

DES EFFETS DE L'IMMERSION SUR LES FEUILLES AÉRIENNES, par M. E. MER.

J'ai déjà fait remarquer (1) que les feuilles de *Cissus quinquefolia* ne rougissent pas à l'automne quand elles sont plongées dans l'eau, et que celles d'*Econymus japonicus*, *Buxus sempervirens* et *Ligustrum californicum* immergées à l'obscurité jaunissent moins vite et persistent plus longtemps sur le rameau que lorsqu'elles sont à l'air. Supposant, d'après ces faits, que l'immersion doit plus ou moins changer la constitution et les fonctions des feuilles aériennes, je me suis proposé d'étudier la nature de ces modifications. C'est dans ce but que j'ai entrepris la série de recherches que je vais exposer.

I

Les effets produits par l'immersion sur les feuilles (2) varient suivant l'espèce, l'âge et la température. Tandis qu'une feuille de Lierre peut être immergée pendant plusieurs mois d'été sans subir d'altération sensible et continue à végéter après son émergence, une feuille de Haricot ou de Capucine, maintenue sous l'eau pendant quelques jours, se flétrit peu de temps après en avoir été retirée, et ne tarde pas à pourrir si elle y séjourne davantage. Dans les mêmes conditions, les folioles d'une feuille de *Cissus* se désarticulent au bout de dix à quinze jours, avant de se décomposer. Une feuille résiste plus longtemps quand elle est jeune que lorsqu'elle est adulte et surtout dépérissant. Enfin les effets de l'immersion sont d'autant plus rapides que la température est plus élevée : ainsi en automne les feuilles de Haricot peuvent sans inconvénient être maintenues pendant quinze jours sous l'eau. De même que celles de *Cissus* et de *Tropæolum*, elles jaunissent plus difficilement à l'obscurité quand elles sont immergées que lorsqu'elles sont à l'air, sans que cette différence soit cependant aussi prononcée que dans celles d'*E. japonicus* ou *B. sempervirens*. Il peut même arriver qu'elles se décomposent, tout en restant vertes.

L'immersion est surtout funeste aux feuilles, lorsqu'elles sont détachées de leur rameau, parce que l'eau pénètre en excès dans leurs tissus. Souvent au bout d'un jour, on observe sur leur face inférieure des taches transparentes qui s'étendent en même temps qu'elles deviennent plus nombreuses et finissent par envahir entièrement le limbe (Haricot). Elles sont produites par l'eau qui s'est infiltrée dans les lacunes du tissu spongieux : car elles disparaissent après quelques heures d'émergence. Bien que la pénétration de l'eau soit généralement diffuse, il n'est pas rare de la voir débiter par

(1) Séance du 26 mai 1876.

(2) Chaque fois qu'il sera question de feuilles détachées de leur rameau, j'aurai soin de le mentionner.

le parenchyme entourant la nervure médiane : c'est ainsi que dans une feuille de Capucine, elle commence souvent par envahir le tissu qui avoisine l'insertion du pétiole, pour s'étendre de là, en rayonnant, au reste du limbe. Ce phénomène se produit aussi, quoique plus tardivement, dans les feuilles dont le limbe seul est immergé, mais il n'a jamais lieu dans celles qui tiennent à la tige, parce que la pression du liquide poussé par les racines empêche l'eau de pénétrer dans les tissus (1). Une feuille s'infiltré moins facilement quand elle est très-jeune que lorsqu'elle est adulte ou dépérissante, car le parenchyme inférieur présente encore fort peu de lacunes, et la turgescence plus grande des cellules s'oppose à la pénétration de l'eau, jusqu'à ce qu'une immersion prolongée ait diminué leur activité végétative. Un limbe partiellement immergé ne s'infiltré que très-lentement ; l'eau qui pénètre s'évaporant au fur et à mesure par la portion de tissu qui se trouve hors du liquide. Il en est de même pour une feuille composée dont quelques folioles restent à l'air, ainsi que pour les feuilles immergées d'un rameau dont les autres sont émergées. Une feuille composée dépouillée de quelques folioles s'infiltré quelquefois plus rapidement que si on la laisse intacte, parce que la quantité d'eau qui pénètre par le pétiole se répand sur une moindre surface. C'est pour un motif opposé que les feuilles d'un rameau coupé et immergé s'infiltré moins vite que lorsqu'elles sont isolées. L'infiltration est aussi très-lente si l'on modère la quantité d'eau qui arrive au limbe en maintenant, par exemple, hors du liquide l'extrémité du pétiole enveloppée de coton qu'on a soin d'humecter de temps à autre. Tous ces faits démontrent que l'eau pénètre à la fois dans les feuilles détachées par les pétioles et par les limbes. Aussi comprend-on qu'une foliole puisse végéter à l'air, l'extrémité du pétiole commun se trouvant hors de l'eau; car ce liquide lui parvient par les autres folioles immergées (2). De même un limbe légèrement flétri reprend sous l'eau sa turgescence, bien que le pétiole n'y soit pas plongé.

Les feuilles se laissent d'autant moins pénétrer par l'eau que leur végétation est plus active. Voilà pourquoi l'infiltration, qui n'a pas lieu tout

(1) Cet effet est bien dû aux racines; car en immergeant un long rameau de *Cistus* chargé de feuilles, et détaché préalablement, on voit celles-ci s'infiltrer quelques jours après. Je n'ai pas remarqué que ce phénomène apparût d'abord dans les plus rapprochées de la section. Les taches transparentes se montraient presque simultanément dans celles qui étaient adultes; mais les plus jeunes, situées à l'extrémité du rameau, ne se laissaient pénétrer que beaucoup plus tard.

(2) La vitalité des folioles maintenues hors de l'eau varie suivant le rapport des surfaces immergées et émergées. En laissant à l'air le pétiole d'une feuille composée dont toutes les folioles sont immergées, à l'exception d'une seule, on voit celle-ci rester turgescente, tant que le parenchyme des premières est assez intact pour absorber physiologiquement l'eau ambiante et la céder de proche en proche aux tissus voisins. Mais si l'on immerge seulement une partie de foliole, les autres folioles ne tardent pas à se faner. Entre ces deux limites, on peut trouver un état où les folioles émergées se maintiennent à demi-turgescentes. M. de Lanessan a également constaté l'absorption de l'eau par le limbe des feuilles (voy. *Bull. de la Soc. Linn. de Paris*, n° 5, 6 janvier 4875).

d'abord, se produit ensuite rapidement, dès que l'activité vitale est ralentie. Si elle est plus prompte au soleil qu'à la lumière diffuse, c'est parce que sous l'influence d'une température élevée, les tissus s'épuisent plus vite. Parmi les feuilles de même âge, celles qui consomment le plus rapidement leurs matières nutritives s'infiltrent aussi plus tôt. Il en est de même quand la cuticule est mince, le tissu très-lacuneux et les parois cellulaires perméables. Enfin d'autres causes qu'il est plus difficile de définir semblent encore intervenir dans le phénomène. Ainsi les jeunes feuilles de Lierre, qui presque toujours ne s'infiltrent qu'avec une grande lenteur, se laissent parfois pénétrer très-rapidement. Les folioles détachées d'une même feuille de Haricot, bien que paraissant identiquement constituées, peuvent s'infiltrer à plusieurs jours d'intervalle.

Si l'immersion se prolonge, l'eau qui avait d'abord pénétré entre les cellules du parenchyme lacuneux finit par envahir ces éléments eux-mêmes et entraîner leur mort. Les tissus parvenus à cet état se dessèchent, dès qu'ils se trouvent au contact de l'air. Leur chlorophylle, devenue amorphe, est rassemblée au centre des cellules. Ils sont envahis par des Mucédinées, des Bactéries et ne tardent pas à se décomposer. La période comprise entre le début de l'infiltration et l'altération morbide du parenchyme varie beaucoup, suivant les espèces, suivant l'âge et l'activité fonctionnelle. Tandis qu'une feuille de Lierre âgée d'un an entre en putréfaction quinze à vingt jours après avoir été pénétrée par l'eau, une feuille de l'année est encore souvent en bon état au bout de deux mois. Les taches d'infiltration y sont même peu étendues.

Les feuilles qu'on sort de l'eau, après quelque temps d'immersion, se comportent d'une manière variable, suivant la température et l'espèce. Tandis qu'en été une feuille de Haricot ou de Capucine ne tarde pas à se flétrir, même à la lumière diffuse, après un séjour peu prolongé sous l'eau, on peut l'immerger en automne pendant quinze jours, sans qu'elle soit ensuite atteinte dans sa vitalité. J'ai vu des feuilles de Lierre de l'année reprendre rapidement leurs fonctions, après avoir été maintenues sous l'eau pendant tout le mois de juillet. Les feuilles détachées dont, après l'émersion, le pétiole resté plongé dans ce liquide, se fanent bien plus facilement. Le séjour qu'elles y ont fait ayant diminué leur énergie fonctionnelle, elles sont devenues incapables d'attirer ensuite une quantité d'eau assez considérable pour réparer les pertes dues à l'évaporation (1). C'est ce qui ressort encore des expériences suivantes : On immerge deux folioles d'une feuille de Haricot, dont le pétiole ainsi que la

(1) Il en est de même pour toutes les plantes qui souffrent. Ainsi, dans les exploitations forestières et notamment dans celles des massifs de Conifères, on voit souvent de jeunes arbres dont la végétation a langui trop longtemps sous le couvert, se dessécher rapidement dès qu'ils sont exposés au soleil. Cette opération, qui les eût sauvés si elle avait été faite à temps, devient la cause de leur mort.

troisième foliole sont maintenus hors de l'eau. Celle-ci reste turgescente, grâce au liquide qui traverse le tissu des deux autres sans s'y accumuler néanmoins, car il est attiré sans cesse dans le limbe qui se trouve à l'air. Au bout de quelques jours on retire de l'eau les folioles, mais on y plonge le pétiole, après en avoir retranché l'extrémité desséchée. Peu de temps après, on voit les folioles qui avaient été immergées se flétrir seules.— On immerge pendant quelques jours l'extrémité des folioles d'une feuille de Haricot : de cette manière elles ne s'infiltrèrent pas. On les sort ensuite de l'eau en y laissant le pétiole. Le bout des limbes se fane, mais la base reste turgescente. Immerge-t-on seulement celle-ci, on la voit, après l'émergence, se flétrir plus vite que le sommet, qui cependant finit à son tour par dépérir, car l'eau ne peut plus lui arriver à travers des tissus desséchés.— J'ai dit précédemment qu'une feuille composée s'infiltrait plus vite quand elle est réduite à une seule foliole. Cette dernière, en revanche, se fane moins rapidement, après son émergence, parce que toute l'eau qui pénètre par la section du pétiole lui est destinée.

Après leur émergence, quand les feuilles détachées sont maintenues sous cloche, pendant quelques jours, elles peuvent plus facilement supporter, grâce à cette transition, le contact de l'air extérieur.

L'infiltration des tissus aggravant leur état maladif, on comprend que celles qui se trouvent dans ce cas se fanent d'autant plus rapidement après l'émergence. Ainsi une feuille de Haricot dont on a immergé seulement le limbe ne s'infiltrait pas au bout de deux à trois jours. Si alors on la retire de l'eau en y plongeant le pétiole, elle ne se flétrit pas, tandis qu'une autre qui s'est infiltrée, parce qu'elle est restée entièrement immergée pendant le même temps, se fane ensuite.

II

Parmi les modifications que l'immersion fait subir aux fonctions des feuilles, une des plus importantes est celle qu'éprouve la production de la matière amylacée. Quand on immerge une feuille contenant de l'amidon, on constate que cette substance disparaît des limbes plus ou moins promptement, suivant l'âge, l'espèce, les conditions extérieures, et ne se reforme plus. A quantité égale, elle émigre plus rapidement des jeunes feuilles que des vieilles, se comportant du reste sous ce rapport comme dans celles qui sont placées à l'obscurité. Les feuilles immergées d'un rameau dont les autres restent à l'air ne renferment plus d'amidon au bout d'un certain temps. Il en est encore de même pour la partie d'un limbe plongé sous l'eau, tandis que l'autre partie est immergée. Tous ces résultats ressortent des expériences suivantes :

EXPÉRIENCE 1. — Le 4 février, j'immergeai le pétiole et les folioles infé-

rieures d'une feuille de Mahonia détachée du rameau. Le 13 mars, les folioles émergées renfermaient seules de l'amidon (1).

Exp. 2. — Le 15 février, j'immergeai de même les feuilles inférieures d'un rameau de Buis, les feuilles supérieures restant à l'air. Le 20 mars, ces dernières seules contenaient de la matière amylacée.

Exp. 3. — Une feuille de Lierre détachée le 20 mars est exposée au jour, le pétiole et la moitié inférieure du limbe dans l'eau, la moitié supérieure restant hors de l'eau. Le 18 avril, cette dernière partie contient de l'amidon dans toute son épaisseur, la première n'en renferme qu'autour des nervures et sur certains points de parenchyme inférieur.

Si l'on immerge des feuilles dont l'amidon a disparu par un séjour suffisant à l'obscurité, sans que la chlorophylle cependant ait perdu la faculté de fonctionner, on constate que cette substance ne se reforme pas.

Exp. 4. — Le 22 avril, j'enveloppai d'étoffe noire deux feuilles de Lierre, l'une de l'année, l'autre âgée d'un an. Le 2 mai, elles ne contenaient plus trace d'amidon, sauf dans les stomates. Je les immergeai alors, après avoir enlevé leurs voiles. Je les examinai les 9 et 20 mai, 6 juin et 8 juillet, sans y trouver d'amidon. A cette époque la feuille la plus âgée était même décomposée.

Exp. 5. — Le 22 avril, je cueillis deux feuilles de Lierre, l'une de l'année, A, l'autre âgée d'un an, B, et les transportai à l'obscurité, le pétiole dans l'eau. La première ne renfermait plus d'amidon le 1^{er} mai. La seconde en contenait encore le 6, mais n'en avait plus le 9. A cette date je les immergeai au jour. Le 21, elles ne renfermaient pas d'amidon. Le 10 juin, B, qui était infiltrée depuis quelque temps déjà, commençait à pourrir par la base du limbe; A était infiltrée par places; son tissu était gonflé et bosselé par l'eau qui y avait pénétré. Du reste, aucune d'elles ne renfermait d'amidon. Quelques jours après, B était entièrement décomposée; A se maintenait en bon état, mais ne renfermait pas encore de matière amylacée le 8 juillet.

Les expériences précédentes ont été faites à une époque de l'année où la lumière du soleil n'a pas encore son maximum d'intensité. J'ai cherché à savoir si en été une feuille est encore incapable de produire de l'amidon.

Exp. 6. — J'ai immergé, le 20 juillet, à un soleil très-ardent, une feuille adulte de Lierre qui avait perdu jusqu'à la dernière trace de matière amylacée par un long séjour à l'obscurité. Huit jours après, elle n'en renfermait pas. Il en fut de même d'une jeune feuille de Haricot, qui s'infiltra rapidement. Trois jours après son immersion, je n'y trouvai pas d'amidon.

Bien que l'amidon n'apparût pas dans le limbe des feuilles immergées, je ne devais cependant point en conclure qu'il ne s'y formait pas, car peut-être émigrerait-il ou était-il consommé, à mesure qu'il se produisait. Elles pouvaient se trouver dans la même situation que les feuilles hivernales qui, ainsi que je l'ai démontré, produisent de la matière amylacée, bien qu'on

(1) Quand je parle de l'amidon contenu dans une feuille, sans préciser la partie de l'organe où il se trouve, c'est de celui renfermé dans le limbe qu'il s'agit.

n'en rencontre pas dans les conditions normales. L'expérience suivante prouve qu'il en est probablement ainsi :

Exp. 7. — Des feuilles de Lierre de l'année détachées furent immergées au commencement de juillet et exposées à un vif soleil. Un mois plus tard, je trouvais encore des traces d'amidon sur plusieurs points de leurs limbes. Les pétioles en renfermaient beaucoup dans toute leur longueur, non-seulement autour des faisceaux, mais encore dans l'écorce et le parenchyme central. Or une feuille de Lierre dont le limbe a perdu son amidon par le séjour à l'obscurité n'en contient plus qu'au voisinage des faisceaux du pétiole, en plus grande quantité toutefois que dans l'état normal. Les feuilles immergées avaient donc dû créer de la matière amylacée et l'accumuler dans leur pétiole : supposition confirmée d'ailleurs par la présence de ce corps dans le limbe, un mois après le début de l'expérience et malgré une température élevée qui avait dû en activer singulièrement la destruction. A l'obscurité, les feuilles ne conservent pas leur amidon aussi longtemps. Si cette substance n'apparaît pas dans celles qu'on immerge à un soleil ardent après les avoir soustraites à la lumière pendant un certain temps, c'est parce que n'en renfermant plus au moment de l'expérience, elles n'en produisent pas assez pour satisfaire à leur consommation et en même temps l'accumuler dans leurs tissus, ou bien encore parce que leur activité végétative a été trop profondément atteinte par leur séjour successif à l'obscurité et dans l'eau.

Exp. 8. — Le 22 avril, deux feuilles de Lierre, la première de l'année, A, la seconde âgée d'un an, B, furent immergées au jour, en même temps que deux autres feuilles détachées, l'une de l'année, C, l'autre de l'année précédente, D. Deux feuilles semblables tenant au rameau, l'une de l'année, E, l'autre de l'année précédente, F, furent enveloppées d'étoffe noire, sans être immergées. Le 3 mai, E et F ne contenaient plus d'amidon. Il en était de même de A et de C, tandis que B et D en renfermaient encore, principalement dans la deuxième rangée des cellules palissadiformes et dans le parenchyme lacuneux.

Exp. 9. — Le 10 août, on immerge au jour une feuille de *Cissus* détachée et l'on en place une autre à l'obscurité, le pétiole dans l'eau. Cette dernière ne contient plus d'amidon quelques jours après, tandis que la première en renferme encore le 30.

Exp. 10. — Le 26 août, on immerge au jour deux feuilles de *Cissus*, l'une tenant au rameau et l'autre détachée. On en enveloppe une autre d'étoffe noire. Le 30, la première contient encore un peu d'amidon, la deuxième en renferme beaucoup, la troisième n'en possède plus.

Si l'amidon s'accumule en quantité anormale dans le pétiole des feuilles détachées et exposées pendant la submersion à un vif soleil, il n'en est pas ainsi à la lumière diffuse. On ne peut savoir, dans ce cas, si les limbes forment de la substance amylacée. Les expériences 8, 9, 10, tout en démontrant que cette matière persiste plus longtemps dans les feuilles immergées au jour que dans les feuilles émergées à l'obscurité, n'apprennent pas si ce résultat provient de ce qu'elles en forment une certaine quantité s'ajoutant à celle qu'elles contenaient déjà, ou de ce que cette substance disparaît seulement de leurs tissus avec plus de lenteur (1). Les

(1) L'exp. 8 montre en outre que, par suite du ralentissement de leur végétation, les

expériences suivantes établissent une forte présomption en faveur de cette dernière hypothèse, en faisant voir que l'amidon s'en va moins rapidement à l'obscurité d'une feuille détachée qu'on immerge que d'une feuille semblable dont le pétiole seul est maintenu sous l'eau :

EXP. 11. — Le 22 avril, je transportai à l'obscurité, le pétiole seul dans l'eau, deux feuilles de Lierre détachées, l'une de l'année, A, l'autre de l'année précédente, B. A côté d'elles j'en immergeai deux autres également détachées, la première de l'année, C, la seconde âgée d'un an, D. Le 1^{er} mai, A ne contenait plus d'amidon, B n'en renfermait plus que dans le milieu de son épaisseur ; D, partiellement infiltrée, en possédait davantage. Cependant on n'en trouvait presque plus dans la première rangée des cellules palissadiformes, ce qui indiquait un commencement de migration. C était complètement infiltrée, et sa chlorophylle amorphe était amassée au centre des cellules. Son tissu ramolli et bruni par places indiquait un commencement d'altération. L'amidon y était très-abondant, même dans les cellules palissadiformes les plus superficielles.

Ces résultats doivent être interprétés ainsi : la matière amylacée avait disparu d'abord des feuilles situées à l'air et en premier lieu de la plus jeune. Il n'en avait pas été ainsi pour les autres, parce que la plus âgée ne s'étant infiltrée que lentement, avait écoulé dans son pétiole ou consommé une partie de son amidon ; l'autre au contraire, s'étant infiltrée tout de suite, avait été tuée et toute migration s'était trouvée arrêtée. Cette feuille était réellement morte, car l'ayant émergée et placée au jour sous une cloche, au fond de laquelle se trouvait de l'eau où plongeait son pétiole, je la vis bientôt brunir entièrement. Le 7 mai, elle ne contenait pas moins d'amidon qu'auparavant. Le 10, elle se couvrit de moisissures. Le 13, la matière amylacée y était encore abondante. Je sortis son pétiole de l'eau et le laissai se dessécher. Dans cet état, l'amidon avait peu diminué : ce qui montre que ce corps disparaît assez lentement par la putréfaction (1).

EXP. 12. — Le 22 mai, j'ai immergé dans un vase enveloppé de noir deux feuilles de Lierre, l'une de l'année, A, l'autre âgée de un an, B, ainsi que deux feuilles détachées, la première de l'année, C, la seconde de l'année précédente, D. Le 30, l'amidon était réparti de la manière suivante :

A. Un peu d'amidon autour des nervures.

B. Amidon abondant autour des nervures. De plus, traces à la limite des parenchymes palissadiforme et lacuneux.

C. Amidon assez abondant à la limite des parenchymes palissadiforme et lacuneux.

D. Amidon assez abondant à la limite des parenchymes palissadiforme et lacuneux, et en outre dans deux ou trois rangs de cellules de ce dernier.

Marche de disparition de l'amidon : A, B, C, D.

EXP. 13. — Le 10 août, on immerge à l'obscurité une feuille de *Cissus* déta-

feuilles anciennes, détachées ou non, perdent moins vite leur amidon dans l'eau que les plus jeunes, même quand elles en contiennent un peu moins : ce dont je m'étais assuré auparavant.

(1) J'ai dit plus haut que les jeunes feuilles de Lierre s'infiltrèrent moins rapidement que celles qui sont âgées. C'est en effet ce que m'ont fait voir de nombreuses expériences faites tant au jour qu'à l'obscurité. Dans celle qui précède, il n'en a pas été ainsi, probablement par suite d'une de ces causes difficiles à reconnaître dont j'ai déjà fait mention.

chée, à côté d'une feuille semblable n'ayant que le pétiole dans l'eau. Le 30, la première contient seule de l'amidon.

Outre le résultat principal découlant de ces expériences et que j'ai formulé avant de les décrire, il en ressort les conséquences suivantes, applicables également aux feuilles vivantes à l'air :

1° L'amidon disparaît plus rapidement des feuilles quand elles sont jeunes.

2° Si elles ont le même âge, il émigre moins vite de celles qui sont détachées,

Restait à savoir si une feuille immergée au jour perd plus ou moins promptement sa matière amylacée qu'une feuille immergée à l'obscurité, toutes choses égales d'ailleurs. Dans ce but, j'ai entrepris les expériences suivantes :

Exp. 14. — Le 17 juillet, j'enveloppai d'étoffe noire une feuille de Lierre de l'année A. En même temps j'immergeai deux autres feuilles semblables, l'une, B, à la lumière, l'autre, C, dans un vase à l'abri du jour. Je les plaçai toutes dans un endroit où n'arrivaient jamais directement les rayons du soleil, afin que la température fût la même pour chacune d'elles.

22 juillet : A. Traces d'amidon autour des nervures.

— B. Un peu plus d'amidon que A.

— C. Amidon plus abondant que dans A et B.

Le 23, C en contient seule encore. Le 27, elle n'en renferme plus.

Marche de disparition de l'amidon : A, B, C.

Exp. 15. — Le 23 juillet, je mis en expérience des feuilles de Lierre de l'année, disposées ainsi qu'il suit :

A. Feuille laissée à l'air, mais enveloppée de noir.

B. Feuille immergée dans un vase à l'abri du jour.

C. Feuille immergée à la lumière.

D. Feuille détachée, enveloppée de noir et plongeant dans l'eau par l'extrémité du pétiole.

E. Feuille détachée, immergée dans un vase à l'abri du jour.

F. Feuille détachée, immergée à la lumière.

20 juillet : A et C. Plus d'amidon.

— B, D, E, F. Amidon assez abondant.

28 juillet : A, B, C. Plus d'amidon.

— D. Traces d'amidon.

— F. Amidon à la limite des parenchymes palissadiforme et lacuneux.

— E. Amidon plus abondant.

2 août : A, B, C, D, F. Plus d'amidon.

— E. Traces d'amidon.

Marche de disparition de l'amidon : A, C, B, D, F, E.

Outre les conséquences déjà mentionnées qui découlent de ces deux expériences, il en ressort celle-ci : Une feuille immergée à la lumière diffuse, loin de conserver plus longtemps son amidon qu'une feuille immergée

à l'obscurité, paraît le perdre au contraire plus vite, probablement parce que son activité fonctionnelle est moins ralentie. D'après ce fait, on serait peut-être en droit de supposer, sans qu'on puisse toutefois le démontrer directement, que la migration de la matière amylacée, qui normalement s'opère le jour aussi bien que la nuit, suivant les observations de M. Goblesky et les miennes, et contrairement à l'opinion admise jusqu'alors, s'effectue plus rapidement, à température égale, sous l'influence de la lumière.

En résumé, les feuilles aériennes ne semblent pouvoir créer de l'amidon sous l'eau qu'à la condition d'être exposées aux rayons d'un soleil ardent; encore en produisent-elles fort peu. Aussi est-il permis d'affirmer qu'en général la production de matière amylacée dans la chlorophylle est considérablement ralentie, sinon annulée, par l'immersion, non-seulement dans les feuilles détachées qui s'infiltrent, mais encore dans celles qui, tenant au rameau, ne s'infiltrent pas. Doit-on en conclure qu'elles sont complètement impuissantes à décomposer l'acide carbonique dissous dans l'eau? Les expériences anciennes prouvent le contraire. Pour mon compte, je n'en ai fait jusqu'ici qu'une dans cette voie. Ayant placé, au mois de juillet, à une lumière diffuse très-vive, des feuilles de Lierre détachées et plongées dans une éprouvette pleine d'eau, renversée sur une couche du même liquide, je vis s'en dégager un volume de gaz un peu supérieur seulement à celui qui s'accumulait dans le haut d'une éprouvette ne renfermant pas de feuilles, mais semblablement disposée, afin de pouvoir évaluer la quantité de gaz que la chaleur suffit à extraire de l'eau. À la lumière directe du soleil, ces mêmes feuilles exhalaient un volume de gaz bien plus considérable (1).

La comparaison de tous les résultats que j'ai mentionnés permet de conclure que les feuilles aériennes entrent par l'immersion dans un état de souffrance, tel que leurs fonctions sont considérablement ralenties. Voilà pourquoi l'amidon qu'elles renferment émigre aussi lentement et ne peut plus se reformer.

L'infiltration vient encore aggraver pour les feuilles immergées cet état de langueur, qui peut-être est dû à une respiration insuffisante: ce dont je chercherai à m'assurer ultérieurement.

Quand une feuille a perdu son amidon par une immersion prolongée,

(1) Je signalerai incidemment un fait curieux qui s'est produit dans cette expérience. Les feuilles de Lierre ont rougi sur certains points de leur face supérieure, circonstance d'autant plus remarquable que l'immersion empêche celles de *Cisus* de se colorer en rouge à l'automne. Je n'ai du reste jamais remarqué cette particularité sur les nombreuses feuilles de Lierre immergées dans les conditions ordinaires, dont j'ai eu l'occasion d'étudier la végétation pour établir les expériences ci-dessus. Peut-être ce phénomène est-il dû à la présence de l'oxygène mis en liberté. Je serais d'autant plus porté à le croire, que la coloration des feuilles automnales me semble provenir d'une oxydation du suc cellulaire.

peut-elle en produire de nouveau après qu'on l'a retirée de l'eau ? C'est pour résoudre cette question qu'ont été faites les expériences suivantes :

Exp. 16. — Le 1^{er} juin, j'enveloppai de noir deux feuilles de Lierre, l'une de l'année, A, l'autre de l'année précédente, B; à côté d'elles j'immergeai à l'obscurité deux feuilles semblables, l'une de l'année, C, l'autre âgée d'un an, D; ainsi qu'une troisième détachée, E, de même âge que A et C. Le 1^{er} juillet, je les examinai. Toutes paraissaient en bon état, à l'exception de B, qui avait jauni et qui, pour cette raison, fut rejetée. Je les laissai au jour. Le 2 juillet au soir, je les examinai de nouveau. L'amidon y était réparti ainsi :

A et C. Amidon abondant.

D. Pas d'amidon.

E. Pas d'amidon. Peu turgescente.

Vingt-quatre heures après :

A et C. Amidon abondant.

D. Un peu d'amidon.

E. Même état que la veille. L'amidon n'y apparut pas encore le 8 et même le 19 juillet.

Exp. 17. — Une feuille de Lierre de l'année est immergée le 22 avril, ainsi qu'une feuille semblable détachée. Le 3 mai, elles ne renferment plus d'amidon que dans leurs stomates. On les sort de l'eau. Le 7, la matière amylicée apparaît dans la première. Le 9, la seconde n'en renferme pas encore.

On peut tirer de ces expériences les conclusions suivantes concernant les feuilles exposées au jour et à l'air libre, après un certain temps d'immersion à l'obscurité :

1^o Elles refont plus rapidement de l'amidon quand elles tiennent encore au rameau que lorsqu'elles en sont détachées, quand elles sont adultes que lorsqu'elles sont plus âgées. Ces deux conséquences sont également applicables aux feuilles transportées à la lumière après en avoir été privées à l'air.

2^o La matière amylicée réapparaît sensiblement aussi vite dans les feuilles de même âge, qu'elles aient été ou non immergées. C'est ce qui ressort encore de l'expérience suivante :

Exp. 18. — Le 26 août, on enveloppe de noir une feuille de *Cissus*, puis on immerge à l'obscurité une feuille semblable. Le 30 août, on ne trouve plus d'amidon dans la première, on en rencontre encore un peu dans le parenchyme lacuneux de la seconde. Après avoir émergé celle-ci, on expose l'une et l'autre au jour. Le 2 septembre, on trouve beaucoup d'amidon dans les deux, même dans leur parenchyme supérieur.

Une feuille placée, après son émergence, sous une cloche humide, est bien plus tôt en état de produire de l'amidon que si on l'expose immédiatement à l'air libre, parce qu'elle conserve, dans le premier cas, sa turgescence (1).

(1) La turgescence complète des cellules est indispensable à la production de l'amidon. Dans les étés secs et chauds, les feuilles n'en produisent que très-peu, même quand elles ne paraissent pas flétries.

En été, la destruction de la matière amylacée s'opère assez rapidement dans les feuilles détachées, malgré leur submersion, pour qu'elles puissent en reformer si on les émerge dès que la dernière trace en a disparu. Mais, pendant l'automne, cette destruction est tellement ralentie, que la feuille est souvent décomposée avant que l'amidon ait achevé de disparaître. Dans ce cas, après sa sortie de l'eau, elle ne peut évidemment pas en produire de nouveau.

III

Après avoir décrit les conséquences générales de l'immersion sur les fonctions des feuilles aériennes, il me sera plus facile d'expliquer pourquoi les unes sont atteintes dans leur vitalité plus rapidement que les autres.

Une feuille immergée se trouve, sous le rapport de l'alimentation, à peu près dans la même situation qu'une feuille séjournant à l'obscurité, puisqu'elle ne peut pas produire d'amidon. Son existence est donc proportionnée au temps pendant lequel elle est nourrie. Or la vie d'une feuille soustraite à l'influence de la lumière peut se diviser en deux périodes, quand elle est détachée et réduite à son limbe : l'une s'étendant jusqu'au moment où la matière amylacée a disparu, l'autre jusqu'à l'époque de son dépérissement, époque qu'on juge être arrivée quand la feuille mise au jour ne peut plus assimiler. Pendant la première, elle vit aux dépens de l'amidon qu'elle renferme ; pendant la seconde, aux dépens, soit de ce même amidon converti en particules trop fines pour que nous puissions en constater la présence, soit aux dépens de la glycose que les recherches encore peu nombreuses que j'ai faites dans ce sens m'ont toujours montré existant dans les tissus jusqu'à leur dépérissement (1). La vie d'une feuille adulte soustraite au jour, mais tenant à la plante, embrasse trois périodes. La durée des deux premières, comprises entre les limites qui viennent d'être fixées, est néanmoins modifiée, puisque chacune d'elles est raccourcie par suite de la migration de l'amidon dans les tissus de réserve, et d'autre part allongée, car les feuilles sont en même temps nourries par la tige. Pendant la troisième période, c'est uniquement dans celle-ci qu'elles puisent leur alimentation (2). Or ces périodes, et surtout la dernière, varient pour une même plante, suivant l'activité de sa végétation. Si elle est abondamment garnie de jeunes feuilles, celles-ci attireront presque toute la nourriture dont elle dispose et en priveront la feuille en expérience, à laquelle son âge et son état d'affaiblissement ne permettent

(1) Ce qui prouve qu'une feuille contient encore de la nourriture, même après que toute trace d'amidon a disparu, c'est qu'en la détachant à ce moment pour la laisser un certain temps à l'obscurité, elle peut ensuite assimiler de nouveau.

(2) Une feuille fixée au rameau, bien que perdant plus rapidement son amidon que lorsqu'elle en est détachée, vit généralement plus longtemps.

pas de lutter avec elles. Si au contraire cette dernière se trouve seule sur la plante, parce qu'on a supprimé les autres, par exemple, cette période s'allonge beaucoup.

La durée de ces différentes phases varie également suivant les espèces. Une feuille adulte de Haricot ou de Capucine ne peut pas vivre à l'obscurité au delà de quatre à six jours, tandis que l'existence d'une feuille de Lierre se prolonge, dans les mêmes conditions, au delà de deux mois, parce que non-seulement elle consomme et écoule moins vite son amidon, mais encore parce que la tige, ne donnant naissance à des jeunes feuilles qu'à de plus longs intervalles, est capable de la nourrir plus longtemps.

Les considérations précédentes sont applicables aux feuilles immergées. Seulement les périodes ont alors plus de durée, parce que les fonctions sont très-ralenties. Aussi vivent-elles plus longtemps à température égale, sauf quand elles sont détachées, parce qu'alors l'infiltration dont elles deviennent le siège précipite leur dépérissement. Dans ce dernier phénomène, deux phases doivent être distinguées : la première durant laquelle l'eau pénètre entre les cellules du parenchyme lacuneux, sans atteindre encore leur vitalité. Pendant la seconde, ce liquide s'introduit dans les cellules elles-mêmes, dont il occasionne la mort. La durée de chacune de ces phases varie beaucoup, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer. La rapidité de l'infiltration exerce une influence considérable sur la migration de la matière amyliacée. En été, une feuille de Haricot, bien que se laissant pénétrer par l'eau plus rapidement qu'en automne, perd encore plus promptement son amidon ; aussi ne s'infiltrait-elle que lorsque cet amidon a disparu, tandis qu'en automne, l'infiltration se produisant quand l'amidon n'est pas encore entièrement écoulé et ses effets se faisant bientôt sentir, toute migration postérieure est suspendue, et la feuille pourrit quand elle renferme encore beaucoup de matière amyliacée. Il n'en est généralement pas ainsi dans une feuille de Lierre, parce que les parois de ses cellules se laissent moins pénétrer par l'eau.

Il est facile maintenant de s'expliquer différents faits relatifs aux feuilles immergées. Ainsi les folioles d'une feuille de *Cissus* se désarticulent moins rapidement sous l'eau quand elle est détachée, parce que l'amidon disparaît avec plus de lenteur. En automne, elle perd ses folioles plus tard qu'une feuille semblable dont le pétiole seul est immergé. C'est le contraire en été. Dans cette saison en effet, tandis que la feuille entièrement plongée dans l'eau épuise rapidement sa nourriture et ne peut plus en refaire, celle dont le limbe est à l'air continue longtemps encore à vivre. Mais en automne, pendant que la végétation de celle-ci s'arrête bientôt, par suite de l'abaissement de température, l'autre, dont les fonctions sont très-ralenties par l'immersion, vit encore un certain temps aux dépens de l'amidon qu'elle renferme.

IV

Les expériences suivantes ont été entreprises dans le but de comparer le développement des feuilles sous l'eau et à l'air libre.

TABLEAU I

| | | 5 MAI. | 11 MAI. | 20 MAI. | 29 JUIS. | 31 JUIS. | 9 JUILLET. | OBSERVATIONS. |
|--|--------------------|--------|---------|---------|----------|----------|------------|---|
| Jeune feuille de Lierre immer- gée | Longueur du limbe. | 20 | 22 | 26 | 29 | 30 | 30 | On émerge cette feuille le 22 juin. |
| | Largeur du limbe. | 24 | 27 | 34 | 35 | 36 | 37 | |
| Jeune feuille de Lierre hors de l'eau. | Longueur du limbe. | 25 | 33 | 50 | 55 | 55 | » | |
| | Largeur du limbe. | 30 | 40 | 65 | 70 | 70 | » | |

TABLEAU II

| | | 6 JUILLET. | 9 JUILLET. | 12 JUILLET. | 16 JUILLET. |
|---|----------------------|------------|------------|-------------|-------------|
| Jeune feuille de Haricot immer- gée. | Longueur du pétiole. | 5 | 8 | 8 | 8 |
| | Longueur du limbe. | 19 | 25 | 26 | 26 |
| | Largeur du limbe... | 10 | 14 | 15 | 15 |
| Jeune feuille de Haricot hors de l'eau. | Longueur du pétiole. | 7 | 10 | 12 | 12 |
| | Longueur du limbe. | 22 | 35 | 39 | 41 |
| | Largeur du limbe... | 12 | 20 | 23 | 26 |

TABLEAU III

| | | 5 JUILLET. | 14 JUILLET. |
|--|---|------------|-------------|
| Jeune feuille de Capucine immergée. | Longueurs de 2 diamètres perpendiculaires entre eux. | 26 | 28 |
| | | 29 | 30 |

Ces expériences montrent qu'une feuille ne s'accroît que fort peu sous l'eau : conséquence de l'absence d'assimilation. On sait qu'il en est de même quand elle est placée dans un milieu où elle ne peut assimiler : à l'obscurité par exemple, ou dans de l'air privé d'acide carbonique. Le tableau I, montre en outre que si le séjour dans l'eau a été prolongé, la feuille ne peut plus sensiblement grandir, même après qu'on l'en a retirée, parce que les tissus ne sont susceptibles d'acquiescer tout leur dévelop-

pement que pendant la jeunesse. C'est ce qui arrive également à une jeune feuille détachée dont on immerge seulement le pétiole. N'étant plus nourrie par la tige, elle peut à peine s'accroître, d'autant plus que l'assimilation est pendant quelque temps ralentie par le fait de la section. Plus tard, quand elle recommence à assimiler normalement, les tissus ne sont plus assez jeunes pour être susceptibles de se développer. De même une feuille un peu âgée transportée au jour, après avoir été soumise jusque-là à l'étiollement, peut verdier, produire de l'amidon, mais ne s'accroît presque plus.

V

Comme complément à la physiologie des feuilles immergées, j'ai cherché à savoir si elles sont susceptibles de mouvements périodiques. J'ai entrepris dans ce but des expériences sur celles de Haricot. Les résultats obtenus trouveront plus naturellement leur place dans un autre mémoire. Je me contenterai de dire ici que les feuilles immergées sont susceptibles, même à l'obscurité, de mouvements périodiques et spontanés dont l'amplitude et la régularité sont seulement moindres que dans les conditions normales. Les maxima et les minima arrivent sensiblement aux heures ordinaires. Ces mouvements sont réglés par la nutrition : ils diminuent successivement parce que la feuille dépérit, et finissent par s'éteindre tout à fait. Ceux qui sont provoqués par le renflement moteur reliant le pétiole au limbe existent même, bien qu'avec une plus faible intensité, dans les feuilles détachées qu'on maintient sous l'eau. Ils disparaissent aussi plus tôt que dans les feuilles tenant encore au rameau, car la nutrition de celles-ci persiste plus longtemps.

VI

Après avoir constaté que les feuilles aériennes sont généralement dans l'impossibilité de produire sous l'eau de la matière amylicée, j'ai voulu voir comment s'accomplit cette fonction dans celles qui sont naturellement submergées et flottantes. Les quelques expériences que j'ai faites m'ont conduit à ce résultat général que les feuilles constamment immergées, appartenant à des plantes qui n'en possèdent pas d'autres, produisent beaucoup d'amidon, mais que celles dont une partie de l'existence seulement se passe sous l'eau n'en font presque pas pendant tout le temps où elles y sont plongées. Ainsi j'en ai trouvé beaucoup dans les feuilles d'*Isoetes lacustris*, de *Littorella lacustris* et de *Potamogeton rufescens*, tandis que celles de *P. natans* et de *Nuphar pumilum* en contiennent fort peu, tant qu'elles ne sont pas arrivées à la surface et que leur limbe n'est pas immédiatement en contact avec l'air. Leurs pétioles en renferment toutefois autour des faisceaux une quantité notable provenant de la tige ou des feuilles flottantes. Celles-ci en produisent abondamment, même quand

elles ne sont pas encore adultes. Les feuilles constamment submergées d'une plante qui en possède aussi de nageantes ne contiennent presque pas d'amidon (feuilles radicales de *N. pumilum*) : elles sont probablement nourries par les autres. Quand les feuilles flottantes viennent à être submergées, par suite d'une forte crue, la production d'amidon est suspendue jusqu'à ce qu'elles apparaissent de nouveau à l'air. Si l'immersion arrive en automne et se prolonge quelque peu, on voit les plus vieilles d'entre elles jaunir avant celles de même âge auxquelles un pétiole suffisamment long permet de rester à la surface, parce qu'elles n'ont plus une vitalité assez grande pour attirer les matières nutritives de la tige. Il en est de même pour les feuilles des plantes qui, bien que naissant sous l'eau, passent à l'air la plus grande partie de leur existence. Ainsi les feuilles de *Menyanthes trifoliata*, qui croissent sur le bord des ruisseaux, ne forment pas plus d'amidon, tant qu'elles restent submergées par suite d'une crue, que celles d'*Alnus glutinosa* appartenant à des branches plongeant dans l'eau.

Il était intéressant de voir si les feuilles constamment submergées qui produisent de l'amidon, peuvent en faire également quand elles se trouvent par hasard hors de l'eau. Je ne parle pas évidemment de celles qui, n'ayant pas de cuticule ou même pas d'épiderme (*P. rufescens*), se dessèchent rapidement quand elles sont exposées à l'air. Mais il en est qui, protégées par un épiderme assez résistant, peuvent végéter hors de l'eau (*I. lacustris* et *L. lacustris*). A l'époque des basses eaux, on voit souvent sur la rive ces plantes émergées en totalité ou en partie, vivre longtemps ainsi dans le sable humide où plongent leurs racines. J'ai constaté que leurs feuilles font dans ce cas autant d'amidon que lorsqu'elles sont submergées.

En résumé, s'il existe des feuilles qui ne produisent d'amidon qu'à l'air, d'autres qui n'en font que fort peu dans l'eau et beaucoup à l'air (feuilles flottantes des plantes aquatiques), il en est aussi qui ne peuvent en créer que submergées (Algues d'eau douce, *P. rufescens*), ou qui semblent ne pouvoir en former ni dans l'air, ni sous l'eau (feuilles radicales de *N. pumilum*). Il y en a enfin qui en font indifféremment dans ces deux milieux (*I. lacustris* et *L. lacustris*).

J'ai également cherché si les feuilles aquatiques contiennent de la glycose. Or toutes les Algues d'eau douce que j'ai examinées à diverses époques du printemps et de l'été n'ont pas réduit la liqueur cupro-potassique. Le tannin se comportant à l'égard de ce réactif comme la glycose, on peut également conclure à l'absence de ce corps dans les plantes ci-dessus. Le suc extrait par ébullition des feuilles submergées de *N. pumilum*, *I.* et *L. lacustris*, *Ceratophyllum demersum*, ainsi que des feuilles flottantes de *P. natans* et *crispus*, ne m'a paru exercer qu'une faible action sur le réactif de Barreswil, même avant l'emploi du sous-acétate de plomb et du carbonate de soude. A l'automne cependant, la réduction

de la liqueur cuivrique par les feuilles nageantes de *P. natans* et les feuilles submergées de *P. rufescens* et *M. trifoliata* a été trouvée très-appreciable, mais a presque disparu après la précipitation des matières albuminoïdes et tanniques. Il en a été ainsi du rhizome de *N. pumilum*, de la tige et des racines d'*I.* et de *L. lacustris*, si riches cependant en matière amylacée. D'après ces expériences, trop peu nombreuses encore pour qu'on puisse en tirer une conclusion définitive, il paraîtrait que les tissus submergés des plantes aquatiques ne contiennent pas beaucoup de glycose. On ne saurait, je crois, expliquer ce fait en supposant que l'eau dissout cette substance à mesure qu'elle se forme, car j'ai remarqué que des feuilles de *Cissus* détachées en contenaient encore un peu après une immersion assez prolongée. D'ailleurs, les feuilles flottantes de *N. pumilum* sont riches en sucre. Cependant j'ai constaté la disparition presque complète de cette matière dans des feuilles de Haricot immergées seulement depuis deux jours. Quoi qu'il en soit, certaines plantes peuvent renfermer de l'amidon, sans que ce corps soit associé à de la glycose. L'opinion d'après laquelle la matière amylacée se transforme en sucre pour cheminer dans les tissus, opinion qui a prévalu jusqu'à ce jour, ne semble plus pouvoir être admise, et la relation qui unit ces deux substances, si toutefois elle existe, est loin d'être trouvée.

Lecture est donnée de la communication suivante adressée à la Société par M. Ripart :

NOTICE SUR QUELQUES ESPÈCES RARES OU NOUVELLES DE LA FLORE CRYPTOGA-
MIQUE DU CENTRE DE LA FRANCE (fin), par M. RIPART.

LICHENS.

J'ai découvert dans la région centrale de la France un grand nombre de Lichens intéressants, dont je dois la détermination exacte à notre savant lichénographe, M. le docteur Nylander. Je me bornerai à citer ici les plus remarquables, parmi lesquels se trouvent un certain nombre d'espèces tout à fait nouvelles et même un genre nouveau, le genre *Rimularia*, dont je transcrirai la description originale de l'auteur telle qu'elle a été publiée dans le journal allemand *Flora*. J'ai fait d'après mes propres observations la description des autres, qui sont des Lichens rares pour le Centre, beaucoup même nouveaux pour la Flore française, et dont jusqu'à présent aucun ouvrage ni recueil français n'avait parlé. Je crois donc utile de les publier dans notre Bulletin.

33. *Melanotheca acervulans* Nyl.

Thallus macula albida subdeterminata vel effusa indicatus; apothecia nigra minuta (latit. 0,11-0,13 millim.), perithecio integre nigro, glomerulos parvulos (latit. 0,5-0,7 millim.) rotundatos vulgo formantia, sæpe in

f. 24.3

per number of Series

BRITISH MUSEUM