryons sont encore sensibles à une intensité égale à 0.008 de cette unité.

D'autre part, il y a un maximum d'intensité lumineuse où l'embryon commence à se montrer sensible ; puis, à mesure que l'intensité baisse, la force héliotropique augmente, atteint un maximum, pour diminuer ensuite et arriver à zéro.

Le tableau suivant va vous faire comprendre cette marche :

	Maxim.	Optim.	Minim.
<i>Vicia sativa</i> (partie épicotylée).....	204	0.44	0.008
<i>Pisum sativum</i>	210	0.11	0.008
<i>Vicia Faba</i>	123	0.16	0.012
<i>Helianthus annuus</i> (partie hypocotylée).	330	0.16	0.027
<i>Salix alba</i> (pousses étiolées).....	400	6.25	1.560

N.-B. — La valeur maximum n'a pu être constatée que d'une façon approximative.

Ces rapports entre l'intensité lumineuse et l'énergie de l'héliotropisme s'expliquent tout naturellement si l'on admet que les phénomènes d'héliotropisme résultent de la différence d'éclairément entre la face antérieure et la face postérieure. Le côté directement exposé à la lumière subit l'intensité lumineuse la plus forte, et cette intensité va en diminuant à mesure que la lumière pénètre dans les tissus sous-jacents, jusqu'à la face postérieure. Quand la lumière est très-vive, cette différence est peu

sensible ; d'autre part, il se présentera une limite inférieure où la lumière trop faible n'agira plus sur l'organe : c'est notre minimum. Mais à partir du maximum, l'héliotropisme doit évidemment grandir, pour atteindre un optimum, puis diminuer peu à peu et s'abaisser jusqu'au minimum.

Cette explication est confirmée par une foule de faits. On sait, par exemple, que sous l'action de la lumière la croissance en longueur est ralentie. Il suffit de comparer un embryon poussé dans l'obscurité avec un autre poussé à la lumière. Le premier est bien plus long. Or, une tige éclairée latéralement est soumise à l'une et à l'autre condition. La face exposée à la lumière se comporte comme l'embryon poussé au grand jour, et se développe lentement ; la face opposée pousse plus vite, comme l'embryon tenu à l'obscurité. Or, comme les deux faces sont soudées l'une à l'autre, l'organe dévie et se courbe.

Si l'on éclaire avec une intensité constante une série de germes que l'on fait pivoter régulièrement sur leur axe, de manière à les soustraire aux effets d'héliotropisme, on remarque que les germes s'allongent d'autant plus qu'ils sont plus éloignés de la source lumineuse. Toutefois cette différence cesse à une certaine limite, à partir de laquelle toutes les tiges gardent la même longueur. La lumière est devenue trop faible pour que la plante réagisse, et celle-ci se comporte comme si elle était dans une obscurité complète.

Ces faits montrent clairement que la lumière ralentit la croissance ; il y a même certains degrés d'intensité qui l'arrêtent complètement. Des germes de *Vicia sativa* tirés de l'obscurité et exposés aux rayons solaires cessent de grandir, alors même que toutes les autres conditions de germination se trouvent les plus favorables. Cela rend compte de l'immobilité des capitules de *Tragopogon* pendant les fortes chaleurs du milieu du jour, et de celles des *Sonchus arvensis*, dont les mouvements s'arrêtent même déjà vers 10 heures du matin.

Ajoutons l'intéressante observation que certains bourgeons foliaires suivent la marche du soleil comme les fleurs, et,

comme elles, subissent un temps d'arrêt vers le milieu du jour (*Helianthus tuberosus*).

DIRECTION DE LA LUMIÈRE. — L'héliotropisme étant l'effet d'une différence d'éclairement entre les deux faces d'un organe, il va de soi que si la lumière tombe d'aplomb sur le sommet de cet organe, aucun effet héliotropique ne pourra se produire. Mais si l'organe est éclairé obliquement, il s'infléchira jusqu'à ce que son sommet arrive dans la direction de la lumière, et, cette direction atteinte, il n'en déviara plus.

Cela est vrai pour l'héliotropisme tant positif que négatif. Dans la nature, cette direction définitive est rarement atteinte. L'explication est très simple. Si la lumière tombe à angle droit sur un organe, elle agit avec la plus grande force sur les tissus; mais comme cet angle diminue à mesure que l'axe dévie vers la lumière, l'action de celle-ci diminue également; la tige, tout en se rapprochant de la lumière, se trouve moins éclairée, tandis que les feuilles commencent à être orientées plus favorablement pour recevoir la lumière.

COULEUR DE LA LUMIÈRE. — Tous les rayons du spectre solaire, même les rayons calorifiques obscurs et les rayons invisibles situés au-delà du violet, ralentissent la croissance, mais tous n'agissent pas au même degré. Le minimum d'influence se trouve aux rayons jaunes du spectre; à partir de ce point, l'action grandit d'une part jusqu'à l'ultra-violet, et d'autre part jusqu'à l'ultra-rouge.

Cet état de choses ferait supposer que tous les rayons du spectre provoquent de l'héliotropisme positif et que cette force héliotropique doit augmenter à partir des rayons jaunes jusqu'au violet d'une part et au rouge de l'autre. Il n'en est rien: cette contradiction n'est qu'apparente. La lumière jaune, n'ayant qu'une action très faible sur la croissance, ne peut agir que si la lumière est très intense. Or, dans ces conditions la lumière traverse l'organe de part en part, si bien que les deux faces se trouvent également éclairées, d'autant plus que les tissus se laissent facile-

ment traverser par les rayons jaunes. Toutefois, si la tige était plus épaisse, il y aurait, à coup sûr, une manifestation d'héliotropisme.

Les expériences de réfraction peuvent servir à constater avec précision le degré de sensibilité héliotropique d'un organe.

LUMIÈRE INTERMITTENTE. — L'action de la lumière oblique se continue encore pendant un certain temps après que la lumière a disparu. Une quantité déterminée de lumière provoque un résultat héliotropique également déterminé, qu'on peut schématiser par une courbe d'abord ascendante puis descendante. Ce résultat ne peut être modifié par aucune influence ultérieure, et le mouvement héliotropique se continue aussi bien dans l'obscurité et malgré l'effet géotropique qu'on essaie de provoquer, en plaçant l'organe horizontalement. J'ai appelé ce phénomène : *induction photomécanique*.

L'induction photomécanique résulte d'une surabondance de lumière reçue par un organe. Pour mesurer cet excédant, je fus amené à faire des expériences sur la lumière intermittente. En plaçant des germes de *Cresson* et de *Vicia* dans une lumière intermittente de seconde en seconde, je vis que les effets d'héliotropisme étaient aussi forts que si la lumière eût été continue. On peut même éclairer un germe à raison d'une seconde de lumière pour deux secondes d'obscurité, sans qu'il se courbe moins vite ou moins fort que si la lumière était continue. Mais c'est la limite inférieure de temps, et l'excédant équivaut donc à deux tiers de la lumière continue ¹.

ACTION COMBINÉE DE L'HÉLIOTROPISME POSITIF ET NÉGATIF. — L'héliotropisme positif, nous l'avons vu, ne se manifeste non plus que dans les organes en voie de développement ; seulement il est plus tardif que l'héliotropisme positif.

¹ Voy. Mikosch et Stöhr ; in *Sitz. d. Kais. Akad. der Wiss.*, 15 juillet 1880 ; et *Revue. des Sc. natur.*, 3^e série, tom. I, pag. 403.

L'explication à donner est la même, avec cette différence que c'est la face éclairée qui pousse le plus vite et infléchit l'axe vers l'obscurité. Il y a en effet des organes négativement héliotropiques qui ne poussent pas du tout à l'obscurité : par exemple, les axes hypocotylés de Gui, et j'ai constaté que la quantité de lumière nécessaire pour faire développer un germe, suffit également pour développer l'héliotropisme négatif.

Cependant il y a des racines aphéliotropiques, c'est-à-dire négativement héliotropiques, qui, loin de cesser de pousser à l'obscurité, s'y développent plus vite. Ce fait semble tellement opposé à ma théorie, qu'on n'a pas manqué de l'invoquer pour me combattre. Mais la contradiction n'est qu'apparente.

La tige du *Tropæolum majus* est aphéliotropique, comme l'a constaté M. Sachs. Mais j'ai reconnu qu'à une faible lumière elle montre d'abord de l'héliotropisme positif, et que le mouvement inverse ne se produit qu'à une lumière intense. Il en est de même des bourgeons de Lierre et d'une foule d'autres tiges, surtout vers la fin de la période de croissance. Il n'y a donc pas de raison pour que ces organes poussent plus lentement à l'obscurité. C'est le contraire qui doit avoir lieu, puisqu'à une lumière faible ils sont soumis à l'héliotropisme positif.

J'ai pu constater que l'héliotropisme négatif est très-répandu dans la nature, et il est permis de penser qu'il est commun à la généralité des plantes. A mon avis, les deux modes d'héliotropisme sont inséparables. Chaque organe possède dans ses tissus complexes des éléments positifs et négatifs, dont les uns recherchent la lumière, les autres l'obscurité. Or, tant que la tige est riche en parenchyme et que les faisceaux vasculaires (libéro-ligneux) ne sont pas encore formés, elle manifeste de l'héliotropisme positif, et ce n'est que plus tardivement, alors que les faisceaux sont développés, qu'elle montre de l'héliotropisme négatif. J'en conclus que le parenchyme forme l'élément positif et les faisceaux vasculaires l'élément négatif.

Cette conclusion est confirmée par l'expérience suivante. On sait que si l'on expose des embryons à un soleil intense, ils ne

se développent pas du tout, puisque la lumière intense arrête la croissance des tiges. D'autre part, il existe une limite inférieure d'intensité lumineuse à laquelle les embryons grandissent aussi vite qu'à une obscurité complète. Voici maintenant mon expérience. Si l'on expose un embryon aux divers degrés d'intensité lumineuse compris entre ces deux limites extrêmes, on remarque les variations suivantes : A partir de la limite supérieure, la croissance augmente à mesure que la lumière diminue ; elle atteint bientôt un premier maximum peu élevé, après quoi elle commence à diminuer, pour arriver à un certain minimum. Enfin elle reprend une marche ascendante, pour atteindre un second maximum très élevé, au moment où la valeur de la lumière équivaut à l'obscurité.

Cette expérience nous amène aux conclusions suivantes : La faible croissance qui se manifeste à la haute intensité de la lumière doit être attribuée aux éléments négatifs dont la lumière vive favorise le développement et qui trouvent un optimum de végétation à un certain degré d'intensité. A partir de ce point, ce sont les éléments positifs qui entrent en jeu et se développent d'autant plus vite que la lumière devient plus faible. Si donc un organe possède des éléments négatifs et positifs, on le verra manifester de l'héliotropisme positif ou négatif selon le degré d'intensité lumineuse qu'il reçoit et aussi selon la proportion respective des deux espèces d'éléments qu'il renferme.

Si, comme c'est la règle chez les jeunes organes, le parenchyme, c'est-à-dire l'élément positif, l'emporte, la plante montrera de l'héliotropisme positif à une lumière faible et aucun héliotropisme à une lumière intense. Mais dans une tige plus âgée, où les éléments négatifs, c'est-à-dire les faisceaux vasculaires, sont devenus plus abondants, la lumière intense provoquera forcément de l'héliotropisme négatif.

Dans certains cas au contraire les deux effets peuvent se combattre et s'annuler.

MÉCANISME DE L'HÉLIOTROPISME — J'ai pu constater, pour

l'héliotropisme positif, que la turgescence est plus grande à la face obscure de la tige que du côté opposé. Cette différence suffit à elle seule à produire une courbure héliotropique, en supposant toutes les autres conditions de tension égales. J'ai constaté en outre une supériorité de ductilité dans les tissus de la face non éclairée, ce qui favorise cette même courbure héliotropique dans les organes multicellulaires. Quant aux organes unicellulaires, comme le pied sporangifère du *Pilolobus crystallinus*, cette différence de ductilité entre la face obscure et la face éclairée est la cause unique de l'héliotropisme, puisqu'il ne peut exister qu'une pression unique dans une seule et même cellule, et que l'on ne peut pas faire intervenir la différence de turgescence.

Il n'y a pas lieu d'admettre la distinction que Pfeffer a voulu établir entre deux prétendues espèces d'héliotropismes positifs : celui des organes unicellulaires produit uniquement par la différence de turgescence, et celui des organes pluricellulaires, où interviendrait en outre la différence de ductilité.

On n'est pas encore bien fixé en détail sur le rôle complet de la lumière, soit dans l'héliotropisme, soit dans les modifications du protoplasma ; mais ce qu'il est permis d'affirmer, c'est que la lumière diminue la turgescence et l'élasticité de la paroi cellulaire. Ces deux propriétés se trouvant plus développées vers la face obscure, il en résulte forcément un plus grand allongement de ce côté.

Pour les organes unicellulaires, la turgescence est plus grande quand ils sont placés à l'ombre. Mais supposez cette turgescence suffisante pour exercer une tension sur les parois : il arrivera que, si vous l'éclairez obliquement, la paroi éclairée perdra de son élasticité, et le côté opposé, continuant son mouvement d'expansion, infléchira la cellule vers la lumière. Le mécanisme de l'héliotropisme négatif s'est dérobé jusqu'à présent à mes investigations, et, comme je suis l'ennemi des hypothèses vaines, je ne tenterai aucune explication.

CRIQUE DES THÉORIES DE DARWIN AU SUJET DE L'HÉLIO-

TROPISME. — Abordons maintenant les théories darwiniennes sur l'héliotropisme. Elles peuvent se résumer en cinq propositions :

1° Les mouvements héliotropiques ne sont que les modifications diverses d'une seule et même force innée aux plantes et appelée *circumnutation*.

2° L'héliotropisme augmente en raison de l'intensité de la lumière.

3° La lumière agit sur les plantes de la même façon que sur le système nerveux des animaux, c'est-à-dire qu'elle les irrite. Ce qui le prouve, c'est que la courbure héliotropique, tout en grandissant avec elle, ne diminue pas de même.

4° La lumière agit comme une irritation, puisque les plantes sont sensibles à tous les contrastes de lumière et d'obscurité.

5° L'influence de la lumière se propage des parties lumineuses vers les parties obscures, et provoque ainsi des effets d'héliotropisme, même dans des parties qui par elles-mêmes ne sont pas héliotropiques.

Je vais commencer par l'examen de la dernière des cinq propositions. Elle me paraît en effet la plus importante.

Les expériences de Darwin à ce sujet ont porté sur des cotylédons de diverses Graminées aussi bien que sur des tigelles. Or, comme toutes les Graminées se distinguent par la complication de leurs mouvements, nous allons fixer plus particulièrement notre attention sur les expériences concernant les tigelles.

Darwin exposa à la lumière oblique des germes de *Brassica oleracea* d'un pouce anglais de long. Ils se courbèrent en arc dans toute leur longueur, du côté de la lumière. Darwin conclut que la flexion de la partie inférieure est produite par l'héliotropisme aussi bien que la supérieure, et résulte d'une irritation dont la partie supérieure est le point de départ. Ce qui doit le prouver, c'est que la partie inférieure, qui se courbait dans une tigelle intacte, restait droite, et demeurait inerte quand la tigelle était décapitée.

Voici ma réponse. Il y a déjà un certain nombre d'années que j'ai attiré l'attention sur le fait suivant, observé dans le *Phaseolus multiflorus*¹. Si l'on coupe le sommet héliotropique de la tigelle, la croissance s'arrête et tout mouvement d'héliotropisme et de géotropisme se trouve supprimé, bien que les cotylédons contiennent encore des matières nutritives et que la tigelle possède encore une portion susceptible de croissance, comme il était facile de le constater en la comparant à d'autres tigelles conservées intactes.

D'autres expériences analogues me permirent de tirer la conclusion suivante : Des tiges en voie d'accroissement supportent difficilement d'être mutilées, et toute mutilation suspend ou ralentit la croissance. Or, en supprimant la croissance on supprime par le fait même toute espèce d'héliotropisme et de géotropisme. Si la croissance est seulement ralentie, l'héliotropisme et le géotropisme diminuent en proportion. Il ne faut pas oublier en effet ce point capital, que l'héliotropisme est en raison directe de la croissance. Pour ne pas fatiguer le lecteur, je ne rapporterai ici que les plus importantes des nombreuses expériences que je fis sur ce sujet. Il est bon de remarquer que je me servais d'un rasoir pour couper la cime des tigelles, afin de ne pas écraser les tissus, et que je les plaçais dans les conditions de végétation les plus favorables. Pour les expériences de géotropisme, je plaçais les germes horizontalement, et pour celles d'héliotropisme je les exposais à l'optimum de l'intensité lumineuse propre à chaque organe.

Dans le tableau suivant, la lettre L indique la longueur de l'organe avant la décapitation ; *l*, la longueur de la cime retranchée ; T, l'accroissement en un nombre d'heures déterminé.

Expériences sur des embryons étiolés de *Phaseolus multiflorus*.

Embryon.	L	<i>l</i>	T = (24 heures).
a	44 millim.	0	48 %
b	42	2	30

¹ *Die undulirende Nutation. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch.*, B. LXXVII, 1878, pag. 25.

c	44	4	18
d	39	6	15
e	38	8	10
f	31	10	4
g	34	12	0
h	45	0	83

Les exemplaires *e* et *f*, quoique fortement décapités, auraient encore pu s'accroître de 20 à 24 %; *h* ne tarda pas à se redresser verticalement sous l'effet du géotropisme; *a* et *b* trahirent des mouvements géotropiques, mais en moindre proportion que *h*; *c-e* se redressèrent proportionnellement à leur force décroissante; *f* ne trahit que de faibles vestiges de géotropisme, *g* n'en montra plus aucune trace.

Embryons étiolés d'*Helianthus annuus*.

	L	<i>l</i>	T (48 heures).
a	52 millim.	0 millim	8,4 %
b	43	5	0
c	48	10	0
d	47	0	16

d se redressa très promptement sous l'effet du géotropisme, et devint vertical; *a* se redressa beaucoup, *b* sensiblement, *e* aucunement. On sait que les embryons d'*Helianthus annuus* ne sont que très faiblement héliotropiques. Dans l'expérience concomitante que je fis avec la lumière oblique, *a* manifesta peu d'héliotropisme, *b* et *c* aucun; mais l'embryon resté intact se courba sensiblement vers la source lumineuse.

Embryons étiolés de *Brassica oleracea*.

	L	<i>l</i>	T (24 h.)	(72 h.)
a	32 millim.	0 millim.	15 %	53
b	30	2	11	31
c	31	4	7	19
d	29	6	3	7
e	30	8	0	0
f	28	10	0	0
g	29	12	0	0
h	32	14	0	0
i	26	16	0	0
k	29	0	36	115

k s'infléchit très vite lorsqu'il fut exposé à la lumière, *a* plus lentement, *b*, *c* faiblement, *d* d'une façon à peine sensible, et tous les autres point du tout.

Dans des expériences parallèles sur le géotropisme, les embryons placés à l'obscurité dans une position horizontale se redressèrent diversement. *k* promptement, *a* imparfaitement, *b* et *c* faiblement, *d* presque insensiblement, et les autres point du tout.

Comme tous les sujets avaient été marqués de divisions millimétriques à l'encre de Chine, je pus vérifier leur croissance, tant chez ceux qui avaient été décapités que chez ceux qui étaient restés intacts. Je pus conclure que la croissance avait été ralentie ou arrêtée selon que la mutilation avait été plus ou moins grande.

En rapprochant l'ensemble de mes expériences de celles de Darwin, je constate une entière concordance dans les faits. Mais je constate non moins clairement que Darwin en a forcé les déductions. Les embryons mutilés au point de perdre leur faculté de croissance, perdent par cela même leurs facultés héliotropiques, et Darwin a tort de dire que des embryons décapités, mais conservant encore quelque faculté de croissance, ne se montrent plus héliotropiques.

L'illustre savant a fait une seconde série d'expériences auxquelles il attache la plus grande importance, et dont voici le résumé.

On sait que des tigelles exposées à la lumière oblique se courbent dans toute leur longueur et jusqu'au ras du sol. Or, Darwin ayant enveloppé le sommet des tigelles d'une baudruche couverte d'une couche d'encre de Chine pour intercepter la lumière, les tigelles ne se courbèrent plus du tout. La baudruche n'avait produit aucun effet par elle-même, et, ce qui le prouve, c'est que des tigelles enveloppées d'une baudruche simple n'en continuaient pas moins à se courber. Darwin tira donc la conclusion suivante :

C'est le sommet seul de la tigelles qui est affecté directement

par la lumière, et ce sommet transmet l'héliotropisme à la base, qui par elle-même est inerte.

Darwin crut en trouver de nouvelles preuves dans les expériences suivantes.

Des graines de *Brassica oleracea* furent placées sous une couche de sable fin d'un quart de pouce d'épaisseur. On avait expérimenté qu'une couche de 1/10 de pouce suffisait pour intercepter tout rayon lumineux, tant à l'état sec qu'à l'état humide. Lorsque les axes hypocotylés eurent atteint une longueur de 0,04 ou 0,55 de pouce, ils furent chaussés d'une épaisse couche de sable et exposés à l'action d'une lampe de paraffine pendant neuf heures. Toutes les tigelles s'infléchirent vers la lumière, et la base se courba si fortement qu'elle creusa dans le sable un sillon de 0,01 de pouce. Darwin se crut donc autorisé à attribuer cette inflexion de la base à la transmission de l'héliotropisme émané du sommet de la tigelle.

Pour moi, je vois d'abord dans cette expérience et dans toutes les autres analogues, une preuve de la grande force héliotropique du sommet de l'axe épicotylé. Cela est parfaitement d'accord avec mes théories, car la force de croissance est beaucoup plus forte au sommet de la tige qu'à la base, et j'ai fait voir que l'énergie héliotropique est en raison directe de celle de la croissance et a son siège dans la même région de la tigelle. En second lieu, j'y vois la constatation de ce fait : que la base de la tigelle est absolument insensible à l'action de la lumière, c'est-à-dire anhéliotropique. Mais quant à la transmission de l'héliotropisme, elle n'est rien moins que prouvée.

En effet, si l'on songe d'une part à la grande force d'héliotropisme qui fait courber ces tigelles si tendres, et d'autre part à leur peu d'élasticité, il faut admettre que la force exercée au sommet entraînera nécessairement la base. Ajoutez que le poids de la cime que la courbure héliotropique met en surplomb, entraînera encore davantage la partie inférieure. Ce poids est peu de chose, je l'avoue ; mais en exerçant une traction sur la face obscure et une pression sur la face éclairée, il détermine une

croissance inégale dont l'effet s'ajoutera à celui de la courbure héliotropique.

Voici maintenant une expérience personnelle que j'oppose à celles de Darwin. Le but en avait été d'abord d'isoler les effets de la gravitation de ceux de l'héliotropisme, mais elle s'applique admirablement au but nouveau que je me proposais. Il s'agissait de soustraire des pousses de Cresson de 2 à 5 centimètres, à l'effet de la gravitation, tout en les tenant éclairées d'un seul côté.

Voici l'appareil que j'imaginai. Qu'on se représente une grosse pendule marine avec son cadran vertical. Les aiguilles sont remplacées par un disque de métal muni de quatre cornets en métal, orientés dans le sens des aiguilles et pouvant recevoir de petits vases cylindriques. Les embryons de Cresson furent plantés dans de petits vases de terre, et, quand ils eurent atteint la hauteur voulue, on disposa les vases dans les quatre cornets du disque, puis l'horloge fut mise en marche. Le disque faisait un tour par heure. L'appareil se trouvant placé dans ma chambre obscure, dont j'ai donné ailleurs la description, je posai une flamme de 6,5 bougies normales en face de l'axe de rotation du disque, qui était couvert d'une couche de noir opaque, ainsi que le reste de l'appareil. Chaque pousse de Cresson tourna donc comme fait l'extrémité des aiguilles dans une horloge, en passant successivement par les positions verticale, debout, horizontale et verticale renversée, tout en présentant sans cesse le même côté à la flamme. Celle-ci était placée à 2^m,50, de manière à réaliser l'optimum d'intensité lumineuse pour l'héliotropisme. Comme terme de comparaison, des embryons de Cresson du même âge que ceux de l'appareil de rotation furent placés sur un terrain immobile à une distance égale de la lumière.

La courbure héliotropique se produisit en même temps sur l'un et l'autre appareil. Mais quand je changeais la distance de la flamme, elle se produisait plus vite sur l'appareil de rotation, parce que le géotropisme négatif contrariait la croissance dans

les germes immobiles, tandis que j'ai toujours pu constater que l'optimum d'éclairement annulait les effets de géotropisme.

Exposons maintenant l'ensemble des résultats de notre expérience. Sur l'appareil de rotation, les tigelles ont conservé leur partie inférieure absolument droite et la cime se dirigeait vers la lumière en formant brusquement un angle avec la base. Sur l'appareil immobile, les tigelles se sont courbées dans toute leur longueur, jusqu'au ras du sol.

D'où vient cette différence? Les conditions d'éclairage étant les mêmes, les effets d'héliotropisme ne peuvent être dissimulables. La différence doit donc venir de ce que les tigelles en rotation étaient soustraites à l'action unilatérale du géotropisme. La courbure de la base dans les tigelles immobiles ne résulte donc pas de l'héliotropisme, mais du poids avec lequel le sommet, en se courbant héliotropiquement, pèse sur la partie inférieure. C'est un phénomène de croissance produit par la traction opérée sur la face obscure de l'organe et la pression exercée sur la face éclairée. Or, sur l'appareil de rotation, ce double effet de traction et de pression se trouvait complètement supprimé.

Je dois ajouter que la courbure héliotropique des tigelles formait un angle droit avec le plan du disque de rotation. Ce fait indique que la cime obéissait à l'influence lumineuse avec une exactitude absolue, car elle se plaçait parallèlement au plan d'incidence des rayons.

Deux conséquences ressortent de cette expérience.

Premièrement, la théorie de Darwin sur la transmission et l'irritation héliotropiques est fautive, car, s'il y avait transmission, la base de la tigelles n'aurait pas manqué de se courber en recevant l'irritation de la cime.

Deuxièmement, la base de la tigelles est insensible à l'action de l'héliotropisme.

Cette expérience, répétée avec des germes de toute espèce, m'a toujours donné les mêmes résultats. Jamais je n'ai vu se courber que la partie de la tigelles directement héliotropique.

Avait-elle 1 à 1,5 centim. de long, elle s'infléchissait jusqu'au ras du sol ; avait-elle de 2 à 4 centim., elle se courbait jusqu'à la moitié ou au tiers de la hauteur. Ne négligeons pas de remarquer que si les tigelles courtes se plient jusqu'au sol, on ne peut pas accuser l'appareil de rotation de fausser les effets de l'héliotropisme dans les tigelles plus longues, qui ne se courbent que jusqu'au tiers ou à la moitié.

N'est-il pas évident que ce que Darwin regardait comme le résultat d'une irritation est donc un effet du surplombement de la cime, qui fait intervenir dans la croissance le double effet de traction et de pression ?

Je vais prouver à présent que, même les parties susceptibles d'héliotropisme ne se courbent pas lorsqu'elles ne sont pas directement éclairées, alors même qu'une partie voisine s'infléchit. Ce fait achèvera de ruiner la théorie de l'irritation transmise.

Quatre embryons de *Brassica oleracea* furent placés, comme pour l'expérience précédente, dans les quatre cylindres de l'appareil de rotation ; seulement ils étaient encore tous les quatre susceptibles de se plier héliotropiquement jusqu'au ras du sol, et n'avaient qu'un centimètre de hauteur. Devant deux des embryons, deux feuilles de métal enduites d'une couche de noir opaque furent disposées de telle façon que la partie supérieure de la tigelle restât seule éclairée. La moitié inférieure se trouvait dans l'obscurité, mais avait encore assez d'espace devant elle pour s'infléchir librement. Deux plaques latérales interceptaient la lumière réfractée. Au bout d'une heure et demie, je vérifiai les résultats. Les deux tigelles entièrement éclairées s'étaient courbées jusqu'au niveau du sol ; dans les deux autres, la partie inférieure, restée à l'obscurité, s'était maintenue droite.

Dans une autre expérience, je ne mis pas assez de terre pour remplir complètement le cylindre de verre, dont un rebord de 3 à 4 millim. fut laissé libre et couvert extérieurement de pa-

pier noir, tandis qu'intérieurement j'appliquai une couche de couleur noire. Ainsi la tigelle, en sortant de terre, ne rencontrait pas aussitôt les rayons lumineux ; elle avait à traverser d'abord une zone d'obscurité, jusqu'au moment où elle dépassait le niveau des rebords du cylindre. Le résultat de l'expérience fut que les parties non directement éclairées demeurèrent verticales, bien qu'elles fussent très fortement héliotropiques.

Je renouvelai ces diverses expériences de rotation avec des embryons de *Phalaris canariensis*, pour lesquels Darwin semble avoir une sorte de prédilection, et qui sont en réalité d'une étonnante sensibilité. Ainsi, les germes étiolés de ce *Phalaris* (toujours rouges dans cet état) se courbent aussi rapidement vers la lumière que des germes de *Vicia* en pleine croissance.

Les résultats furent les mêmes, avec cette particularité que la différence de courbure entre les germes tournants et les germes immobiles était moindre que dans les embryons dicotylédonés. Cela confirmait encore ma façon de voir. Il y a en effet une grande différence de volume et de poids entre les sommets des tigelles monocotylédonées et dicotylédonées ; la cime du *Phalaris*, n'étant qu'une pointe légère, exerçait une moindre pression sur la base de l'organe.

Je fis encore une série d'expériences avec le *Vicia sativa*. Il y a déjà plusieurs années que j'ai fait connaître l'extrême sensibilité de ces sortes de germes quand ils sont étiolés : l'héliotropisme y est si fort qu'il annule presque le géotropisme. Je les choisis de 3 à 4 centim. de longueur, et je les plaçai dans de petits pots, la tête en bas. On n'avait donc pas à craindre d'influence géotropique, et la cime ne pouvait pas non plus peser sur la base. La lumière se trouvant placée à la distance optimum de 1^m,50, les uns furent éclairés dans toute leur longueur, et les autres sur une longueur de 7 ou 8 millim. à partir de la pointe. Des feuilles de métal plantées dans la terre des pots servaient d'écran et la base des tigelles se trouvait dans une obscurité absolue. Le résultat fut que la cime se courba constamment vers

la lumière, en formant avec la partie non éclairée de la tige un angle presque droit.

Au contraire, les germes éclairés dans toute leur longueur s'infléchissaient en formant un angle plus ouvert, et la courbure héliotropique descendait jusqu'à un point inférieur à celui où elle s'arrêtait brusquement dans les autres.

Comme je n'oubliais jamais de tracer sur les tiges des divisions millimétriques, je pus constater à chaque expérience que la courbure ne porte que sur la région en pleine croissance, et seulement si elle est directement exposée à la lumière.

Voici une expérience qui se recommande par sa simplicité. Faites pousser des germes de *Vicia sativa* devant une flamme normale, en les plaçant exactement sur le même plan horizontal que la lumière. Exposez-les un moment à une faible lumière solaire, tombant aussi horizontalement, afin d'augmenter leur sensibilité; puis exposez-les de nouveau à la lumière normale, en les maintenant toujours horizontales, mais de telle sorte que la tige soit perpendiculaire au plan d'incidence de la lumière. Il vous sera facile, au moyen d'écrans, de constater que la partie héliotropique de la tige ne se courbe que dans les points exposés directement aux rayons lumineux. Disposez les écrans de manière à mettre exactement la tige dans l'ombre, et vous verrez que la courbure héliotropique ne se manifestera qu'au fur et à mesure que la croissance portera la cime en dehors de la zone obscure.

La théorie de Darwin se trouve donc renversée de fond en comble, puisque même les parties susceptibles encore d'héliotropisme ne se courbent qu'autant qu'elles sont directement exposées à la lumière. Aucune transmission d'irritation ne se produit, et pour ce qui est du sillon que les tiges de Darwin impriment sur le sable, on n'y peut voir qu'une pression mécanique. Cette pression est d'ailleurs très faible, et, pour peu que le sable soit tassé, aucun sillon ne se produit pas plus que dans l'argile finement pétrie.

INTENSITÉ LUMINEUSE. — Selon Darwin, l'héliotropisme augmente avec l'intensité de la lumière. Ce principe n'est pas plus fondé que le principe contraire, soutenu par Payer.

Mes expériences personnelles m'ont démontré qu'en présence d'une intensité lumineuse décroissante, l'héliotropisme augmente d'abord graduellement jusqu'à un certain maximum, puis diminue, pour tomber peu à peu à zéro.

Les idées de Darwin sur l'intensité lumineuse peuvent se résumer dans les deux propositions suivantes :

1° L'intensité lumineuse n'est pas proportionnée à l'héliotropisme, ce qui prouve qu'elle agit comme un stimulant.

2° La durée de l'éclairement n'est pas proportionnée à l'héliotropisme, ce qui prouve encore un phénomène d'irritation.

Examinons d'abord le premier point. Le manque d'accord entre l'héliotropisme et l'intensité de la lumière s'explique d'une façon bien simple : c'est que la différence d'éclairement entre la face obscure et la face éclairée de l'organe, différence qui provoque l'héliotropisme, n'est pas toujours en rapport avec l'intensité lumineuse. Il y a là un effet purement physique, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir une irritation nerveuse.

Le second point n'est également vrai que dans un certain sens, et il trouve son explication dans ce que nous avons dit plus haut de l'induction photomécanique.

Si j'expose un germe à la lumière jusqu'à ce que l'induction héliotropique ait eu lieu et que je le place ensuite dans l'obscurité, la courbure héliotropique se produit aussi bien que s'il avait continué de séjourner à la lumière. Les germes de *Vicia* et de *Cresson* manifestent leur héliotropisme dans un temps donné, que la lumière soit continue ou qu'elle soit intermittente à raison d'une seconde d'éclairage pour deux secondes d'obscurité. Toutefois, il y a un minimum d'éclairement où l'héliotropisme est exactement proportionné à la lumière.

Cette persistance de l'effet lumineux qui se continue dans l'obscurité pourrait facilement donner le change et faire supposer

un phénomène d'irritation nerveuse, comme le veut Darwin. Mais cette persistance, comme toute la question de l'induction photomécanique, se résout par une explication physique. La formation de la chlorophylle, c'est-à-dire d'une individualité chimique, se produit de même. J'ai été le premier à le montrer ¹, et MM. Mikosch et Stöhr ² l'ont démontré à leur tour par des expériences faites dans mon laboratoire, mais par une autre méthode. Pourtant, personne n'est tenté de faire un rapprochement entre ce phénomène et l'action du nerf optique. D'ailleurs MM. Bunsen et Roscoe ³, dans leurs belles recherches sur l'induction photochimique, ont montré que des faits analogues avaient eu lieu même en dehors du règne organique. Dans une expérience mémorable, ils ont montré que si l'on met en présence de l'hydrogène et du chlore, l'acide chlorhydrique ne se produit pas avec une activité uniforme lorsqu'on expose le mélange à la lumière. Celle-ci favorise la combinaison avec une force croissante jusqu'à une limite déterminée, et, si la lumière disparaît, la combinaison ne s'arrête pas pour cela, mais persiste dans l'obscurité pendant un temps donné et continue à produire de l'acide. Cette induction photochimique offre une analogie frappante avec les phénomènes de l'héliotropisme, et il est à croire qu'elle y joue un rôle. Sans doute il reste encore des points obscurs, mais ce que nous connaissons permet de faire ce rapprochement. Il y a toujours avantage à rapprocher un problème soumis à l'étude d'un problème déjà résolu, et c'est ainsi que procèdent les sciences naturelles.

La théorie des ondulations en acoustique n'est-elle pas née d'une comparaison entre les ondes liquides et les ondes sonores ?

Mais que pouvons-nous gagner à rapprocher l'action encore

¹ *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze*. Wien, 1877, pag. 87 et suivantes.

² *Loc. cit.*

³ *Poggendorfs' Annalen*, B. X, 1857, pag. 481 et suiv.

inexpliquée de l'héliotropisme de l'action plus inexpliquée encore du système nerveux? Nous épaississons les ténèbres au lieu de les dissiper. Au contraire, si tout ce que nous connaissons de la vie des plantes a pu s'expliquer jusqu'ici par des effets mécaniques, il faut chercher également dans des effets mécaniques l'explication de ce que nous ne connaissons pas. La mécanique de la végétation renferme encore bien des mystères, mais nous en connaissons du moins certains facteurs, ne fût-ce que la turgescence, qui, de l'aveu même de Darwin; nous rend compte, à elle seule, d'une foule considérable de phénomènes.

CONTRASTES LUMINEUX.— Il ne reste plus à examiner que le quatrième point de la théorie de Darwin.

Si les plantes héliotropiques sont sensibles aux contrastes lumineux, s'ensuit-il que la lumière agisse comme une irritation nerveuse?

Il est bon de reproduire textuellement le passage de Darwin. « Avant de connaître la sensibilité extrême des cotylédons du *Phalaris*, j'étais occupé à une expérience sur la circumnutation d'un embryon de cette plante dans l'obscurité. Pour faire les observations, je me servais d'une petite bougie que j'approchais pendant une ou deux minutes de la plaque de verre perpendiculaire où se transcrivaient les mouvements de circumnutation. Je fis ainsi dans un jour dix-sept observations à un intervalle d'une demi-heure ou de trois quarts d'heure. Le soir nous fûmes tout surpris de voir que vingt-neuf cotylédons étaient sensiblement courbés et s'infléchissaient vers la paroi de verre, dans la direction où se trouvait chaque fois la lumière. Ainsi, les apparitions si courtes de la bougie avaient suffi pour provoquer l'héliotropisme.

»Le même fait fut observé avec des germes de *Solanum Lycopersicum*, et nous fûmes tenté de l'attribuer à un phénomène d'induction photomécanique. Mais depuis que nous avons lu les observations de M. Wiesner, nous ne doutons pas que les effets de la lumière intermittente ne soient plus forts que ceux d'une

lumière continue, puisque les plantes se montrent particulièrement sensibles aux contrastes lumineux¹.»

Darwin appuie donc sa théorie en partie sur ses expériences personnelles, en partie sur les miennes. Les siennes, quoique un peu primitives et grossières, ont donné les mêmes résultats que les miennes, à savoir : que la lumière continue apporte à la plante un excédant de lumière. Quant à savoir si la lumière intermittente agit plus fortement que la lumière continue, comme le prétend Darwin, son expérience ne permet pas de se prononcer, tandis que les miennes tranchent la question.

Or elles ont formellement prouvé que l'effet de la lumière intermittente n'est pas le moins du monde plus fort que celui de la lumière continue. En dehors de l'induction photomécanique, elles ne montrent qu'une chose, c'est que la plante éclairée d'une manière continue reçoit un excédant de lumière qui reste sans action sur la courbure héliotropique et qui pourrait s'appeler lumière latente.

Il n'y a donc là rien qui justifie la théorie des contrastes, que Darwin formule encore à propos de quelques autres faits. Par exemple, des plantes, après avoir séjourné dans l'obscurité, se courbent plus rapidement vers la lumière; des germes émergeant de l'obscurité du sol sont plus sensibles que des bourgeons foliaires habitués aux rayons solaires. Ces faits sont exacts. On a bien souvent fait remarquer aussi que les plantes étiolées sont d'une sensibilité plus grande. Mais tous ces phénomènes s'expliquent bien plus simplement que par des effets de contraste, et tout bonnement par l'augmentation de l'énergie de croissance que les plantes acquièrent à l'ombre. Plus la lumière est intense, plus la croissance décline, et plus un éclaircissement unilatéral provoque rapidement les courbures héliotropiques.

Je dois citer ici une expérience personnelle qui me paraît tout à fait probante. J'ai constaté que des germes très sensibles peu-

¹ *La faculté motrice*, pag. 461-62 de la *Trad. franç.*, pag. 457 de l'*Édition anglaise*.

vent augmenter encore de sensibilité si l'on diminue légèrement la turgescence des cellules, puisque la turgescence contrarie un peu la courbure héliotropique. On y arrive, soit en plongeant la plante dans une faible solution de sel, soit en la laissant un peu se flétrir, soit en l'exposant pendant quelque temps à la lumière. Or tout cela revient à dire qu'un germe étioilé de n'importe quelle façon, et ayant poussé à l'ombre, montre une plus grande sensibilité héliotropique quand on l'expose à la lumière.

On est donc autorisé à conclure de tous ces phénomènes d'intermittence lumineuse, qu'il n'y a rien de moins fondé que le rapprochement, qui semble d'abord si naturel, entre l'action que les contrastes lumineux exercent sur le système nerveux des animaux et celle qu'ils produisent sur les plantes, puisque cette dernière trouve ailleurs une explication plus simple et plus facile.

CHAPITRE IV.

GÉOTROPISME.

Si l'on place une tige dans l'obscurité en lui donnant une position horizontale, elle tend à reprendre la direction verticale en redressant son extrémité supérieure, et l'incurvation se produit dans la zone de la plus forte croissance. Au contraire, si, tout en maintenant cette tige dans la position horizontale, on la retourne à de courts intervalles, de façon que ce ne soit pas toujours le même côté qui regarde le sol, ou bien si on la fait tourner par un mouvement continu autour de son propre axe, ou encore si on lui imprime un mouvement de rotation autour d'un axe étranger, de telle sorte que la cime de la tige décrive un cercle dans un même plan vertical, il ne se produit point de redressement. Cette propriété des plantes a reçu le nom de géotropisme, et l'expérience qui précède montre que le géotropisme agit dans le sens de la pesanteur.

Les racines se comportent exactement de même que la tige, mais en sens inverse : elles se courbent vers le sol.

L'illustre physiologiste anglais Knight a montré dès le commen-

cement de ce siècle que le géotropisme ne pouvait être qu'un effet de la gravitation universelle. Si l'on place des plantes sur une roue horizontale que l'on fait tourner pour engendrer la force centrifuge, on remarquera que les tiges et les racines, si elles sont libres dans leurs mouvements, prennent une direction intermédiaire entre la pesanteur et la force centrifuge ; qu'elles suivent, en un mot, la résultante de l'une et de l'autre force.

Ce qui le montre encore mieux, c'est que la tige se dirige constamment vers le centre de la roue et la racine vers la périphérie. Or, si l'on soumet à la force centrifuge deux liquides de densité différente, le plus lourd est toujours entraîné le plus loin du centre. Il n'est donc plus permis de douter que la direction des tiges et des racines ne soit gouvernée par la gravitation.

De quelle manière la gravitation agit-elle sur les végétaux ? Cela est encore un mystère. Nous savons seulement que dans les tiges couchées horizontalement la face inférieure s'accroît plus vite, tandis que l'inverse a lieu dans les racines. C'est cette différence d'accroissement qui a pour résultat l'incurvation de l'organe.

Mes expériences personnelles m'ont démontré que l'incurvation géotropique ne pouvait être attribuée à une tension passive, comme en produirait la simple turgescence, et qu'il faut absolument faire intervenir la croissance. Aussitôt qu'un organe ne trouve plus d'oxygène pour se développer, ou que la température est trop basse ou trop élevée, le géotropisme disparaît en même temps que la croissance.

GÉOTROPISME POSITIF ET NÉGATIF.—Le mot de géotropisme a été introduit par M. Frank ¹, qui a fait adopter également les termes de géotropisme négatif pour la courbure des tiges vers le haut, et de géotropisme positif pour la courbure des racines vers le sol. Darwin appelle ce dernier géotropisme et l'autre apogéotropisme. M. Frank en reconnaît encore une troisième espèce,

¹ *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1868.

qui fait prendre à certains organes une direction perpendiculaire à celle de la pesanteur, c'est-à-dire horizontale. Darwin l'adopte également et la désigne sous le nom de diagéotropisme. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

PESANTEUR ET CROISSANCE. — La courbure héliotropique, comme nous l'avons déjà vu, s'explique le plus naturellement du monde par la différence d'éclairement, et en conséquence par la différence d'accroissement qui se produit entre la face obscure et la face éclairée d'un organe. Il n'en est pas de même pour la courbure géotropique, où la pesanteur agit uniformément sur l'une et l'autre face. Comment donc expliquer cette incurvation ?

Il y a d'abord à se demander si la courbure géotropique se produit parce que la croissance de la face convexe est accélérée, ou bien parce que celle de la face concave est ralentie.

Cette question a été examinée tout récemment par MM. Elfving¹ et Schwarz², qui ont constaté que des plantes qu'on faisait tourner lentement autour d'un axe horizontal ne poussaient ni plus ni moins vite qu'en restant immobiles. Seulement, par une interprétation erronée, ils ont conclu « que la pesanteur n'exerçait aucune influence sur la force végétative d'un organe géotropique ».

Il faut raisonner autrement. Dans une tige placée horizontalement, la face inférieure pousse plus vite que la supérieure : là-dessus, pas le moindre doute. Or, si je fais mouvoir cette tige autour de son axe, la face inférieure devient tour à tour la face supérieure. Si dans la première position sa croissance a été accélérée, dans la seconde elle est ralentie. Si je trouve donc en fin de compte que cette face, comme tout l'ensemble de l'organe, ne s'est accrue ni plus ni moins vite que dans la position normale, je dois conclure, non que la pesanteur n'a eu aucune influence, mais qu'elle a ralenti la croissance de la face supé-

¹ *Act. Soc. scient. fenn.*, tom. XII, 1880.

² *Bot. Zeitung*, 1881, pag. 176 et suiv.

rieure exactement dans la même mesure qu'elle a accéléré celle de la face inférieure.

La différence entre l'héliotropisme et le géotropisme est donc celle-ci :

La face obscure, dans la courbure géotropique, croît aussi vite que l'organe tout entier quand il est soustrait à la lumière; au contraire, si l'organe est soustrait à la pesanteur, la face supérieure pousse plus lentement que la face supérieure.

VARIATIONS DU GÉOTROPISME. — Le géotropisme offre les degrés d'intensité les plus variés. Les tiges et les racines maîtresses sont les plus fortement géotropiques, celles de deuxième évolution le sont déjà bien moins, et celles de troisième sont parfois tout à fait insensibles. Mais si l'on coupe la tige ou la racine maîtresse, les tiges ou racines secondaires héritent de leur puissance géotropique aussi bien que de leurs fonctions.

Pour se rendre compte de cette inégalité de force géotropique, il suffit de se rappeler que le géotropisme, comme l'héliotropisme, est proportionné à l'énergie végétative d'un organe. Or ce sont les tiges et les racines maîtresses qui, se trouvant dans des conditions de nutrition les plus favorables, possèdent aussi la plus grande force de croissance. Nous avons constaté nous-même, dans la première partie de ce travail, que la mutilation des tigelles, en ralentissant ou en suspendant la croissance, suspendait ou ralentissait au même degré les facultés héliotropiques et géotropiques. Nous aurons l'occasion de constater le même fait pour les racines. Seulement la force géotropique ne dépend pas uniquement de l'énergie végétative d'un organe; elle est encore en rapport avec un degré d'inclinaison sur l'horizon. Il va de soi que la pesanteur aura d'autant plus d'action sur une tige qu'elle s'approchera davantage de l'horizontale, et M. Sachs a démontré que des tiges faiblement géotropiques devenaient incapables de se redresser dès que l'angle qu'elles formaient avec la verticale dépassait une certaine ouverture.

ACTION COMBINÉE DE L'HÉLIOTROPISME ET DU GÉOTROPISME. — Il est important de ne pas oublier que la plupart des organes aériens s'orientent sous l'influence combinée de l'héliotropisme et du géotropisme.

H. von Mohl ¹ et Müller ² ont fait l'importante observation que les tiges, obéissant à la fois à l'héliotropisme positif et au géotropisme négatif, prennent une position intermédiaire entre ces deux forces. Cette position varie avec la nature de l'organe. Les bourgeons foliaires se rapprochent davantage de la normale géotropique et les tigelles davantage de la normale héliotropique.

Sous l'influence de l'induction photomécanique, les choses se passent un peu différemment. Si l'organe, après avoir été exposé à la lumière latérale, est placé horizontalement dans l'obscurité, il continue à se courber uniquement dans le sens de l'héliotropisme induit. L'induction photomécanique rend en effet les plantes insensibles au géotropisme, comme nous l'avons constaté précédemment.

Il existe aussi une induction géotropique, et elle nous fait comprendre pourquoi il est si difficile de faire dévier les tiges maîtresses de la direction verticale, qui est la normale géotropique. D'autre part, l'héliotropisme annule parfois absolument les effets géotropiques, dans les organes exposés à leur optimum d'intensité lumineuse.

Ajoutons encore que les chaumes des Graminées conservent à chaque entre-nœud, même après leur période de croissance, une zone capable d'accroissement. Si quelque accident amène le chaume dans la position horizontale, la face inférieure de cette zone, s'accroissant plus vite que l'autre, le ramène vers la verticale et le redresse. Ce redressement se fait plus vite à la lumière que dans l'obscurité, ce qui fait supposer un effet combiné de l'héliotropisme positif et du géotropisme négatif.

La réaction d'un organe contre la pesanteur et contre la lu-

¹ *Arb. des bot. Instit. zu Würzburg*, B. II, 1879, pag. 265.

² *Flora*, 1876, pag. 94.

mière varie selon son âge. Dans l'axe hypocotylé du Cresson, par exemple, la cime extrême est également insensible à l'héliotropisme et au géotropisme. La région sous-jacente, un peu plus âgée, est légèrement apogéotropique et fortement héliotropique. Cela fait comprendre pourquoi les tigelles de cette plante et de beaucoup d'autres se courbent vers la lumière en formant un arc de cercle. L'extrémité obéit directement à l'héliotropisme et entraîne la base ; mais celle-ci devient apogéotropique vers la fin de la croissance, et se relève vers la verticale en réagissant contre la pesée de la cime. Ces observations préliminaires sur le géotropisme étaient nécessaires avant d'aborder le fond du débat.

THÉORIES DE DARWIN SUR LE GÉOTROPISME. — Les théories de Darwin sur le géotropisme peuvent se résumer dans les deux formules suivantes :

1° Le géotropisme, tant positif que négatif, n'est qu'une forme de la circumnutation.

2° Le géotropisme positif des racines a son siège dans l'extrémité radicellaire, qui, tout en étant elle-même insensible au géotropisme, le transmet sous forme d'irritation à la partie de la racine où se produit la courbure.

Voici maintenant les faits sur lesquels Darwin a fondé ses théories.

Ciesielski¹ a observé qu'une racine dont on coupe l'extrémité ne redevient géotropique qu'après avoir reconstitué son extrémité, et que des racines amputées ainsi, après avoir séjourné préalablement dans la position horizontale, se courbent néanmoins dans le sens du géotropisme positif. M. Sachs admet le premier de ces deux faits et nie le second. Darwin, ayant répété de mille manières les expériences de Ciesielski, reconnaît qu'elles ne réussissent pas toujours, parce que l'amputation a besoin d'être faite avec les plus grandes précautions pour ne pas déchirer les tissus voisins, mais qu'en définitive l'assertion de Cie-

¹ *Beiträge z. Biologie der Pflanzen*, publiés par Cohn, H. II, pag. 21.

selski est exacte. Seulement, au lieu d'expliquer comme lui le phénomène par l'induction géotropique, il y voit un effet d'irritation transmise de la pointe radicellaire à la région où s'opère la plus forte croissance. De nouvelles expériences le confirmèrent dans cette opinion.

Seize vigoureux plants de haricots, dont la radicule s'était développée dans un plan rigoureusement vertical, furent couchés par lui horizontalement pendant 1 h. 37 m. Le sommet de la racine fut ensuite amputé transversalement sur une longueur de 1,5 millim., et les plants remis dans la position verticale. Dans l'espace de 6 à 9 h., douze racines se courbèrent géotropiquement par rapport à leur position horizontale antérieure. Les quatre autres ne manifestèrent aucun géotropisme et continuèrent à s'allonger dans le sens vertical. Lorsqu'on laissait les plants séjourner moins longtemps dans la position horizontale, avant de faire la résection de la pointe, la courbure géotropique se produisait de même, mais d'une façon moins prononcée.

Dans une seconde série d'expériences, des plants de *Vicia Faba* furent fixés de manière que la radicule se trouvât exactement horizontale. Les uns furent laissés intacts et les autres cautérisés à leur extrémité radicellaire avec de la pierre infernale. Les racines des premières se courbèrent suivant la verticale, celles des autres restèrent immobiles. Ce n'est qu'après un intervalle assez long, quand la pointe se fut reconstituée, qu'elles se courbèrent à leur tour vers le sol.

Darwin interprète ces faits de la manière suivante : 1° La racine n'est sensible au géotropisme que si elle reste intacte ; 2° Si la pointe est amputée, la racine continue à croître, mais se montre insensible au géotropisme. La pointe radicellaire est donc le siège de la sensibilité géotropique, qui se propage de là comme une irritation nerveuse vers la région où se produit la courbure.

Je vais à mon tour rapporter une série d'expériences personnelles qui renverseront, je l'espère, les théories séduisantes du savant anglais.

Je crois devoir avertir d'abord que j'opérais de deux manières,

Ou bien je plaçais les embryons tout simplement dans des endroits humides, ou bien je les mettais dans de la sciure de bois mouillée. Les deux procédés donnaient le même résultat. Mes expériences ont porté sur : *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Maïs*, *Pois*.

Les cotylédons furent fixés à des épingles, de telle façon que la courbure de nutation spontanée se produisît dans un même plan horizontal. De cette manière, on évitait la confusion entre celle-ci et la vraie courbure géotropique.

Dans les tableaux suivants, L marque la longueur primitive des racines ; T 24—48 l'accroissement obtenu en vingt-quatre ou quarante-huit heures. L'amputation des racines se faisait à 1 millim. du sommet et emportait la zone de croissance, qui se trouve toujours à moins de 0,5 millim. de l'extrémité.

Embryons de Maïs. — Sujets intacts.

L	T 24	T 48
a 19 millim.	80 %	246 %
b 24	71	169
c 26	86	271
d 32	77	199
	Moyenne... 77,5 %	221 %

Sujets amputés.

a' 17 millim.	58 %	99 %
b' 25	69	103
c' 27	3	5
d' 28	34	34

On voit que les sujets amputés croissaient moins vite que les sujets intacts, contrairement à ce que dit M. Sachs. Les sujets amputés a' b', qui conservaient encore une force de croissance relativement grande, se courbèrent géotropiquement, sans que leur extrémité mutilée se fût reconstituée. Les deux autres c' d' restèrent inertes.

Embryons de Pois. — Sujets intacts.

L	T 24	T 48
a 23 millim.	80 %	110
b 25	46	132
c 29	37	122
d 29,5	49	146
Moyenne...	<u>42,7</u>	<u>127</u>

Sujets amputés.

a' 20 millim.	5 %	14 %
b' 26,5	11	13,2
c' 28,5	14	12,2
d' 30	9	14,8
Moyenne...	<u>9,7</u>	<u>13,5</u>

Les sujets *a b c d* se courbèrent géotropiquement ; les autres demeurèrent inertes.

Mais je crains de fatiguer en transcrivant toutes les expériences que j'ai faites, et qui toutes furent on ne peut plus concordantes. Je me bornerai à indiquer les conclusions que je me crois autorisé à en tirer.

1° Les racines décapitées s'accroissent moins que les racines restées intactes.

2° Des racines, même amputées, sont susceptibles de géotropisme si la mutilation n'a pas complètement supprimé la croissance.

3° Le géotropisme ne se propage pas de la pointe radicellaire vers la région où se produit la courbure ; celle-ci est directement soumise à l'action de la pesanteur.

4° Des racines décapitées, après avoir séjourné préalablement dans la position horizontale, se courbent plus vite vers le sol que si on les avait décapitées dans une position verticale et couchées horizontalement seulement après leur mutilation. C'est là un effet d'induction géotropique, et cette induction n'a rien de commun avec l'irritation darwinienne.

Je ne puis m'empêcher, en terminant ce chapitre, de relever

une contradiction singulière dans le livre de Darwin. Pourquoi, par exemple, ne regarde-t-il pas aussi le géotropisme négatif comme un phénomène d'irritation. Il pourrait invoquer absolument les mêmes arguments pour la tige que pour la racine. La mutilation produit les mêmes effets dans l'une et dans l'autre, et comme les expériences sont plus faciles à faire avec les tiges, on ne comprend pas que Darwin les ait négligées.

DIAHÉLIOTROPISME.— La propriété qu'ont les feuilles de se placer suivant un plan perpendiculaire au plan d'incidence des rayons lumineux, est considérée par Darwin comme étrangère à l'héliotropisme ordinaire aussi bien qu'au géotropisme. Il y voit un phénomène spécial produit par une force particulière, aussi bien que MM. Frank et Sachs, et on a créé pour lui le terme nouveau de diahéliotropisme.

Avant d'aborder cette question, j'ai voulu me rendre compte de la position exacte que les organes foliaires prenaient par rapport à la lumière. Ayant appliqué de légères bandes de papier Talbot sur des feuilles diversement orientées, je reconnus que chacune avait la position dans laquelle le papier noircissait le plus vite. Je pus constater ainsi que les feuilles ne s'orientaient pas vers les rayons lumineux directs les plus intenses, comme on le croit généralement, mais vers la plus forte lumière diffuse. J'en ai vu beaucoup qui restaient exposés pendant une ou deux heures aux rayons directs du soleil sans être influencées par eux ni modifier leur orientation.

Il arrive aussi que certaines espèces de feuilles coupent la lumière autrement qu'à angle droit. Celles-là se distinguent par leur épiderme inférieur organisé pour amortir les rayons lumineux. Telles sont les feuilles tomenteuses du *Sorbus Aria*, qui sont toujours dressées. La face inférieure de celles du *Populus alba* est également protégée par un feutrage de poils ; celles du *Populus nigra*, au contraire, n'ont point de poils protecteurs à la face inférieure, parce qu'elles n'exposent jamais leur face supérieure aux rayons du soleil. L'*Evonymus europæus* place ses feuilles

dans l'inclinaison chimiquement la plus favorable, mais les rejets de cet arbuste ne se comportent pas de même. Comme leurs feuilles sont épaisses et riches en parenchyme, elles se placent presque verticalement, comme celles du *Sorbus Aria*.

L'exemple de l'*Evonymus* permet de constater l'intervention du géotropisme. On se rappelle en effet que les feuilles sont très sensibles au géotropisme négatif pendant toute la période de leur croissance. Or, comme les rejets de l'*Evonymus* ont une énergie végétative plus grande, le géotropisme négatif y est plus fort et ne peut pas être contrebalancé par l'héliotropisme, comme dans les feuilles normales.

Je crois que les feuilles prennent leur orientation définitive avant la fin de leur période de croissance. Le *Cornus mas* est déjà fixé avant d'atteindre le tiers de son développement. Mais avant de s'immobiliser, les feuilles exécutent des mouvements assez variés. Ainsi, pendant la nuit ou dans l'obscurité, elles se redressent sous l'influence du géotropisme négatif.

Darwin, en constatant ce fait, a eu le tort de l'expliquer par certains effets d'hérédité, alors que le géotropisme en rend si facilement compte.

Voici l'expérience qu'il a faite et que j'ai répétée après lui, en la corrigeant un peu pour éliminer des causes d'erreurs négligées par lui.

On place des tiges de *Vicia Faba* sur un clinostat à plan de rotation vertical, de manière que les tiges soient parallèles au plan d'incidence de la lumière. Les feuilles, se trouvant ainsi éclairées par leur face supérieure, se comportent comme le dit Darwin. Pendant la nuit, elles se rapprochent un peu de leur axe, et au retour du jour elles s'en éloignent, pour prendre une inclinaison perpendiculaire aux rayons incidents.

Ces mouvements sont évidemment étrangers au géotropisme, puisque le clinostat supprime les effets de ce dernier. Mais ils sont produits simplement par l'hyponastie propre aux feuilles du *Vicia Faba*, dont la face inférieure, se développant plus vite que la face supérieure, produit ce mouvement vers l'axe.

D'autre part, puisqu'au retour de la lumière les feuilles s'éloignent de nouveau de l'axe, c'est qu'elles deviennent négativement héliotropiques. Or ce sont justement ces deux effets : hyponastie d'une part et héliotropisme négatif de l'autre, qui vont nous livrer tout le secret du prétendu diahéliotropisme de Darwin. En effet, les jeunes feuilles commencent par être hyponastiques, comme le montre l'espèce de voûte qu'elles forment au-dessus du bourgeon. Mais cet état n'est que transitoire, sauf de rares exceptions (*Allium ursinum* ; Perce-neige). Bientôt elles deviennent épïnastiques, et leur pointe tend à se rejeter en arrière et à s'éloigner de l'axe. Or, comme la pesanteur vient en aide à l'épïnastie, il arrive que certaines feuilles de consistance molle restent éloignées de l'axe même pendant la nuit. Toutefois en général elles possèdent un géotropisme négatif très énergique, qui dans l'obscurité triomphe de l'épïnastie et de la pesanteur et rapproche l'organe de la verticale.

Mais au retour de la lumière, les feuilles tendront à se mettre en angle droit avec elle. Or ce mouvement n'est autre chose qu'un effet d'héliotropisme négatif, puisqu'il nous montre simplement un organe, en voie d'accroissement, se développant plus fort à la face éclairée qu'à la face obscure.

Ce qui le prouve encore plus clairement c'est que, pour produire cet accroissement inégal, la lumière a besoin d'être très-vive, absolument comme pour l'héliotropisme négatif. La couleur de la lumière n'est pas non plus indifférente : les rayons les plus favorables sont ceux compris entre le violet et le bleu ; les rayons verts et rouges ont peu d'effet, et les rayons jaunes n'en ont aucun. Or toutes ces conditions sont les mêmes que dans l'héliotropisme négatif, et telles que nous les avons constatées dans la première partie de ce travail.

Il arrive bien, dans quelques cas exceptionnels, que la lumière faible développe de l'héliotropisme positif ; mais cela est de si peu d'importance pour notre question que je ne m'y arrêterais même pas s'il ne s'agissait pas d'expliquer à ce propos une apparente contradiction.

Il semble d'abord impossible qu'une même feuille manifeste en même temps de l'héliotropisme négatif et positif. Rien de plus vrai pourtant. Rappelons-nous ce que nous avons dit de certaines Campanules poussant à la lisière des bois, orientant leurs feuilles à la fois vers la lumière latérale et vers celle du zénith.

Sous cette double influence, les feuilles sont toutes ramenées en avant, au point que la face postérieure de la tige semble à première vue complètement nue. Or c'est l'héliotropisme positif qui attire ces feuilles vers la face antérieure de la tige, pour les rapprocher de la lumière, tandis que, dans le même temps, l'héliotropisme négatif les étale horizontalement, c'est-à-dire perpendiculairement au plan d'incidence des rayons du zénith. Les jeunes pousses de sapin se comportent exactement de même.

D'autre part, nous savons que la lumière faible développe l'héliotropisme positif et la lumière intense l'héliotropisme négatif. L'âge produit de son côté les mêmes phénomènes dans les feuilles que dans la tige. Au début de la croissance, pendant que l'organe est riche en parenchyme, c'est l'héliotropisme positif qui domine ; vers la fin, quand les faisceaux vasculaires se développent, c'est l'héliotropisme négatif qui l'emporte. Cette alternance est même plus manifeste que dans les tiges. Quant au poids de la feuille, rappelons-nous qu'il n'agit pas seulement en tant que fardeau, mais qu'il opère aussi le double effet de traction et de pression, qui provoque une croissance inégale aux deux faces de l'organe.

Tous ces faits se trouvant ainsi remémorés, nous allons, pour les résumer, suivre le développement d'une feuille et nous rendre compte de l'ensemble de ses mouvements.

Au début l'hyponastie, faisant croître plus fort la face inférieure, replie la feuille en forme de voûte au-dessus du jeune bourgeon. Bientôt apparaît la période épïnastique, et, la face supérieure se développant plus vite, la feuille se rabat en dehors. Seulement ce mouvement, qui l'entraînerait trop loin et le mettrait dans une position défavorable par rapport à la lumière, est corrigé par

l'effet de la gravitation, et le géotropisme négatif soutient l'organe. Comme ces deux forces se contrebalancent, la feuille prend une position intermédiaire jusqu'à ce que l'intervention de la lumière développe l'héliotropisme, qui prévaut bientôt sur toutes les autres influences et donne à l'organe son orientation définitive. L'ensemble de tous ces mouvements a placé la feuille dans une position perpendiculaire aux rayons lumineux, position que Darwin appelle diahéliotropisme.

Le diahéliotropisme n'est donc pas un phénomène spécial : il ne résulte pas d'une force nouvelle et mystérieuse ; il n'est que l'effet combiné de plusieurs influences parfaitement connues. Ainsi, tout le secret du diahéliotropisme se trouve divulgué et se résume dans la réaction de diverses forces, principalement du géotropisme négatif et de l'héliotropisme négatif.

Quant au diagéotropisme, qui selon Darwin place les feuilles dans un plan perpendiculaire à celui de la pesanteur, les exemples qu'il allègue sont trop rares et trop contestables pour que nous nous y arrêtions.

L'hydrotopisme ne me paraît pas encore bien éclairci non plus. Toutefois les expériences que j'ai faites pour contrôler celles du savant anglais m'ont permis de constater qu'il ne se transmet pas de la pointe radicaire vers la zone d'incurvation, mais qu'il agit directement sur cette dernière.

SENSIBILITÉ DES RACINES.—Nous passons maintenant à un point essentiel de ce débat, et il faut l'étudier avec d'autant plus de soin qu'il sert de base à l'ensemble des théories émises par Darwin sur la circumnutation.

Darwin a observé qu'une pression exercée latéralement sur la pointe radicaire provoque dans la zone de croissance, c'est-à-dire à un point éloigné de celui où la pression s'exerce, une courbure en sens inverse de la pression. Le savant physiologiste explique ce singulier phénomène par un effet d'irritation transmis de la pointe de l'organe à la région subjacente.

Voici une de ses expériences. Des embryons de *Vicia Faba*

furent placés par lui de telle sorte que la radicule formât un angle très ouvert et même droit, avec une lame de verre placée au-dessous. La radicule, en s'allongeant, approchait du verre; on remarquait que, même avant de subir la moindre pression contre l'obstacle, elle se détournait et glissait le long de la lame, grâce à une courbure qui se produisait à l'arrière de la pointe radicellaire, dans la zone de croissance.

Ce phénomène paraît des plus extraordinaires, et, même en admettant que la pointe subit une légère pression, il resterait encore inexplicable, puisqu'une telle pression serait incapable de produire une courbure de 8 à 10 millim. en arrière du point de contact. Il n'y a, suivant Darwin, qu'un effet d'irritation qui puisse en donner une explication satisfaisante.

Pour éclaircir moi-même ces singularités, j'ai fait une série d'expériences dont je dois rendre compte.

De petits morceaux de carton ou de papier-sable de 0,5 millim. de côté furent collés avec de la gomme laque à l'extrémité de la radicule de *Vicia Faba*, et nous pûmes constater effectivement qu'il se produisait toujours une courbure qui portait la racine du côté opposé à celui où le carton se trouvait fixé. Seulement, comme la radicule du *Vicia Faba* possède des mouvements de nutation spontanée, comme par exemple ce que Darwin appelle la courbure de Sachs, il faut, pour éviter toute confusion, prendre soin de placer la radicule bien en face de soi et coller le carton, soit à droite, soit à gauche.

Je répétai cette expérience avec le *Phaseolus multiflorus*, le Maïs, le Pois, et j'obtins toujours le même résultat. Or il ne peut être question d'aucune pression, puisque le carton pesait à peine quelques milligrammes et que des pressions bien plus fortes ne font pas dévier les radicules. Ainsi, on les voit pénétrer perpendiculairement dans une nappe de mercure, perforer du papier brouillard, ce qui ne s'explique que par une pression directe de la radicule sur l'obstacle qu'elle rencontre.

Je fus même curieux de mesurer la force de cette pression, et

je fis construire le petit appareil suivant. Un ressort en arc, muni d'un prolongement horizontal, supporte une petite capsule de métal garnie au fond d'une mince lame de verre. La capsule porte une aiguille qui joue le long d'une tige de fer à divisions millimétriques ; ces dernières indiquent le poids exact que supporte cette espèce de balance.

L'appareil installé, je piquai sur une épingle un embryon de *Vicia Faba* dont la radicule, au début de l'expérience, se trouvait à 1 millimètre au-dessus du fond de la capsule. Les cotylédons étaient enveloppés d'un manchon de ouate humide et le tout tenu à l'obscurité à une température favorable.

Dans les premières vingt-quatre heures, la pression de la racine équivalut à 0,95 gram. La courbure de Sachs produisit ensuite une déviation ; la racine n'appuya plus que par une de ses faces et la pression descendit à 0,34 grammes.

Dans une seconde expérience où la lame de verre fut couverte d'une feuille de papier brouillard, la pression s'éleva à 1,4 gram. Je voulus savoir également si une racine posée horizontalement avait la force d'écarter un obstacle, et je plaçai devant des radicules de *Faba* des morceaux de liège secs de 0,75 gram., et du liège entouré de papier buvard humecté de 1^{er},25. Les uns et les autres furent repoussés. Ces résultats me convinrent que ce n'était pas le poids ou la pression du carton ni du papier-sable qui faisait courber la radicule dans l'expérience de Darwin.

Pour m'en assurer encore mieux, je remplaçai les morceaux de carton par de simples parcelles de bois et de sable qui adhéraient sans gomme. Alors je constatai avec surprise qu'il ne se produisait plus aucune courbure du tout.

Je dirigeai mes recherches dans ce nouveau sens, et je vis que la gomme laque toute seule, sans ajouter de papier, suffisait pour provoquer une courbure. L'endroit où l'on appliquait la petite goutte cessait aussitôt de croître, et il se produisait une légère convexité au côté diamétralement opposé qui continuait à se développer. Mais la région située en arrière et du

même côté que la goutte, poussait plus vite que le côté opposé, et la convexité produite de cette sorte rejetait la racicule en sens inverse.

Le microscope me permit de constater que le point touché par la gomme laque était mort : c'était sans doute un effet de l'alcool renfermé dans la préparation. Nous nous trouvions donc en présence du même phénomène que celui que produit la cautérisation ou la mutilation unilatérale de la pointe radicaire, et nous pouvons résumer les résultats de ces expériences dans les conclusions suivantes.

La mutilation latérale de la pointe radicaire arrête la croissance du point mutilé ; le point diamétralement opposé continuant à croître, il se produit en cet endroit une légère convexité. Cependant les cellules lésées meurent. Or nous savons qu'en arrière d'un point lésé il se produit presque toujours une abondante formation de cellules nouvelles. C'est ce qui arrive dans le cas actuel. Une énergie végétative plus considérable se manifeste dans les tissus situés en arrière de la lésion et du même côté. De là résulte une inégalité de croissance entre les deux faces de la racicule, et par suite une courbure qui porte l'extrémité dans une direction opposée à la lésion.

On voit que tout cela est bien naturel et qu'il est inutile de faire intervenir une irritation quelconque. Or, comme c'est là-dessus que s'est fondé Darwin pour comparer la pointe radicaire au cerveau des animaux inférieurs, toute sa théorie s'écroule par la base. Néanmoins il ne faut pas oublier que le savant anglais a été le premier à constater ces phénomènes intéressants, et je propose en conséquence de les désigner sous son nom et de les appeler : courbure de Darwin.

CHAPITRE V.

CIRCUMNUTATION.

Nous voici arrivé enfin à ce que Darwin appelle circumnutation. Il faut entendre par là l'ensemble de tous les mouvements

que les plantes exécutent pendant toute la période de leur croissance et quelquefois encore après avoir atteint leur entier développement. Tous ces mouvements font décrire à la plante une sorte de spirale, et Darwin les rapporte à une force innée que possèdent tous les végétaux et qui réagirait contre les influences extérieures, telles que lumière, pesanteur, etc.

Deux questions doivent d'abord être résolues :

1° La circumnutation est-elle aussi généralement répandue que le croit Darwin ?

2° Toutes les nutations paratoniques et spontanées sont-elles des effets d'une force primordiale et innée aux plantes ?

Avant de les aborder, il est bon d'examiner si les expériences de Darwin offrent toutes les garanties d'exactitude nécessaires.

Des plants poussant dans des vases de terre sont abrités contre le jour et ne reçoivent que la lumière verticale ou horizontale, grâce à une large feuille de verre disposée horizontalement ou verticalement au-dessous ou en avant de la plante. A la partie de l'organe qu'on veut observer, un fil de verre long de $\frac{3}{4}$ de pouce est fixé par une extrémité au moyen d'une solution alcoolique de gomme laque que l'on fait préalablement évaporer pour qu'elle durcisse en moins de deux ou trois secondes. A l'autre extrémité du fil est attachée une goutte presque imperceptible de cire noire. Au-dessous ou en arrière de cette goutte se trouve, au bout d'un bâton fiché dans la terre, un morceau de carton avec un point noir au centre. On observe à travers la paroi de verre, et, quand la goutte de cire se trouve juste en face du point noir, on marque un premier point sur la vitre avec une pointe très fine pourvue d'encre de chine bien épaisse. D'autres points sont marqués à de courts intervalles à mesure que la goutte de cire se déplace, puis les divers points sont reliés par des lignes droites qui en réalité devraient être courbes si l'on multipliait assez les observations. On obtient ainsi un dessin qui reproduit les mouvements de la plante et qui les amplifie jusqu'à trente fois.

Une première critique à faire, c'est que les mouvements ne sont pas représentés exactement par le dessin et que l'accroisse-

ment en ligne droite, par exemple, ne peut pas du tout être consigné ni figuré. Darwin trouve des courbes et des spirales là où il n'y a en réalité qu'un développement rectiligne.

Pour remédier à cet inconvénient, j'ai fait mes observations, non à l'œil nu, mais avec un tube optique simple muni aux deux bouts de fils entrecroisés dont le point d'intersection correspondrait à l'axe du cylindre, et j'ai observé à la fois horizontalement et verticalement pour suivre en même temps la croissance en longueur et les déviations horizontales.

Abordons maintenant la première des deux questions que nous nous sommes posées. Est-il vrai que les extrémités de toutes les plantes ont des mouvements de circumnutation pendant leur période de croissance? Nous allons examiner successivement les racines, les tiges et les feuilles.

Darwin a fait à ce sujet l'expérience suivante : Il fait pousser des racicules d'*Æsculus Hippocastanum* le long d'une plaque de verre inclinée de 70—80° sur l'horizon et noircie à la flamme de térébenthine. La racicule, en poussant le long du verre, trace dans la couche de fumée une ligne ondulée, ou plutôt spiralée. Parfois la ligne est interrompue, ce qui prouve que la racicule s'est écartée du verre pour y revenir un peu plus loin dans sa marche descendante.

J'ai répété les expériences de Darwin, et en général j'en ai constaté l'exactitude. Néanmoins j'ai remarqué également que chaque fois que la couche de noir de fumée n'était pas trop épaisse, il ne se produisait pas d'interruptions dans la ligne. Cela me suggéra la pensée que la cause des interruptions se trouvait dans la suie même, et réellement je pus observer que la racicule, après avoir poussé devant elle et accumulé une petite quantité de suie, glissait par-dessus, ce qui produisait une interruption dans la ligne, puis venait de nouveau s'appliquer contre le verre. La suie m'avait tout l'air de produire sur la pointe radicaire le même effet que la gomme laque ou la pierre infernale, et de la porter dans une direction opposée au point de contact.

Ces déviations de la racine, et par suite les interruptions du dessin, disparurent lorsque je modifiai mon mode d'expérimentation comme il suit :

J'établis une plaque de verre sous une inclinaison de 80° sur l'horizon. J'y collai avec de la cire des rondelles de liège où je piquai avec des épingles des embryons de *Vicia Faba*, de manière à ce que les radicules placées verticalement touchassent presque le verre. Celui-ci fut couvert d'une légère couche de Lycopode, et le tout placé dans de bonnes conditions d'obscurité, de température et d'humidité. Or les radicules poussèrent constamment en ligne droite, sans la moindre interruption dans le dessin. Je conclus de là que la circumnutation n'existe pas dans les racines, ou que, si elle existe, elle est réduite à de si minimes proportions qu'il est impossible de la constater à l'œil nu.

Je poursuivis alors mes observations à l'aide du microscope de Hartnack, qui me donnait un grossissement de 32 avec l'objectif n° 3 et l'oculaire n° 2. Voici comment j'opérai :

Je pris de petits tubes de verre dans lesquels j'introduisis des embryons maintenus au moyen de tampons de ouate humide, l'orifice inférieur des tubes étant également bouché avec de la ouate. Je fixai les tubes sur la table du microscope avec du mastic de Jolly, de manière que la radicule se présentât dans une direction exactement verticale en face du tube du microscope, celui-ci étant couché horizontalement. Les divisions micrométriques permettent l'orientation la plus rigoureuse. Le microscope se trouvait placé sur un bâti solide, de manière à éviter toute espèce de trépidation, et la lumière était naturellement exclue.

Voici le résultat de mes expériences.

Brassica oleracea. Longueur de la radicule : 15 millim. Direction : renversée et verticale. Au bout de trente-cinq minutes, l'extrémité dévia de 18 divisions micrométriques ($0^{\text{mm}},288$). Au bout de soixante-huit minutes elle revint à sa position primitive, puis dépassa la verticale et se recourba vers le sol. Cette double

oscillation se fit dans un même plan vertical et fut bien faible, puisqu'elle ne mesurait qu'un degré d'une circonférence qui aurait eu pour rayon la longueur de la radicule.

Deuxième expérience. Longueur de la radicule : 20 millim.; direction : naturellement verticale vers le sol, l'extrémité correspondant à 0 du micromètre.

Après 5 minutes..... Positions de l'extrémité.	5	} 1 ^{re} oscillation (à droite)
10.....	10	
15.....	5	} 2 ^e oscillation (à gauche)
20.....	5	
25.....	0	
30.....	0	
35.....	3	} 3 ^e oscillation (à droite)
40.....	5	
50.....	5	
55.....	10	
60.....	10	
65.....	10	
70.....	10	
75.....	10	
80.....	13	} 4 ^e oscillation (à gauche)
85.....	13	
90.....	10	
95.....	10	
100.....	5	
105.....	5	
110.....	5	

A partir de ce moment, la racine poussa dans une direction rigoureusement verticale pendant deux heures. L'amplitude des oscillations avait atteint 0^{mm},25.

Dans son développement ultérieur, la radicule accuse nettement la courbure de Sachs. Il est donc à supposer que le mouvement de va-et-vient est produit dans un sens par la nutation spontanée et dans un sens inverse par le géotropisme; ce dernier ramène l'extrémité dans la verticale. C'est tantôt la nutation, tantôt le géotropisme qui la fait dévier, et dans les moments

où ces deux forces se font équilibre, la racine pousse en ligne droite.

Toutes les expériences que je fis me donnèrent des résultats analogues. J'en profitai pour savoir dans quel endroit précis se trouvait le siège des mouvements. Dans ce but, j'enveloppai les racines de ouate humide sur une longueur plus ou moins grande, et je constatai que l'on pouvait envelopper la moitié de la longueur, soit 10 millim. sur 20, sans arrêter les mouvements; mais que si l'on ne laissait libre que 2-4 millim. de l'extrémité, les mouvements ne se produisaient plus. Je m'assurai ainsi que le siège des oscillations était dans la zone de croissance. Il ne s'agit pas ici de la petite courbure qui se produit tout à l'extrémité de la racine et qui n'a rien de commun avec la circumnutation, admise par Darwin.

Je voulus aussi contrôler une autre assertion de Darwin, qui prétend que la circumnutation servait aux racines à trouver les passages les plus commodes pour pénétrer dans le sol. Il doit donc admettre qu'elle s'accomplit avec une certaine force. Or il n'en est rien. Il suffisait en effet d'interposer une couche insignifiante et peu dense de ouate humide entre la racine et la paroi du tube pour arrêter tous les mouvements. La circumnutation étant capable de vaincre une si faible résistance ne peut donc être d'aucune utilité à la plante.

En résumé, il résulte de mes observations :

1° Que les racines poussent très souvent en ligne absolument droite;

2° Que si elles font des mouvements, ceux-ci sont tellement faibles qu'ils ne peuvent intéresser en rien le développement de la plante;

3° Ces mouvements s'expliquent parfaitement par la réaction de la nutation spontanée et du géotropisme, auxquels il convient d'ajouter d'autres causes de déviation, telles que la différence de structure des tissus, etc.;

4° C'est dans la région de croissance que se trouve le siège de la prétendue circumnutation.

Si l'on étudie la circumnutation dans les tiges, il faut distinguer tout d'abord les tiges orthotropes des tiges à nutation ondulée. Les premières ne décrivent que des oscillations horizontales et absolument irrégulières, tandis que les secondes manifestent un système plus ou moins facilement reconnaissable.

Les tigelles de *Hartwegia comosa*, *Allium Cepa*, *A. Porrum*, qui sont orthotropes, oscillent à peine de quelques centièmes de millimètre, et très irrégulièrement. Le Maïs se comporte de même ; l'*Impatiens Balsamina* exécute des oscillations lentes et insignifiantes. Le *Peperomia thrichocarpa* suit un mouvement d'ascension tout à fait rectiligne.

Les tiges qui sont douées de nutation ondulée se comportent différemment. Pour les observer, on marque un point de la tigelle avec l'encre de chine, ou mieux avec l'encre ordinaire, qui sous le microscope se décompose en un pointillé très-fin, tandis que l'encre de chine donne une teinte uniforme. On voit ce point se mouvoir d'abord d'avant en arrière dans le plan de la courbure de Sachs, et ce mouvement, après avoir atteint peu à peu une vitesse maximum, se ralentit de nouveau. Quand la portion de la tige, qui avait d'abord la position horizontale, s'est peu à peu relevée jusqu'au point d'atteindre la verticale, le mouvement se poursuit encore un peu au-delà. Mais cet excédant est si peu de chose qu'il n'influe presque en rien sur les ondulations du sommet de la tige.

Pour donner une idée de la rapidité de ces mouvements, il suffit de jeter les yeux sur le tableau suivant. Le point marqué à l'encre marchait de gauche à droite devant le micromètre du microscope.

Brassica oleracea.

				Millimètres.
De 10 ^{h.}	— ^{min.}	à 10 ^{h.}	15 ^{min.}	0.115
10	15	10	30	0.157
10	30	10	45	0.208
10	45	11	—	0.307
11	—	11	15	0.198

Je fis d'autres expériences avec le *Vicia Faba*, en suivant la

méthode de Darwin ; seulement je remplaçai le fil de verre par une soie de porc de 3 centimètres. Je remarquai fort bien des déviations horizontales, mais je constatai aussi qu'au bout de six heures d'oscillation la tige suivit pendant vingt-quatre heures un mouvement ascensionnel absolument rectiligne.

L'*Helianthus annuus* manifeste des mouvements plus irréguliers, compliquant les oscillations du plan de nutation avec d'autres mouvements obliques ou perpendiculaires.

Le *Phaseolus multiflorus* montre encore plus d'irrégularité. Il est à peine besoin d'ajouter que toutes mes expériences se faisaient à l'obscurité, avec des tiges placées verticalement, pour exclure toute espèce de géotropisme ou d'héliotropisme.

J'ai observé ainsi une foule de plantes, telles que *Abies excelsa*, *Brassica oleracea*, *Impatiens Balsamina*, *Bellis perennis*, *Plantago lanceolata*, *Goldfussia anisophylla*, cette dernière pour joindre encore l'épinastie et l'hyponastie à tous les autres mouvements.

Or voici les conclusions que je me crois autorisé à en tirer :

1° Il y a un grand nombre de tiges qui poussent en ligne droite, orthotropes ; toutefois ce développement rectiligne ne se fait pas avec une précision mathématique. Il comporte certaines oscillations, d'ailleurs si insignifiantes qu'elles se mesurent par centièmes de millimètre. Si c'est là ce qu'on entend par mouvements de circumnutation, ils s'expliquent plus que suffisamment par la différence de forme et de constitution des tissus en voie d'accroissement.

2° Dans les tiges à nutation ondulée, le mouvement d'ascension est accompagné de plusieurs autres.

Dans l'obscurité, ces mouvements se produisent, soit dans un plan vertical (celui de la nutation) et d'un côté seulement de l'axe ou de chaque côté alternativement, soit en sortant parfois du plan vertical. On constate une transition insensible entre la nutation ondulée proprement dite et la nutation révolutive. On observe aussi parfois des mouvements en avant et en arrière qui font reconnaître la nutation en ligne brisée.

3° Si l'on fait intervenir l'héliotropisme et le géotropisme, on

voit s'établir une sorte de lutte entre ces diverses forces, qui se combattent et produisent les mouvements les plus variés ; mais si l'on fait agir toutes ces forces dans un même plan, les mouvements ne s'écartent plus de ce plan.

Cherchons à nous rendre compte des phénomènes de circumnutation dans les feuilles.

Les expériences faites avec les feuilles semblent donner pleinement raison au fondateur de la théorie de la circumnutation. Elles produisent des diagrammes d'une complication extrême et en tout semblables à ceux que publie Darwin.

Mais cette variété de mouvement n'a pas lieu de surprendre quand on songe à la variété des influences auxquelles les feuilles sont soumises.

Elles obéissent au géotropisme, à l'héliotropisme, à l'épinastie, à l'hyponastie; en un mot, à toutes sortes de nutations spontanées et paratoniques, Or, il suffit d'analyser les effets de chacune de ces influences pour se rendre complètement compte de tous les mouvements des organes foliaires, si capricieux qu'ils semblent être, sans avoir besoin de faire intervenir cette force nouvelle et mystérieuse que le savant anglais appelle circumnutation.

Je ne veux schématiser aucune de mes expériences, pour deux raisons : la première, c'est qu'on les comprend parfaitement sans le secours d'*aucun* dessin; la seconde, c'est que jamais deux feuilles de la même plante ne se comportent de la même manière et qu'on ne peut pas conclure de l'une à l'autre. Je donnerai simplement le résultat de mes expériences.

1° Un grand nombre de feuilles poussent en ligne droite (*Dracæna*, *Maïs*, *Fuchsia*; etc.);

2° Certaines feuilles décrivent de légères oscillations, pareilles à celles de la tige, qui s'expliquent de même par l'asymétrie des tissus ;

3° Le mouvement principal de la feuille se produit dans un plan vertical passant par la nervure médiane. Si la feuille a une position oblique, il se produit des écarts plus ou moins grands,

et ces déviations deviennent encore plus considérables quand la lumière se croise avec la verticale et la nervure médiane.

Darwin regarde la circumnutation comme une force universelle, une faculté commune à tous les végétaux. Il l'étend aux cryptogames comme aux phanérogames, et cite l'exemple des Oscillaires dans la section des Thallophytes, et celui des *Spirogyra*, dont les mouvements ont été décrits par Hofmeister en 1874.

J'ai fait des expériences sur deux espèces dont l'héliotropisme avait été depuis longtemps constaté. Elles appartiennent aux genres *Mucor* et *Pilolobus*.

J'ai cultivé du *Mucor racemosus* sur du pain bis. Les filaments sporangifères se trouvaient placés verticalement. Les sporanges mûrs avaient un diamètre de 0^{mm},08. Il ne se produisit pas le moindre mouvement de circumnutation sous le microscope ; seulement il fallait prendre la précaution de recouvrir la plante d'un verre de montre, car à l'air libre les pédicelles sont dans un état continu de trépidation produit par les courants d'air ou la respiration de l'observateur.

Je recommande tout particulièrement, pour ces expériences, le *Pilolobus crystallinus*, qui se développe sur le fumier de cheval et que l'on voit croître très vite sous le microscope même. Il ne manifeste pas plus de circumnutation que le *Mucor racemosus*.

CONCLUSION.

Il est temps de résumer l'ensemble du débat et de rappeler en quelques mots les conclusions auxquelles nos expériences nous ont amené.

Darwin prétend qu'il existe dans le règne végétal une force primordiale qui est la cause de tous les mouvements, tant spontanés que paratoniques, que les plantes accomplissent.

A cela nous répondons tout d'abord que cette force, quelle qu'elle soit, n'est pas universelle, puisque nous avons pu constater que beaucoup de tiges, de racines et de feuilles poussaient

en ligne droite et restaient étrangères à la circumnutation.

En second lieu, l'observation attentive, au lieu de ramener tous les mouvements des plantes à une force unique, nous a fait voir partout des causes multiples combinant leurs effets et agissant ensemble sur un même organe. Il se produit des phénomènes complexes que nous avons pu analyser et décomposer en isolant les uns des autres les agents qui concourent à leur formation.

Nous n'avons constaté qu'un seul seul facteur commun : c'est la croissance. Les mouvements ne s'accomplissent qu'aussi longtemps que les organes sont en voie de développement, et en même temps que disparaît la croissance disparaît aussi la prétendue circumnutation, non moins que l'héliotropisme, le géotropisme et le reste. Or ce fait n'a même pas été aperçu par Darwin, qui n'a voulu voir partout qu'un simple effet de turgescence. Nos expériences sur l'héliotropisme ont au contraire mis ce point hors de doute.

Nous avons vu aussi qu'il n'y avait pas lieu d'admettre une force spéciale pour ce que Darwin appelle diahéliotropisme. Là comme ailleurs notre méthode analytique a pu décomposer les effets combinés des divers agents qui intervenaient dans ces sortes de phénomènes ; et après avoir assigné à chacun la part d'influence qui lui revenait, après avoir montré ce qu'il fallait attribuer à l'héliotropisme, ce qui provenait du géotropisme ou de la nutation spontanée, rien ne nous est plus demeuré inexplicé.

Reste la théorie de l'irritation, par laquelle Darwin croit que l'influence de la lumière ou de la pesanteur se transmet, comme dans le système nerveux des animaux, d'un point à un autre, c'est-à-dire de l'extrémité de l'organe à la partie où l'effet mécanique doit se produire : nos expériences en ont également démontré l'erreur. Pour l'héliotropisme, nous espérons que les faits que nous avons produits n'ont pas laissé subsister le moindre doute à cet égard. Quant aux effets que la mutilation produit sur les racines, nous opposons à la théorie de l'irritation une

explication plus simple. La diminution de la force de croissance causée par toute mutilation diminue en même temps toutes les facultés de nutation spontanée ou paratonique ; or, comme l'énergie végétative conserve toute son activité dans les tissus voisins de la mutilation, il se produit des différences de développement qui provoquent des déviations et des courbures dont il est inutile de chercher une autre explication.

Ajoutons qu'il n'est pas exact que les plantes soient particulièrement sensibles aux contrastes lumineux ; une plante cultivée au demi-jour et à la lumière diffuse est plus sensible à l'héliotropisme que celles qui sont tenues à une obscurité complète. Ainsi tombe le dernier argument de Darwin, qui voyait dans cette sensibilité une analogie que manifestent également les animaux en présence des contrastes de lumière.

Tout nous engage donc à rester sur le terrain de l'observation expérimentale dans toute cette question des facultés motrices des plantes, et de nous mettre en garde contre les ingénieuses hypothèses qui, au lieu de donner une explication claire d'une série de faits fort naturels, voudraient nous faire voir partout des causes mystérieuses, inexplicables, et je dirai presque surnaturelles.