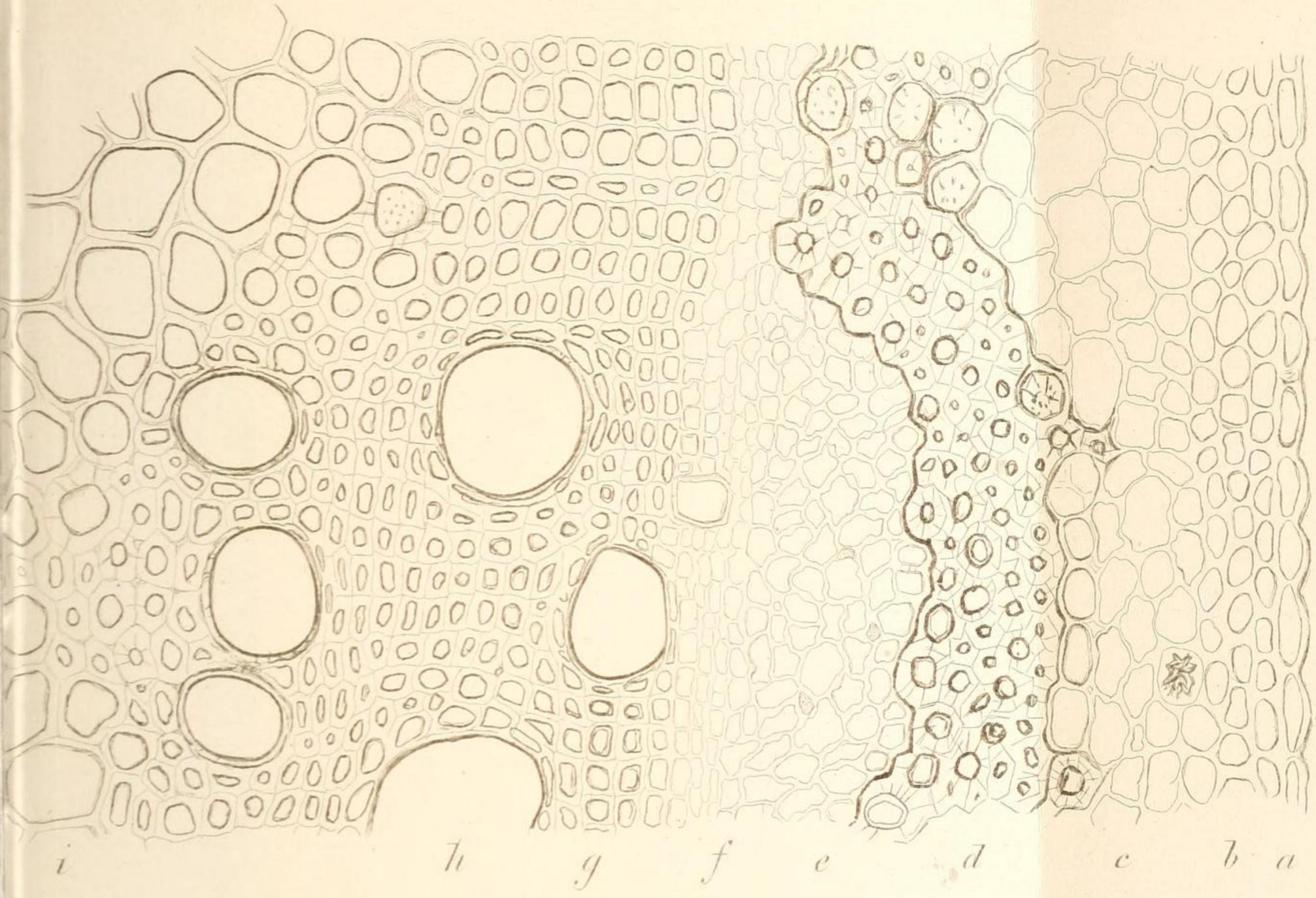
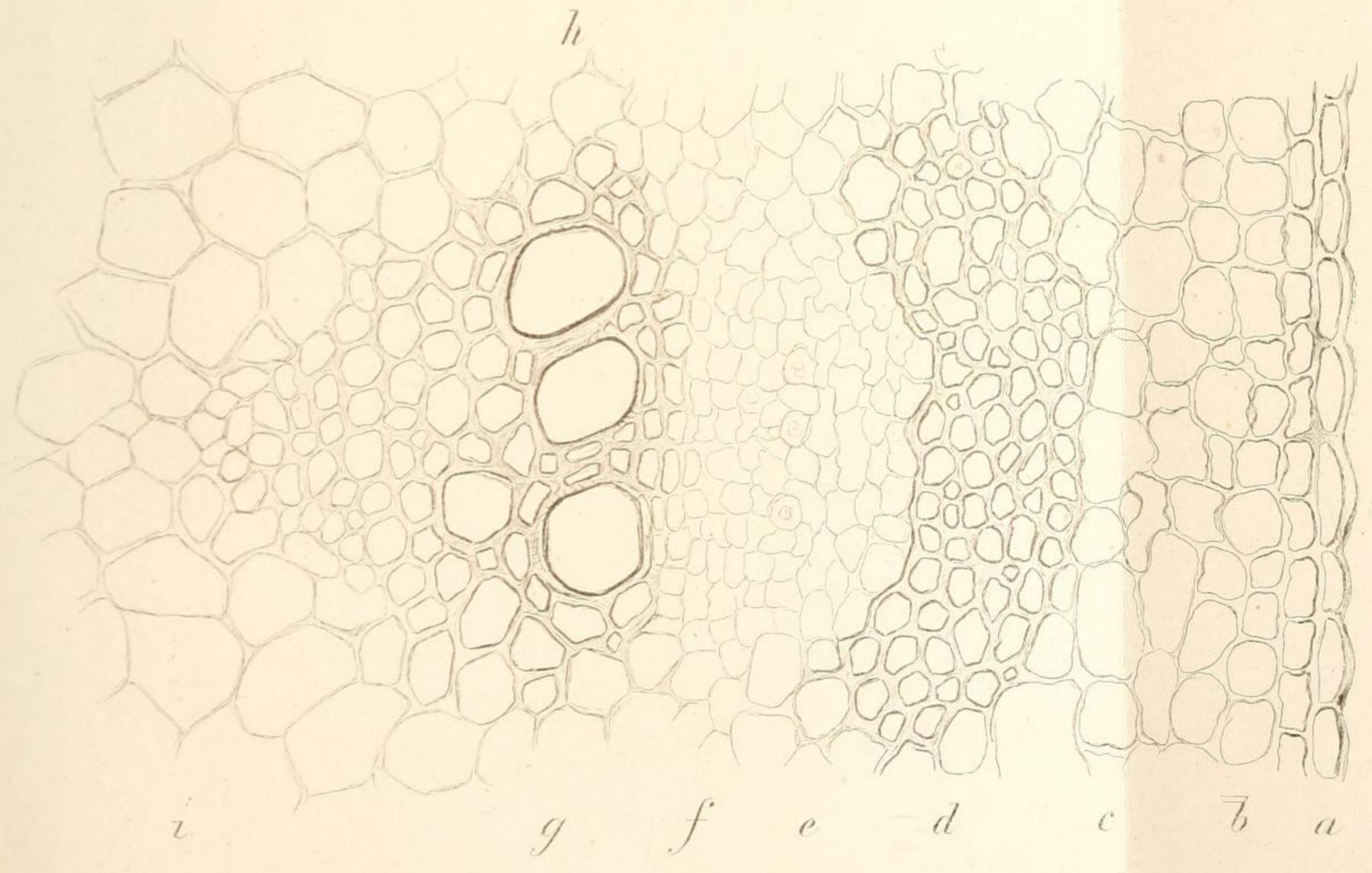


9.



10.



ARCHIVES NÉERLANDAISES

DES

Sciences exactes et naturelles.

SUR LES CAUSES

DES

FORMES ANORMALES DES PLANTES QUI
CROISSENT DANS L'OBSCURITÉ,

PAR

N. W. P. RAUWENHOFF.

On sait depuis longtemps que les plantes placées dans l'obscurité, ou même dans un endroit mal éclairé, non seulement se décolorent, mais montrent encore d'autres changements remarquables. Les anciens traités de physiologie végétale, tels que ceux de Decandolle, de Meyen, de Treviranus, énoncent que, dans ces circonstances, les tiges deviennent généralement plus longues et les feuilles restent plus petites que d'ordinaire. D'ailleurs, qui n'a pas remarqué plus d'une fois ce phénomène sur les pousses que développent au printemps les pommes de terres conservées dans les caves?

En examinant les choses de plus près, on reconnaît toutefois que les plantes ne se comportent pas toutes de la même manière, lorsqu'elles se trouvent dans l'obscurité. Il y en a dont les tiges ne s'allongent que peu ou point au-delà de la mesure ordinaire; il y en a d'autres dont les feuilles, dans l'obscurité, ne restent guère en-deçà des dimensions des feuilles normales, formées à la lumière; bien plus, certaines feuilles s'allongent alors démesurément. On voit des fleurs et des fruits qui se parent des mêmes couleurs, également brillantes, à l'abri comme sous l'influence de la lumière; d'autres, dont le calice ou la corolle prennent un développement inusité en longueur, ou bien restent petits

comme les feuilles ordinaires; en un mot, aucune régularité ne semble plus présider à la végétation dans l'obscurité.

Les plantes soustraites à l'action de la lumière présentent des phénomènes si anormaux, qu'on serait tenté de croire qu'elles n'obéissent plus aux lois générales de la croissance, mais qu'elles déterminent tout-à-fait arbitrairement, chacune à sa manière, la grandeur relative et absolue de leurs organes.

Il n'entre pas dans mon plan de décrire en détail ces phénomènes. Ils sont bien connus, et je me contente de renvoyer le lecteur au mémoire de M. Sachs: *Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane*, publié dans la *Bot. Zeit.* 1863, *Beilage*. Les principaux faits de cet ordre y sont classés sous les titres suivants: Développement des feuilles ordinaires étiolées (p. 11 du tiré à part). Allongement des entre-nœuds étiolés (p. 14). Torsion (p. 16). Développement des fleurs (p. 17).

Sans insister sur ces faits, je crois devoir rappeler sommairement les essais d'explication qui en ont été donnés.

Hales avait déjà émis l'idée que, si les haricots croissant dans l'obscurité s'allongent outre mesure, c'est qu'ils restent plus longtemps mous et succulents. Decandolle fait dépendre le phénomène de l'assimilation. „Puisque les parties,” dit-il (*Physiol. végét.* „III p. 1076), „qui combinent plus de carbone deviennent plus „dures, elles doivent tendre plus vite à ce degré de solidité qui „les empêche de s'allonger; par conséquent les végétaux fort „exposés à la lumière, s'ils sont plus durs, sont aussi propor- „tionnellement plus courts et plus trapus; tandis que ceux qui „vivent à une moindre lumière ou même à l'obscurité, sont né- „cessairement plus faibles, mais plus allongés.”

M. Sachs, dans le travail ci-dessus cité, incline vers la même opinion. Il remarque très justement, que ce sont surtout les organes contenant de la chlorophylle qui changent de forme dans l'obscurité, et il lui paraît assez naturel de supposer que la lumière produit cet effet par l'intermédiaire de la chlorophylle elle-même; mais il ne saurait dire de quelle manière cela

a lieu. En effet, on connaît bien la fonction de la chlorophylle, qui est de produire de la fécule, et on sait que cette fonction est liée à la présence d'une certaine quantité de lumière, de sorte qu'on serait conduit à regarder le phénomène comme la conséquence d'un trouble de la nutrition (dû au manque de fécule et par conséquent de matériaux propres à la formation des parois cellulaires); mais cette explication ne conviendrait qu'aux organes étiolés qui restent petits. Elle ne rend pas compte de l'allongement excessif des tiges, et elle ne s'applique pas davantage au cas des plantes germées, chez qui les cotylédons eux-mêmes s'étiolent et se détruisent, bien qu'ils soient gorgés de fécule et d'autres substances nutritives.

Une étude spéciale des causes de ce phénomène a été faite pour la première fois, en 1869, par M. Kraus, qui en a communiqué les résultats dans un mémoire intéressant, inséré aux *Jahrbücher für wiss. Bot.* de Pringsheim, t. VII, p. 209—260.

M. Kraus arrive à la conclusion que l'étiollement est en réalité, comme l'avait présumé M. Sachs, la conséquence d'un dérangement dans la croissance des organes, occasionné par le défaut de matériaux ou de force pour l'agrandissement des parois cellulaires; ce dérangement, toutefois, n'avait pu être remarqué jusqu'alors, parce qu'on ne connaissait ni la nécessité de la nutrition des feuilles par des produits d'assimilation locale, ni le mode spécial de croissance des organes caulinaires qui se trouvent à un état de forte tension.

La feuille, suivant M. Kraus, ne reçoit de la tige que la quantité de matériaux nutritifs nécessaire pour l'amener au jour, après quoi elle doit suffire elle-même à son entretien: aux dents et près des nervures, bientôt aussi en d'autres points, la fécule se forme par assimilation dans la chlorophylle, et par là devient possible l'accroissement ultérieur de la feuille. Dans l'obscurité, au contraire, les feuilles s'arrêtent, par suite de l'absence de matériaux, au degré de développement auquel elles étaient parvenues en sortant du bourgeon.

Cette explication, toutefois, se trouve en défaut pour les

cotylédons de différentes plantes, lesquels cessent de croître dans l'obscurité, bien qu'ils soient encore tout remplis de fécule ou d'huile. Ici l'action de la lumière paraît être nécessaire pour transformer la fécule en cellulose. Quant à la nature de cette action, quant à savoir s'il s'agit d'une influence directe de la lumière, ou bien de l'intervention d'autres matières ou d'autres fonctions, également dépendantes de la lumière, nous sommes encore dans une ignorance absolue.

En contraste avec ce faible développement des organes foliaires, se présente le phénomène remarquable de l'allongement excessif de la tige dans l'obscurité. Pour apprendre à connaître le lien qui unit ces deux phénomènes, on doit porter son attention moins sur la grandeur de la tige que sur sa structure intérieure. On constate alors que la tige, quant à son évolution anatomique, s'est arrêtée, tout comme les feuilles, à un degré inférieur. Tant par rapport au nombre et au développement des faisceaux fibro-vasculaires, qu'en ce qui concerne le nombre et l'épaisseur des éléments de la moelle et de l'écorce, la tige étiolée et allongée offre l'image d'une jeune tige normale, qui n'aurait pas dépassé les premières phases de son développement.

Mais à quoi faut-il attribuer la longueur anormale de la tige étiolée?

Pour le démêler, M. Kraus a d'abord recherché si l'allongement est la conséquence d'un accroissement de longueur des cellules constituanes, ou bien d'une augmentation du nombre de ces cellules. Des mesures multipliées (moyen déjà essayé antérieurement par M. Sachs, mais sans succès) ont appris à M. Kraus que les cellules des entre-nœuds étiolés sont bien toujours, en moyenne, beaucoup plus grandes et notamment plus longues que celles des plantes vertes de la même espèce, mais que l'allongement ne saurait pourtant être rapporté exclusivement à cette cause. En partie, bien qu'en petite partie, il est dû aussi à la multiplication extraordinaire des cellules.

L'allongement anormal des cellules (l'accroissement insolite de leur nombre étant négligé) pourrait, suivant M. Kraus, s'opérer de la manière suivante :

Dans les jeunes entre-nœuds de la tige, à peine sortie du bourgeon, les divers tissus ont par eux-mêmes une longueur inégale : les périphériques (écorce et bois) sont plus courts, les centraux (moelle) plus longs ; s'ils paraissent, unis les uns aux autres, avoir la même longueur, c'est que les tissus les plus longs étirent les plus courts, jusqu'à ce qu'ils aient à peu près les mêmes dimensions.

Dans le cours de l'allongement de l'entre-nœud, cette différence ne s'efface pas, attendu que la moelle croît toujours plus rapidement que les autres tissus et devient par là, dans la première période de l'accroissement, la partie vraiment active de l'entre-nœud.

Peu à peu, toutefois, les éléments des anneaux ligneux et libérien commencent à épaissir leurs parois, prennent plus de solidité et opposent une plus grande résistance à la moelle, qui tend à les étirer. Cette dernière est alors entravée dans sa croissance longitudinale, et en quelque sorte soumise à une compression permanente par suite de la diminution d'élasticité des tissus lignifiés, de sorte que finalement c'est l'accroissement du bois et du liber, non celui de la moelle, qui détermine la longueur de l'entre-nœud.

Or, les tiges étiolées restent toute leur vie dans la première phase d'accroissement, dont il vient d'être question : les éléments du faisceau fibro-vasculaire n'épaississent pas leurs parois, du moins d'une manière sensible, et conservent ainsi, même à un âge avancé, un haut degré d'élasticité. La moelle au contraire, qui, à l'inverse des autres tissus, continue à croître dans l'obscurité, pourvu qu'elle reçoive suffisamment d'humidité, s'allonge incessamment et étire les autres parties, qui en conséquence sont allongées passivement au fur et à mesure. De là résulte, suivant M. Kraus, l'allongement anormal de la tige placée dans l'obscurité : la moelle détermine alors la grandeur définitive de l'entre-nœud, et cette moelle devient non-seulement aussi longue qu'elle pourrait le devenir étant soumise à l'insolation, mais elle atteint même, par suite du surcroît d'absorption, une longueur encore plus considérable.

Cette explication de M. Kraus, en ce qui concerne la tige, n'a été, que je sache, ni combattue ni confirmée par d'autres observateurs. Seul M. Ludwig Koch ¹⁾, voulant connaître les causes de la verse des céréales, et ayant étudié pour cela les modifications que détermine dans la croissance des tiges du seigle la soustraction partielle de la lumière, a trouvé des résultats conformes à ceux des recherches de M. Kraus ²⁾.

Pour ce qui est des feuilles, au contraire, la théorie de M. Kraus a été rejetée par M. Batalin (*Bot. Zeit.*, XXIX, no. 40, 6 Oct. 1871).

Celui-ci regarde d'abord comme peu compatible avec cette théorie (suivant laquelle les feuilles étiolées ne peuvent croître parce qu'elles ne sont pas en état d'assimiler de la nourriture sur place, M. Kraus n'ayant en effet jamais rencontré de la fécule dans ces feuilles) le fait, que tant de cotylédons refusent absolument de se développer dans l'obscurité et meurent, bien qu'ils soient tout remplis de fécule. M. Kraus a lui-même senti cette difficulté, et il a supposé que dans ces cas la fécule ne peut se transformer en cellulose sans l'intervention de la lumière. Mais par cette hypothèse on ne fait que déplacer la difficulté, car il faut alors montrer la raison qui s'oppose dans ces cas à la formation de la cellulose aux dépens de la fécule préexistante, tandis que dans beaucoup d'autres cas (tels, par exemple, que le développement des bulbes, des tubercules, etc.) cette formation se fait bien dûment dans l'obscurité.

¹⁾ *Abnorme Aenderungen wachsender Pflanzenorgane durch Beschattung*, avec 4 pl. lith. Berlin.

²⁾ Il donne des figures très expressives de la différence d'épaisseur des parois cellulaires dans le seigle couché et dans le seigle s'élevant vigoureusement, et il prouve que la verse des grains, si redoutée en agriculture, n'est pas due, comme on le croyait jusqu'alors, au manque de silice dans les chaumes, mais à l'insuffisance de la lumière à leur pied, par suite d'une croissance trop serrée; aussi est-ce surtout la portion inférieure du second entre-nœud qui fléchit ou se rompt, parce qu'elle est trop faible pour porter la charge du haut.

Une objection plus grave toutefois, selon M. Batalin, se présente, lorsqu'on considère les changements que subissent dans l'obscurité les feuilles des Graminées et d'autres monocotylédones. Dans ces circonstances, comme on sait, ces feuilles deviennent beaucoup plus longues que d'habitude, tandis que la largeur reste quelquefois la même, mais plus ordinairement est moindre que celle des feuilles croissant à la lumière. Le pouvoir de former de la cellulose existerait donc ici dans une direction, mais non dans la direction perpendiculaire, ce qui n'est guère admissible.

Enfin, l'explication de M. Kraus est aussi en désaccord avec l'observation que les plantes germantes étiolées contiennent en général moins de cellulose que les plantes normales du même âge.

M. Batalin a donc cherché une autre cause pour les phénomènes en question, et il est arrivé à conclure que la plupart des feuilles ne croissent pas dans l'obscurité parce que, dans ces conditions, les cellules ne se divisent plus; la grandeur de la feuille est en effet proportionnelle au nombre des cellules, et la feuille croît précisément dans la mesure où elle produit de nouvelles cellules. Voici comment M. Batalin a essayé d'établir cette proposition: La division des cellules se fait le mieux, comme on sait, à une lumière faible, qui n'est pas encore suffisante pour engendrer de la chlorophylle et provoquer l'assimilation. Prenant donc des plantes germantes qui s'étaient développées dans l'obscurité, il en exposa une partie pendant peu de temps ($1\frac{1}{2}$ à 3 heures) à une lumière diffuse très faible, tandis que le reste était laissé dans l'obscurité. Dans le premier lot, les petites plantes germantes continuèrent à croître régulièrement jusqu'à la chute des cotylédons; le limbe des feuilles était 4 à 7 fois, dans certains cas même 12 fois plus grand que celui des plantes soustraites à l'action de la lumière, bien que ces feuilles fussent restées tout à fait jaunes (le „jaune" de l'échelle chromatique de Chevreul), de sorte qu'il ne s'était pas formé de chlorophylle et que la multiplication des cellules avait seule été possible.

M. Batalin en conclut que la chlorophylle ne joue aucun rôle

dans le développement des feuilles, que celles-ci peuvent croître aux dépens des matières nutritives mises en réserve dans la graine, et que leur assimilation propre ne devient nécessaire que lorsque lesdites matières ont été consommées; que dans l'obscurité toutefois les feuilles cessent de croître, parce que les cellules sont incapables de se diviser, division qui s'opère déjà à une lumière de si faible intensité, que la formation de la chlorophylle, et certainement celle de la fécule, ne peuvent s'y effectuer.

La production de feuilles longues et étroites chez les Graminées étiolées trouve aussi, selon M. Batalin, son explication dans cette manière de voir. Ce qu'il rapporte à l'appui (l'existence, dans le parenchyme palissadé, de cellules en biscuit, qui seraient divisées dans les feuilles vertes, mais non dans les feuilles étiolées) me paraît toutefois peu convaincant.

En contradiction directe avec cette manière de voir est l'observation récente de M. Prantl (*Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg*, fasc. III, p. 384), qui a montré par des mesures spéciales que, chez la feuille qui se développe dans une obscurité complète, il se fait bien dûment un grand nombre de divisions cellulaires. Sur la largeur de la feuille primordiale d'un *Phaseolus* le nombre des cellules s'élevait, en effet, dans la graine non germée à 343, chez la plante étiolée de 1375 à 2571, chez la plante verte normale de 1429 à 2273.

On le voit, si la théorie de M. Kraus prête à des objections, celle de M. Batalin ne résiste pas non plus sous tous les rapports à un examen sévère. En ce qui concerne cette question, nous sommes encore dans l'incertitude sur beaucoup de points. M. Sachs déclare même dans la dernière édition de son *Traité de botanique (Lehrbuch der Bot., 4e éd., p. 805 et 807)*, qu'une explication complète de l'influence différente exercée par la lumière sur des organes végétaux divers, — explication qui montre comment, en chaque cas particulier, l'organisation d'une plante est modifiée de telle manière, et non d'une autre, par les vibrations de l'éther, — nous manque entièrement jusqu'ici, de sorte qu'il est à peine possible de présenter une théorie bien coordonnée

de la dépendance existant entre la végétation et la lumière. Reconnaissant la justesse de cette remarque, je ne me flatte pas de résoudre le problème en question. Mais, d'un autre côté, il ne faut pas oublier que les phénomènes de l'étiollement, si compliqués et si obscurs, pourront singulièrement contribuer, une fois bien connus et bien compris, à nous donner une idée d'une des fonctions les plus importantes de la vie végétale. Tout travail qui produit, relativement à ces phénomènes, un fait bien constaté, ou qui tend à épurer ou compléter les théories proposées, peut donc être considéré comme apportant une pierre pour la construction du futur édifice. C'est ce qui m'engage à soumettre les recherches suivantes, bien qu'elles ne fournissent pas une solution définitive, au jugement des botanistes.

Il y a déjà plusieurs années que ce sujet a attiré mon attention: en partie pour vérifier les faits signalés par M. Sachs en 1863, en partie parce que d'autres recherches m'y conduisaient, j'ai à différentes reprises cultivé des plantes dans l'obscurité et noté les phénomènes qui se produisaient. Comme mes résultats s'accordaient avec les descriptions données par M. Sachs, je ne jugeai pas nécessaire alors de publier mes observations. Avec un vif intérêt je pris ensuite connaissance du mémoire, ci-dessus cité, où M. Kraus essaie de pénétrer la cause de ces phénomènes; mais, quoique très prévenu en faveur de ce travail, je ne pus réprimer un doute sur quelques-unes de ses conclusions, de sorte que je résolus d'en contrôler l'exactitude. Ce sont ces recherches dont je vais rendre un compte succinct, en traitant séparément de la tige et des feuilles.

Changements de forme de la tige.

Dans l'examen des anomalies que présente la tige développée à l'abri de la lumière, deux points sont surtout à considérer, *l'allongement exagéré* et la *direction verticale* des entre-nœuds.

L'excès d'allongement dans l'obscurité est attribué par M. Kraus, comme nous l'avons vu, à l'excès de croissance de la moelle, combiné avec le développement imparfait des éléments du faisceau vasculaire et avec le faible épaissement de leurs parois. Quant à ce dernier phénomène, je dois donner pleinement raison à M. Kraus. Toujours j'ai trouvé dans la tige étiolée une différence de structure anatomique, qui rappelait un état moins avancé que celui correspondant à la dimension extérieure. Chez le *Rosa centifolia*, par exemple, j'ai étudié comparativement une branche verte et une branche qui avait crû dans l'obscurité. La première avait 7 entre-nœuds et 3 feuilles développées, la seconde 8 entre-nœuds et 5 petites feuilles; toutes les deux se terminaient en un bouton floral, qui dans la branche étiolée était plus long et plus mince que d'ordinaire. Tandis que la branche verte avait une longueur de 9 centim., l'autre atteignait une longueur totale de 49 centim., et était en outre, sur la section transversale, un peu plus épaisse que la première. Par contre, la structure interne montrait en elles un développement tout différent. Déjà à un faible grossissement, même avec la loupe, on reconnaissait dans la branche étiolée la moindre épaisseur du faisceau vasculaire, en même temps que l'étendue plus grande occupée par l'écorce et la moelle.

Les fig. 1 et 2 (Pl. VI) peuvent donner une idée de cette différence, mais elle s'accuse encore mieux par la mesure des parties constituantes d'entre-nœuds du même rang. A un grossissement de 20 fois, j'ai obtenu, comme moyenne de différentes mesures prises dans des directions diverses, les nombres suivants pour l'épaisseur des parties de l'axe sur la section transversale:

	Branche verte.	Branche étiolée.
diamètre de la branche.	41,3	47,5
parenchyme cortical	5,5	5,75
anneau vasculaire	5,2	4,5
moelle	20	27

les nombres représentent des divisions du micromètre oculaire.

Comme on le voit, la moelle et l'écorce sont ici notablement plus épaisses dans la branche étiolée, tandis que l'anneau des faisceaux vasculaires est au contraire plus mince. Chez le *Rosa*, comparé à d'autres plantes ayant crû dans l'obscurité, ces différences sont d'ailleurs relativement petites. Dans les entre-nœuds les plus âgés de la branche, les fibres du liber et du bois ne sont même guère moins épaissies chez la branche étiolée que chez la branche verte normale.

Des modifications analogues s'observent aussi dans la structure des tiges du *Phaseolus multiflorus*, lorsqu'on compare des plantes qui à partir de la graine ont végété dans l'obscurité, à d'autres de la même espèce qui ont crû à la lumière. Bien que les tiges blanches et brillantes des premières surpassent plusieurs fois en longueur celles des plantes vertes, et ne le cèdent pas non plus en diamètre, elles sont beaucoup moins développées à l'intérieur, et l'anneau ligneux notamment est dans un état moins avancé que celui de la plante normale. Mais les particularités offertes sous ce rapport par le *Phaseolus* ont déjà été décrites si souvent (entre autres par M. Sachs dans un mémoire spécial), qu'il paraît inutile de s'y arrêter plus longtemps.

Je traiterai plus en détail des modifications importantes que l'absence de lumière détermine chez le *Fuchsia globosa*. Lorsqu'on place au printemps un pied de cette espèce dans l'obscurité, les bourgeons d'hiver développent des pousses blanches et relativement longues, qui ne se portent pas, comme les jets normaux et courts de la plante verte, dans des directions diverses, dépendantes de la position du bourgeon et de la tige, mais qui sont au contraire toutes verticales. Quelquefois on peut même observer ce phénomène chez des Fuchsias qui ont passé l'hiver dans un coin peu éclairé de l'orangerie, et y ont bourgeonné aux premiers jours chauds du printemps.

Chez les plantes soumises intentionnellement à l'expérience, j'ai vu ces pousses blanches se développer jusqu'à une longueur de 15 à 18 centim., en moyenne avec quatre entre-nœuds, dont l'inférieur était toujours le plus long. Aux nœuds se formaient

de petites feuilles d'un jaune pâle, longues tout au plus de 2 à 3 millimètres. Les pousses apparaissaient d'abord au haut des branches de la plante. Plus tard, à mesure que les premières-nées commençaient à dépérir (ce qui dans chaque pousse avait lieu de bas en haut, et était reconnaissable au dessèchement et à la coloration brune des parties mourantes), de nouveaux jets se développaient successivement plus bas ou plus près de l'axe principal, jusqu'à ce qu'enfin, toute la réserve alimentaire étant épuisée, la plante entière succombât.

En comparant la structure anatomique d'une branche verte avec celle d'une branche étiolée du même âge, on trouve des différences marquées. La branche verte (vue sur la coupe transversale) présente: 1^o un épiderme, 2^o un parenchyme cortical de 6 à 7 rangées de cellules dans la direction radiale, cellules dont la rangée externe ressemble beaucoup quant à la forme et à la grandeur aux cellules de l'épiderme, tandis que celles du dedans deviennent peu à peu plus grandes et montrent des parois ondulées. Viennent ensuite les faisceaux fibro-vasculaires, rassemblés en anneau complètement fermé, et à rayons médullaires à peine visibles. En dehors, les faisceaux vasculaires touchent au parenchyme cortical par une rangée unique et fréquemment interrompue de fibres libériennes peu épaissies, à l'intérieur desquelles on trouve un parenchyme de petites cellules à parois minces et des vaisseaux cribreux à peine distincts. Le corps ligneux, entouré d'une très mince couche de cambium, se compose de séries radiales de vaisseaux et de cellules ligneuses assez épaisses, au nombre de 12 à 15 dans les rangées où manquent les vaisseaux. Pris en totalité, le tissu fibro-vasculaire a dans la direction radiale environ la même largeur que le parenchyme cortical. Enfin, la moelle forme un cylindre central de 10 à 14 cellules sur le diamètre de la coupe transversale, lesquelles cellules deviennent successivement plus grandes vers le centre, de sorte que les plus internes surpassent au moins trois fois en diamètre les cellules médullaires externes, celles qui touchent aux faisceaux vasculaires.

Notablement différente est la structure de la branche étiolée

du même âge. Celle-ci est plus épaisse sur la coupe transversale, mais, nonobstant ces dimensions supérieures, presque tous les éléments offrent un caractère de plus grande jeunesse. L'anneau ligneux surtout est moins développé, le nombre des cellules ligneuses est plus petit dans la direction radiale, et aucune trace de fibres libériennes épaissies n'est encore visible. Il est à remarquer en outre, que toutes les cellules du parenchyme, et spécialement celles de la moelle, qui atteignent d'ailleurs une grandeur inaccoutumée, sont très pauvres en contenu solide et organisé.

Les différences qui viennent d'être signalées ressortent du reste clairement des nombres ci-dessous, résultats moyens de mesures prises dans des directions différentes:

	branche verte.	branche étiolée.
épaisseur de la branche	1,7 à 1,9 mm.	1,9 à 2,2 mm.
épaisseur radiale de l'épiderme et de l'écorce primaire	50	54
nombre des rangées de cellules du parenchyme cortical, dans la direction radiale.	5—7	6—10
épaisseur radiale du faisceau fibrovasculaire	38	29
diamètre de la moelle.	90	140
nombre des cellules médullaires sur ce diamètre	10—14	12—15
longueur des cellules médullaires.	13—14	17—24
longueur des cellules du parenchyme cortical	26—27	27—43

le tout exprimé en divisions du micromètre oculaire, qui représentent une grandeur de 0,0067 mm.

Les différences sont encore plus frappantes chez deux branches un peu plus âgées, où la production du liège a commencé et où une partie de l'écorce est détachée.

La branche développée à la lumière montre ici, sous les débris de l'épiderme et des cellules les plus extérieures de l'écorce, une dizaine de rangées de cellules subéreuses (alternativement cubiques

et tabulaires) (voir fig. 5) formées par des partitions tangentielles de cellules-mères, immédiatement sous l'anneau interrompu des fibres libériennes, formation par suite de laquelle l'écorce primaire s'est entièrement subérifiée, a pris une couleur brune et est déjà tombée en grande partie. Sous l'enveloppe de tissu subéreux, on voit quelques rangées de cellules parenchymateuses assez larges, alternant avec des vaisseaux cribreux à parois déjà affaissées en grande partie, et çà et là un canal très ample, probablement rempli de matières sécrétées. L'anneau ligneux est composé de 15 à 20 séries radiales de cellules ligneuses assez épaisses, à section transversale carrée, entre lesquelles on voit dans certaines séries quelques trachées, placées en une rangée unique, près de la moelle; les séries de cellules ligneuses sont séparées par des rayons médullaires, consistant en une seule rangée de cellules, qui sur la section transversale diffèrent peu des cellules ligneuses.

Le passage de l'étui médullaire à la moelle est formé par un grand nombre de petites cellules irrégulièrement placées, dont les parois fortement épaissies se sont soudées entre elles, de sorte que l'ensemble offre l'aspect d'un collenchyme scléreux. Les cellules de la moelle même, successivement plus larges vers le centre, ont des parois médiocrement épaissies et à peine ponctuées.

Tout autres sont les caractères de la branche étiolée (voir fig. 6). Au même point que dans l'autre (à savoir immédiatement sous les quelques fibres libériennes), a commencé la production du liège, par suite de laquelle l'écorce primaire et l'épiderme, qui ici existent encore en majeure partie, sont subérifiés et colorés en brun. La couche subéreuse elle-même n'est composée que de 4 à 6 rangées de cellules (alternativement cubiques et tabulaires, quoique moins distinctement que dans la branche développée à la lumière), et passe insensiblement au phloème à parois restées minces, qui n'a pas plus d'une couple rangées de cellules d'épaisseur, et qui souvent ne se distingue presque pas du cambium auquel il doit naissance. L'anneau ligneux, de faible épaisseur radiale, ne contient pas

plus de 6 à 7 rangées de cellules et un très petit nombre de vaisseaux, à part ceux qui constituent l'anneau médullaire. Les cellules ligneuses sont plus larges que dans la branche normale, mais leurs parois sont moins épaissies, quoique tout aussi réfringentes. En dedans de l'étui médullaire, on trouve quelques cellules qui paraissent s'être divisées par des cloisons en plusieurs autres plus petites; c'est évidemment l'ébauche du tissu existant dans la partie correspondante de la branche normale, mais où l'épaississement des parois ne s'est pas produit. Enfin, la moelle est composée de cellules égalant en nombre celles de la branche développée à la lumière (10—14 sur un diamètre), et augmentant aussi en grandeur vers le centre; mais la largeur absolue des cellules étiolées est beaucoup plus considérable et leurs parois sont encore moins épaissies, tandis que la longueur absolue des cellules est au contraire la même dans les deux cas.

Les résultats moyens des mesures prises sur ces deux branches sont les suivants:

	branche normale.	branche étiolée.
Epaisseur radiale:		
de la couche corticale morte, subé-		
rifiée, repoussée par le liége	22	24
de la couche subéreuse	38	15
du phloème	20	6
du xylème	40	22
du tissu situé entre l'étui médullaire		
et la moelle	16	11
Epaisseur totale de la moelle	70	126

le tout exprimé en divisions du micromètre oculaire.

Ces chiffres, de même que les figures 3 et 4, mettent pleinement en évidence les importantes modifications que l'absence de lumière peut déterminer dans les différentes parties de la branche de *Fuchsia*. Il est incontestable que la moelle prend ici dans l'obscurité un développement inusité; mais, de la comparaison des mesures relatives à la branche plus jeune et à la branche plus âgée, il paraît résulter que chez la branche étiolée

les cellules médullaires s'allongent d'abord plus que chez la branche normale, et qu'ensuite elles croissent principalement dans la direction radiale (probablement parce que l'épaississement des éléments ligneux occasionne alors une trop grande résistance), de sorte que finalement la moelle de la branche étiolée se compose d'un plus grand nombre de cellules dans la direction de l'axe, cellules qui ne sont pas plus longues, mais beaucoup plus larges que les cellules normales.

Un autre exemple nous est fourni par l'*Impatiens tricornis*. De cette espèce, j'ai examiné de jeunes plantes germées qui avaient crû à l'air libre, et d'autres, du même âge, qui s'étaient développées sous une cloche de Sachs, au bichromate de potasse. Ces dernières avaient reçu moins de lumière, et cette lumière provenait exclusivement de la moitié la moins réfrangible du spectre. Bien que chez elles aussi les jeunes feuilles fussent devenues vertes, les phénomènes anormaux n'en étaient pas moins accusés par la circonstance que les jeunes tiges avaient atteint une longueur 2 à 3 fois plus grande que celles des plantes normales, et étaient par contre beaucoup plus minces.

Chez les plantes étiolées, la longueur de l'axe hypocotyle était de 30 mm. et celle du premier entre-nœud de 1 décim. La grosseur des tiges vertes dépassait assez notablement celles des tiges développées à la lumière jaune, pour que l'anneau ligneux des premières formât sur la section transversale un cercle aussi grand que la coupe entière des secondes. En mesurant les éléments de l'article hypocotyle, je comptai chez les deux plantes 8 à 9 rangées de cellules corticales entre l'épiderme et l'anneau de cellules amylofères entourant le cercle des faisceaux vasculaires; chez toutes les deux aussi, 13 à 16 cellules médullaires sur le diamètre de la coupe transversale. Chez toutes les deux enfin, 4 faisceaux vasculaires placés en croix, qui toutefois dans la plante verte commençaient à se différencier davantage. Quant aux dimensions, au contraire, les cellules parenchymateuses des deux plantes différaient considérablement.

Sur la coupe transversale on trouve, en effet :

	chez la plante normale.	chez la plante développée à la lumière jaune.
grandeur des cellules corticales	23-25 moy. 24	14-21 moy. 17
» » » médullaires	20-30 » 25	13-22 » 17

Sur la coupe longitudinale :

grandeur des cellules corticales	21-35 » 28	40-87 » 60
» » » médullaires	25-35 » 30	42-64 » 56

ce qui montre que dans le tissu formé sous l'influence des rayons jaunes, les cellules de l'écorce et de la moelle, mais surtout les premières, sont devenues beaucoup plus longues et plus étroites.

Dans le premier entre-nœud on retrouve les mêmes écarts entre les deux plantes; elles ont en général la même structure, mais chez la plante allongée tout est moins développé dans la direction transversale. C'est ainsi que l'épiderme a chez la plante normale une épaisseur de 4 divisions micrométriques, chez l'autre de 2; au-dessous, on voit chez la première 3 rangées de cellules de collenchyme, mesurant 10-12 div., chez la seconde 2 à 3 rangées de cellules non encore épaissies, mesurant 5 div.; viennent ensuite les cellules du parenchyme cortical, de dimensions très inégales, mais ordinairement plus grandes chez la plante verte. Les deux entre-nœuds ont chacun 10 faisceaux fibro-vasculaires, semblables de forme, mais moindres en grandeur et surtout en épaisseur des parois chez la plante allongée. Enfin on voit chez cette dernière 6-8 rangées de cellules médullaires, mesurant ensemble 45-70 divisions, et chez la plante verte 7-8 rangées, mesurant 90-100 div.; dans les deux cas il y a une cavité centrale, provenant de l'atrophie des cellules internes de la moelle et de l'accroissement prépondérant à la périphérie.

Sur la coupe longitudinale, toutefois, la différence est inverse. On trouve ici :

	chez la plante normale.	chez la plante développée à la lumière jaune.
longueur des cellules corticales	10-16 moy. 13	25-45 moy. 34
» » » médullaires	18-25 » 21	60-100 » 80

Le *Vicia Faba* m'a également présenté des changements très remarquables dans la structure des tiges soustraites à l'action de la lumière. Des graines germées de cette plante, développées comparativement dans l'obscurité et à la lumière, ne montrèrent pas seulement un parenchyme à cellules plus larges dans le premier cas, mais le nombre et la forme des faisceaux vasculaires étaient aussi modifiés notablement, comme on le reconnaît au premier coup d'œil jeté sur les fig. 7 et 8. Chez la plante verte, la base de la tige renferme 15 faisceaux vasculaires disposés en cercle et 4 à l'extérieur, appartenant à deux paires de feuilles; la moelle est déchirée au milieu et manque par suite au centre. La tige étiolée n'a au contraire que 6 faisceaux vasculaires placés en cercle, tous plus élargis dans la direction tangentielle et faisant saillie dans la moelle, laquelle est restée entière. Cette forme différente des faisceaux vasculaires sur la coupe transversale est peut-être imputable, d'une part à l'imperfection constamment observée du développement et de l'épaississement des éléments du faisceau vasculaire lui-même, d'autre part à la lenteur de l'accroissement de la moelle, comparé à celui des parties périphériques, phénomène qui est général chez les plantes à tiges creuses. Si, en effet, par suite de l'absence de lumière, d'un côté les faisceaux vasculaires conservent des parois minces, et de l'autre côté la moelle reste plus longtemps imbibée de sucs et vivante, il doit, dès que le caractère propre de ces tiges (celui de devenir creuses à une certaine époque par l'atrophie de la moelle) commence à se manifester par la diminution d'accroissement des cellules médullaires, en résulter une tension radiale, qui modifiera la direction des éléments encore flexibles du faisceau vasculaire. Sous ce rapport, le *Vicia Faba* fournirait donc un appui à la théorie de M. Kraus concernant l'influence de la moelle. Cette théorie ne saurait convenir toutefois aux entre-nœuds supérieurs, lesquels sont creux, tout comme dans les tiges vertes, quoique d'ailleurs considérablement allongés.

Les modifications de structure que subit dans l'obscurité le *Polygonum cuspidatum* ne sont pas moins dignes d'attention.

Comme on le sait, le rhizome de cette plante japonaise supporte très bien l'hiver dans nos jardins. Un pied placé en pleine terre ayant développé au printemps de jeunes tiges hautes de quelques centimètres, j'en introduisis quelques-unes dans des tuyaux de drainage en terre cuite, dont plusieurs furent successivement superposés l'un à l'autre à mesure que la tige grandissait, le dernier étant toujours couvert d'une grande coupe dont le bord embrassait celui du tuyau, de manière à maintenir la tige constamment dans une chambre obscure de hauteur suffisante. Ces tiges se développèrent ainsi concurremment avec d'autres nées du même rhizome vivace, mais, par suite de la soustraction de la lumière, les entre-nœuds déjà formés s'étiolèrent complètement et les nouveaux devinrent $1\frac{1}{2}$ à 2 fois plus longs que ceux des tiges vertes, tandis que les feuilles restèrent très-petites et de couleur jaune. Celles-ci étaient surtout peu développées en largeur, et avaient leurs bords roulés en arrière.

Lorsque les tiges tant vertes qu'étiolées eurent atteint leur accroissement complet, j'en fis des coupes à différentes hauteurs et les étudiâi au microscope. On reconnaissait d'emblée qu'ici encore les faisceaux vasculaires de la plante étiolée étaient à un état de développement beaucoup moins avancé, tandis que leur nombre ainsi que l'épaisseur totale de la tige ne différaient pas très notablement dans les deux cas. L'épiderme et l'écorce primaire présentaient peu de différence sur la coupe transversale; sur la section longitudinale, on constatait que les cellules de l'une et de l'autre partie étaient plus allongées dans la tige étiolée. Par contre, les fibres libériennes épaissies et les cellules ligneuses, tout en ayant des parois beaucoup plus minces, n'étaient pas plus allongées que dans la plante normale. Les cellules médullaires s'étaient comportées comme le parenchyme cortical: de grandeur à peu près égale sur la coupe transverse, elles avaient dans la direction de l'axe longitudinal une longueur plus que double chez la tige étiolée. Quant au creusement de la tige par atrophie de la moelle, il paraît commencer un peu plus tard chez la plante étiolée, mais atteindre ensuite les mêmes proportions.

Du moins, un entre-nœud étioilé de 2,5 mm. de diamètre avait encore une moelle presque intacte; un article un peu plus âgé, de 5 mm. d'épaisseur, présentait une cavité centrale occupant environ le tiers de la coupe, mais plus petite que celle d'un article du même âge de la plante verte; enfin, dans les mérithalles tout à fait adultes, il n'y avait plus aucune différence sensible sous ce rapport.

Il est encore digne de remarque que les *noyaux cristallins*, qui chez la plante verte occupent des cellules de forme déterminée, tant dans l'écorce primaire que dans le phloème à parois minces et dans la partie périphérique de la moelle, manquent entièrement chez la plante étioilée; ce fait indique entre les deux plantes une différence chimique, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Les résultats des mesures (exprimés en divisions du micromètre oculaire, attendu qu'il ne s'agit pas ici de grandeurs absolues, mais seulement de grandeurs relatives) sont les suivants:

	section transversale.	Tige verte.	Tige étioilée.
épaisseur radiale du faisceau vasculaire entier.		95	55
» » » phloème à parois épaisses.		16	8
» » » phloème à parois minces			
	et du cambium.	9	12
» » » xylème		55	22
» » de l'étui médullaire		20	13
grandeur des cellules médullaires		15,2	15
section longitudinale.			
longueur moyenne des cellules épidermiques .		5,5	13,5
» » » » corticales . . .		12,2	32,4
» » » » libériennes à			
	parois épaisses.	90	89
» » » » ligneuses . . .		88	88
» » » » médullaires . .		29,5	62

Si ces chiffres établissent suffisamment la réalité de la différence brièvement décrite ci-dessus, un coup-d'œil sur les fig. 9 et 10 (Pl. VII),

qui représentent la coupe transversale d'un faisceau vasculaire de la tige verte et de la tige étiolée, et qui n'ont pas besoin d'autre explication, donne immédiatement une idée des modifications anatomiques occasionnées par l'absence de lumière.

Les mêmes phénomènes se produisent aussi dans les *tiges monocotylées*. Chacun les connaît chez l'*Asparagus officinalis*, dont les pousses printanières restent tendres et succulentes, en prenant un allongement considérable, tant qu'elles demeurent dans l'obscurité, mais deviennent bientôt vertes et plus ou moins ligneuses, lorsqu'elles sont exposées à la lumière. Comme autre exemple je citerai le *Tradescantia zebrina*. Des boutures bien enracinées de cette espèce, placées dans l'obscurité, se développent presque exclusivement à la partie basilaire des entre-nœuds, ce qui était mis en évidence par des points préalablement marqués sur ces entre-nœuds, à des distances égales et rapprochées. Du reste, les parties formées dans l'obscurité se distinguaient immédiatement à leur couleur blanche et à leur épaisseur plus grande. En comparant leur coupe transversale avec celle des tiges vertes, je trouvai d'abord, chez les plantes étiolées, les cellules épidermiques et les quatre ou cinq rangées subjacentes de cellules parenchymateuses à parois beaucoup plus minces; la partie qui vient ensuite dans les tiges vertes, le cercle de une rangée de cellules épaissies, à parois colorées en jaune et plus épaisses, cercle qui unit les faisceaux vasculaires les plus périphériques, manquait entièrement. Le nombre des faisceaux vasculaires était le même de part et d'autre, et ils ne différaient pas beaucoup non plus par le nombre de leurs éléments; de part et d'autre aussi on ne trouvait ordinairement que 1 ou 2 grands vaisseaux spiraux, mais, quant à la consistance et à l'épaisseur, tant des éléments du bois que de ceux du liber, il y avait une différence sensible. La supériorité de consistance était encore plus prononcée, chez la tige verte, pour les parois des cellules de la moelle, qui étaient évidemment plus tendues que les cellules médullaires, souvent à parois ondulées, de l'entre-nœud étioilé.

Bien qu'il y eût dans les deux cas des inégalités considérables sous le rapport des dimensions des différentes cellules médullaires, des cellules grandes et petites alternant toujours entre elles, je constatai pourtant, par des mesures multipliées, qu'en moyenne la taille, aussi bien que le nombre des cellules, était un peu plus grande dans la plante étiolée. Chez celle-ci, en effet, je trouvai sur le diamètre de la coupe 22 cellules, mesurant en moyenne 19 divisions du micromètre; chez la tige verte 19 cellules, mesurant en moyenne 17 divisions; l'épaisseur plus grande de l'entre-nœud étiolé (30 millimètres, au lieu de 23 comme chez la plante verte) est donc entièrement expliquée par les dimensions du tissu fondamental interne. Sur la coupe longitudinale, les cellules en question ne diffèrent pas sensiblement en grandeur.

Chez le *Spironema fragrans* on observe également, après que la plante est restée quelque temps dans l'obscurité, un allongement considérable de la tige, les entre-nœuds formés ayant 4 à 5 fois la longueur des parties normales. L'épaisseur de ces entre-nœuds étiolés est toutefois moindre que celle des tiges vertes.

Enfin, un exemple remarquable des anomalies en question nous est encore offert par le *Fritillaria imperialis* croissant dans l'obscurité.

Le long du côté septentrional d'une des serres du jardin botanique de notre Université, se trouve une ligne de bulbes de cette Liliacée, qui passent l'hiver en pleine terre et poussent chaque année leurs tiges aériennes normales. Au printemps de 1875, dès que les jeunes plantes s'élevèrent à quelques centimètres au-dessus de terre, une couple furent recouvertes chacune de deux larges tuyaux de drainage, superposés l'un à l'autre et bien adaptés par le collet, puis l'ouverture du haut fut fermée par une grande coupe en terre, dont le bord recourbé embrassait le bord supérieur du tuyau. La plante, maintenue en pleine terre, était ainsi placée dans une chambre obscure, qui, de même que pour le *Polygonum* (voir ci-dessus p. 315), pouvait au besoin être exhaussée, au moyen de tuyaux supplémentaires; elle y trouvait une humidité suffisante et un air suffisamment renouvelé pour pouvoir se développer parallèlement à la plante qui végétait

à l'air libre, à côté d'elle. La preuve que cela avait réellement eu lieu fut obtenue, lorsque, le 9 mai, les deux plantes voisines, développées l'une à l'abri et l'autre sous l'influence de la lumière, furent coupées et soumises à l'examen. Toutes les deux étaient en pleine floraison; tous les organes se montraient bien développés, les fleurs de grandeur normale, avec des étamines et des pistils bien constitués. Seulement, les couleurs du périanthe étaient moins vives, la tige plus longue, les feuilles moins nombreuses et plus étroites chez la plante qui avait vécu dans l'obscurité.

Les dimensions de la plante étiolée et de la plante verte étaient les suivantes:

	plante verte.	plante étiolée.
grosseur de la tige à la base.	2,3 centim.	2,3 centim.
» du pédoncule.	1,1	1,0
longueur de la tige depuis le pied jusqu'à		
la première feuille.	18	29
» depuis la première feuille jus-		
qu'à la dernière.	46	52
» du pédoncule.	43	44
donc, longueur totale de la plante. . .	107	125
longueur de la feuille inférieure.	16	12
largeur de la même.	5	4,5
longueur d'une des feuilles supérieures. .	16	16
largeur de la même.	2,5	1,0
longueur des feuilles de la couronne qui		
surmonte les fleurs:		
feuille la plus grande.	13	11
» » » petite.	7	10
largeur de ces feuilles:		
feuille la plus grande.	1,5	1,8
» » » petite.	0,7	1,0
nombre total des feuilles au-dessous des		
fleurs.	65	35
» des feuilles de la couronne. . .	26	13
» des fleurs.	7	4

On voit clairement par ces chiffres que, si la plante développée dans l'obscurité était un peu moins vigoureuse que la plante verte, tous les organes y existaient pourtant dans un état en apparence normal; le *Fritillaria* fournit donc un exemple frappant de ce fait, que la lumière n'est pas nécessaire à la croissance et à l'épanouissement, lorsque les organes, ainsi qu'il arrive généralement chez les plantes bulbeuses, sont déjà ébauchés dans le bourgeon.

L'étude anatomique dévoila toutefois, dans ce cas aussi, différentes anomalies.

Sur la coupe transversale de la base de la tige on voit un grand nombre de petits faisceaux vasculaires, qui existent jusqu'au centre (de sorte que la tige n'est pas creuse), et dont l'ensemble est entouré extérieurement d'un anneau continu de 6—10 couches de petites cellules épaissies (*Schutzscheide*, *Gefässbündelscheide* des Allemands, gaine des faisceaux vasculaires). Cet anneau est limité à son tour par environ six rangées de grandes cellules ellipsoïdales, entre lesquelles sont disséminés de larges canaux aériens, et le tout est enveloppé d'un épiderme à parois plus épaisses à l'extérieur.

Cette structure se retrouve à la fois dans la tige étiolée et dans la tige verte, mais chez celle-ci les couches cellulaires externes contiennent de la chlorophylle, et tous ses éléments ont généralement aussi des parois plus épaisses; c'est ainsi, par exemple, que les cellules du tissu fondamental y sont des cellules ponctuées, ce qui n'est pas le cas chez la tige étiolée.

La gaine des faisceaux vasculaires, formée chez la tige verte de 8—10 rangées de cellules très épaissies et mêlées de canaux ponctués, ne renferme chez la tige étiolée que 4—6 rangées de cellules beaucoup moins épaisses. Le même caractère se retrouve dans le faisceau vasculaire lui-même: bien qu'il soit composé dans les deux tiges des mêmes éléments, le nombre et l'épaississement des vaisseaux sont moindres chez la tige étiolée. De là vient que celle-ci, qui est d'un blanc clair, se laisse couper beaucoup plus facilement que la tige verte.

Les cellules épidermiques ne diffèrent pour ainsi dire pas; sur les deux tiges on trouve de grands stomates, distribués avec parcimonie et remplis de grains de fécule, qui, chez la tige étiolée, sont même encore plus nombreux et plus grands. La coupe longitudinale des deux tiges n'offre pas non plus de différences notables, si ce n'est que les cellules du parenchyme sont en moyenne un peu plus longues et à parois moins épaisses dans la tige étiolée. Les vaisseaux sont toujours principalement des vaisseaux spiraux.

L'épiderme des feuilles possède dans les deux cas des stomates, pareils en nombre et en grandeur. La chlorophylle manque bien entendu chez la tige étiolée, mais non la fécule. Les cellules épidermiques elles-mêmes sont, dans cette tige, beaucoup plus étroites (quelquefois seulement moitié aussi larges) et un peu plus longues.

Le pédoncule montre chez les deux plantes la même structure que la tige feuillée, en même temps que des différences analogues entre celui qui a crû à la lumière et celui qui s'est développé dans l'obscurité; enfin, le même type se retrouve encore, bien que simplifié, dans le pédicelle. Le tissu parenchymateux sous-épidermique est abondamment pourvu de chlorophylle chez la plante normale, complètement incolore chez la plante soustraite à la lumière; au-dessous de ce tissu se trouve chez toutes les deux l'analogue de la gaine des faisceaux vasculaires, qui chez la plante étiolée se distingue à peine du parenchyme extérieur, tout aussi peu épaissi. Bien que les deux pédicelles aient à peu près la même grosseur, le nombre des faisceaux vasculaires de la coupe transversale est de 34 dans le pédicelle normal et seulement de 25 dans l'autre, outre que les éléments vasculaires sont beaucoup moins épaissis.

De tous les exemples qui viennent d'être décrits, on peut tirer la conclusion que, lorsque les tiges des plantes se développent dans l'obscurité, l'épaississement des parois cellulaires fait généralement plus ou moins défaut, ou reste imparfait. En réalité,

cela s'applique à tous les tissus de la plante; c'est ainsi, par exemple, qu'on voit dans l'état normal une partie du parenchyme cortical former du collenchyme, ce qui chez les plantes étiolées ne se fait qu'incomplètement ou pas du tout. Mais la différence en question s'accuse le plus dans les éléments à parois normalement épaisses du faisceau fibro-vasculaire. Chez celui-ci, à l'état étiolé, les organes élémentaires sont ordinairement moins nombreux et moins différenciés, de sorte que l'ensemble présente un caractère de développement imparfait, de jeunesse relative, sans toutefois ressembler entièrement à la tige normale prise à un âge moins avancé.

D'après le résultat de mes recherches et de mes mesures, je dois donc donner raison à M. Kraus, lorsqu'il déclare que la tige étiolée se trouve anatomiquement à un degré plus bas que celui de la tige normale et verte du même âge.

Les résultats obtenus par M. Koch, sur des tiges de seigle soustraites partiellement à la lumière, sont en parfait accord avec cette affirmation. „Lorsque des organes caulinaires se développent à l'ombre”, dit-il, „l'épaississement de leurs cellules est entravé” (*l. c.*, p. 9); ses figures montrent clairement aussi cette différence.

Où faut-il maintenant chercher la cause de ce phénomène?

M. Kraus (*l. c.*, p. 241) attribue la minceur des parois des cellules épidermiques et collenchymateuses des tiges étiolées à l'absence de la matière colorante de la chlorophylle, vu que les grains chlorophylliens jaunes, non éclairés, sont incapables d'assimilation. Le non-épaississement des éléments des faisceaux vasculaires est, suivant lui, la conséquence des faibles dimensions qu'atteignent les feuilles, attendu que dans l'état normal cet épaississement des parois du faisceau fibro-vasculaire commence tard, lorsque déjà les feuilles les plus rapprochées sont à peu près adultes.

Cette explication ne me paraît pas fondée, car, en premier lieu, l'épaississement des parois fait aussi quelquefois défaut dans la moelle (voir, par exemple, ma description du *Fuchsia globosa*, p. 308), bien que celle-ci à l'état normal ne contienne pas de

chlorophylle. M. Kraus lui-même a senti la faiblesse de son argument; il remarque, en effet, qu'on lui objectera peut-être que dans le collenchyme, précisément à l'époque où il s'épaissit et encore longtemps après, on ne peut constater la présence de la fécule dans les grains de chlorophylle; puis il essaie de lever la difficulté en supposant gratuitement que la fécule est consommée à mesure qu'elle se forme. D'un autre côté, l'explication de M. Kraus est contredite par le fait que, dans plusieurs de mes observations, les cellules du parenchyme cortical et les cellules de l'épiderme étaient, tout comme celles de la moelle, plus développées qu'à l'ordinaire. Je serais donc porté à voir ici un effet, non pas tant du défaut de matières propres à la nutrition, mais d'une modification du processus vital, par suite de l'absence du stimulant de la lumière. Peut-être certaines matières, nécessaires à l'épaississement des parois des cellules existantes, cessent-elles alors de se former. A cet égard, toutefois, on ne saurait encore rien dire de certain. En tout cas, le manque de matière colorante chlorophyllienne ne peut être un obstacle général à l'épaississement des parois, car comment se formeraient alors les tissus parfois considérablement épaissis de tant de racines et de rhizomes? L'explication de M. Kraus me semble donc inadmissible, bien que je n'en aie pas de meilleure à mettre à la place.

En même temps que la différence de structure anatomique, dont il vient d'être question, on observe en beaucoup de cas un *allongement anormal de la tige étiolée*. A quoi celui-ci est-il dû? M. Kraus en a donné, comme nous l'avons vu, une explication qui paraît très simple et très rationnelle. Dans ses recherches antérieures sur la tension des tissus (*Bot. Zeit.*, 1867), il avait trouvé que lors du développement des entre-nœuds la moelle est en avance sur les parties plus extérieures, qui par suite sont plus ou moins étirées. A cette extension dans la direction de l'axe longitudinal une limite est bientôt posée, dans l'état normal, par l'épaississement des parois des divers éléments de l'écorce et surtout du faisceau vasculaire, de sorte que la

moelle est ensuite plus ou moins retenue par la résistance des cellules de la tige, épaissies et à développement plus lent. Mais dans la tige étiolée, où, comme nous l'apprend la structure anatomique, cet épaississement des parois ne se fait pas, la moelle a libre jeu et atteint alors non-seulement la longueur entière, qu'elle prendrait dans l'état normal si elle n'était pas retenue par d'autres éléments, mais une longueur encore plus grande, parce que les cellules médullaires s'allongent surtout par l'absorption d'eau.

De cette manière il est rendu compte, semble-t-il, du fait connu, que les cellules médullaires de la tige étiolée sont plus longues que d'ordinaire, et l'explication est aussi d'accord avec les expériences de M. Sorauer (*Bot. Zeit.*, 1874), d'après lesquelles la moelle croîtrait en longueur rien qu'en absorbant de l'eau. M. Kraus s'est ensuite demandé si l'excès de longueur des cellules médullaires suffit seul à expliquer l'allongement de la tige étiolée, en d'autres termes, si l'allongement des cellules de la moelle est en rapport direct avec celui de la tige. Plus heureux que M. Sachs, — qui à cause de la grandeur très inégale des cellules du même tissu n'avait pu arriver à un résultat certain, — il a trouvé que le surallongement des cellules de la moelle expliquait bien en grande partie, mais non complètement celui de l'entre-nœud, d'où il conclut que les cellules doivent aussi se multiplier plus qu'à l'ordinaire. Les observations de M. Batalin ont confirmé cette conclusion, et moi-même j'ai obtenu des résultats analogues, que je juge toutefois inutile de rapporter, vu leur conformité avec ceux de mes devanciers.

Suivant la manière de voir de M. Kraus, la moelle est donc l'agent actif de l'allongement exagéré de la tige dans l'obscurité, et cet allongement dépend de la différence de tension entre les couches de tissu internes et externes. Cela est en harmonie avec le fait que les tiges volubiles et grimpantes, chez qui la tension des tissus est extrêmement faible, conservent dans l'obscurité leur longueur normale. Il suit en outre, de cette manière de voir, que là où la moelle manque, l'allongement inusité doit aussi cesser de se produire. M. Kraus n'a pas examiné ce point, mais les résul-

tats obtenus par M. Koch, sur des pieds de seigle recevant une lumière insuffisante, m'avaient déjà fait douter que l'explication de M. Kraus fût applicable en ce cas.

Pour éclaircir ce doute, j'ai étudié expressément la manière dont quelques plantes à tiges creuses se comportent dans l'obscurité. Les résultats de ces expériences ont été donnés ci-dessus, p. 312 pour *Impatiens*, p. 316 pour *Polygonum cuspidatum*, et p. 307 pour *Phaseolus multiflorus*. Dans tous ces cas, il y eut surallongement de la tige, et, comme le montrent les mesures du *Polygonum*, non-seulement le petit nombre de cellules médullaires déjà formées, mais aussi et surtout les cellules de l'écorce et de l'épiderme avaient acquis par l'étiollement une longueur plus que double. L'*office actif*, dans ces cas, ne doit donc pas être attribué exclusivement à la moelle, mais *pour le moins au même degré aux cellules de l'écorce*. Tout au plus pourrait-il être question de la moelle comme agent actif dans la phase de première jeunesse, à raison du fait que chez la tige étiolée la moelle reste plus longtemps vivante, et par conséquent la cavité centrale de la tige atteint un peu plus tard la grandeur normale (voir ci-dessus, p. 315). Du reste, cet allongement exagéré des cellules corticales se montre aussi ailleurs, par exemple chez le *Fuchsia* (p. 309) et l'*Impatiens tricornis* (p. 313); en tant qu'il s'agit de distinguer dans la tige une partie s'allongeant activement et une autre s'allongeant passivement, je voudrais donc regarder comme partie active non-seulement la moelle, mais tout le tissu fondamental (*Grundgewebe* de Sachs). Cela serait aussi d'accord avec les résultats fournis par les tiges monocotylédones, chez lesquelles, surtout dans les cas où les faisceaux fibro-vasculaires s'étendent jusque dans la partie centrale, on ne saurait parler de moelle proprement dite. Cet accroissement énergétique du tissu fondamental peut d'ailleurs consister, soit dans l'allongement des cellules suivant la direction de l'axe végétal, ce qui est le cas ordinaire, soit dans leur développement dans le sens perpendiculaire à cet axe, lorsque, comme chez le *Tradescantia zebrina*, la tige s'épaissit par l'étiollement.

La théorie de M. Kraus, attribuant la longueur anormale de la tige placée dans l'obscurité à l'accroissement exagéré de la moelle, combiné avec le faible épaissement des organes élémentaires du faisceau vasculaire, conduit à penser que chez les tiges étiolées la *tension** doit être moindre que chez les tiges normales, sans toutefois devenir nulle. M. Kraus (p. 240 de son Mémoire) rapporte à cet égard quelques données numériques, qui montrent que la tension est réduite dans les organes étiolés à environ la moitié de sa grandeur ordinaire, et quelquefois à moins. A ce même point de vue, il remarque que les tiges où il n'existe pas de tension à l'état normal, celles du *Cucurbita* par exemple, ne montrent pas non plus de surallongement dans l'obscurité, fait que j'ai vu moi-même chez l'*Ipomaea*.

Relativement à cette tension je n'ai d'ailleurs rien de nouveau à communiquer, n'ayant pas fait d'expériences spéciales à ce sujet. Je dois seulement déclarer avoir plus d'une fois observé une tension évidente dans les parties étiolées de *Phaseolus*, *Fuchsia*, *Rosa*, *Polygonum*. Quand on détachait l'épiderme, celui-ci se courbait souvent tout autant que chez les plantes normales. A l'appui de cette assertion, rappelons aussi l'intéressante expérience de M. Duchartre (*Comptes rendus*, t. LXI, p. 442), répétée avec le même résultat par M. Hugo de Vries (*Arbeiten d. botan. Institut zu Würzburg*, III, p. 328), suivant laquelle la tige du *Dioscorea Batatas* ne s'enroule pas dans l'obscurité prolongée, mais s'élève droite le long du tuteur, jusqu'à une hauteur de 1^m,3 à 1^m,5. Nous avons ici un exemple d'une tension encore plus forte dans l'état étioilé que dans l'état normal.

M. Famintzin, en étudiant la germination du *Lepidium sativum* (*Mélanges biologiques*, St. Pétersbourg, t. VIII), a trouvé que les racines des petites plantes maintenues dans l'obscurité restaient plus courtes que celles des pieds croissant à la lumière, et cela, à ce qu'il pense, d'une quantité précisément telle, que la somme des longueurs de la racine et de la tige serait égale chez les plantes étiolées et chez les plantes vertes du même âge. Depuis, il a confirmé ce résultat par un grand nombre d'observations

(*Bot. Zeitung*, 1873, p. 367). Ayant fait germer 40 graines à la lumière et un nombre égal dans l'obscurité, il mesura chaque jour séparément la longueur de l'axe hypocotyle et celle de la racine. Pendant 7 jours, la moyenne de chaque série de quarante mesures donna un résultat conforme à la conclusion ci-dessus énoncée. A partir du huitième jour seulement, les sommes présentèrent un écart notable, parce qu'à ce moment les plantes germées dans l'obscurité cessèrent de croître.

Sans vouloir en rien contester l'exactitude de ces résultats, qui d'ailleurs ont été vérifiés par M. Lasareff (Just, *Botan. Jahresber.*, II, p. 775), je crois que l'équivalence des sommes en question (à laquelle M. Famintzin attache de l'importance, mais qu'il ne peut expliquer), ne saurait jeter de jour sur la question qui nous occupe.

Si la relation susdite entre la longueur de la tige et de la racine s'observait chez les plantes étiolées de tout âge, ce serait à coup sûr, vu le mode compliqué et dissemblable de nutrition et d'accroissement de ces organes, un phénomène extrêmement remarquable, qui mériterait bien, en le supposant constant et non accidentel, de faire l'objet d'un examen approfondi. Mais cette égalité des sommes des longueurs n'a été constatée pour l'axe hypocotyle et la racine primordiale que dans les premiers jours de la vie, c'est-à-dire, pendant la période où les deux organes sont nourris exclusivement aux dépens des matériaux de réserve de la graine. Ces principes nutritifs, provenant d'une seule et même source, étaient alors conduits, tant que la masse emmagasinée y suffisait, soit plus vers le haut, dans l'axe hypocotyle, soit plus vers le bas, dans la racine; ils l'étaient en quantité plus grande dans l'axe hypocotyle, quand l'accroissement vernal de celui-ci était soustrait à l'action ralentissante de la lumière. Dans ce cas, il restait moins de matières pour les besoins de la racine. C'est là, je crois, le secret de l'équivalence observée par M. Famintzin.

En second lieu, j'ai indiqué comme une propriété des tiges étiolées leur *position verticale*. Tandis que les plantes végétant

à l'air libre ont les unes leurs tiges et leurs branches dressées, les autres, au contraire, inclinées, horizontales ou même pendantes, les pousses développées dans l'obscurité s'élèvent presque toutes verticalement, et lorsque, avant d'être mises à l'abri de la lumière, elles avaient crû dans une autre direction, les parties jeunes et encore grandissantes ne tardent pas ensuite à se redresser suivant la verticale. De nombreuses recherches, dues à différents expérimentateurs, ont mis ce fait hors de doute. Parfois aussi on a l'occasion de très bien voir le phénomène, sans expérience proprement dite. Quand on visite au printemps les orangeries et les serres froides des jardins botaniques, au moment où leur contenu est porté au-dehors, on trouve sans trop de peine, parmi les arbustes qui occupaient le fond, d'excellents exemples de tiges étiolées. C'est ainsi que j'ai été frappé souvent du singulier aspect de grands Fuchsias et d'autres plantes, dont les bourgeons, quelle que fût leur position première, s'étaient tous développés en pousses blanches verticales, de 3 à 4 entre-nœuds, à la suite des conditions défavorables de leur séjour d'hiver.

Pour les plantes qui croissent au grand jour, les causes de la direction qu'elles prennent en s'allongeant ont été cherchées dans la pesanteur et dans la lumière. Déjà au commencement de ce siècle, Knight a tâché de fournir, par ses expériences de rotation, la preuve directe de l'influence de la pesanteur. Plus tard, Hofmeister, Sachs, Wigand et d'autres ont étudié l'influence des agents en question. Tous les deux, la lumière comme la pesanteur, ont le pouvoir de faire changer la direction des parties végétales qui se développent; la première action est appelée héliotropisme, la seconde géotropisme; l'une et l'autre peuvent être aussi bien négatives que positives, et la direction définitive de la tige est déterminée par leur résultante.

La cause prochaine des flexions ou incurvations des tiges, que M. Hofmeister avait cherchée dans un excès d'extensibilité des parois cellulaires de l'épiderme au côté convexe, est, d'après les recherches de M. Sachs, un excès d'accroissement à ce côté.

Tandis que la direction des plantes vertes est ainsi déterminée

par le concours de différentes causes (auxquelles vient encore s'ajouter en certains cas la flexion par surcharge), le phénomène est plus simple chez les plantes étiolées, puisque l'un des facteurs, l'action de la lumière, fait défaut. Il ne reste plus que le géotropisme, qui agit positivement dans les racines, négativement dans les tiges. Cet effet se voit déjà chez les plantes qui se développent dans la lumière jaune, par exemple dans celle qui est transmise par une solution de bichromate de potasse, car le pouvoir héliotropique manque à ces rayons. La direction verticale des tiges végétant dans l'obscurité est donc une conséquence immédiate du géotropisme négatif.

Quant à savoir, finalement, à quoi doit être attribué l'allongement des tiges étiolées, voici comment je me représente que les choses se passent.

En l'absence de l'héliotropisme, le géotropisme peut faire sentir librement son action sur le développement de la tige. Celle-ci, comme nous venons de le voir, croîtra donc sans obstacle dans la direction verticale, et les bourgeons qui affectaient primitivement une direction différente seront bientôt, par la même cause, infléchis vers le haut.

L'accroissement, c'est-à-dire la division et l'agrandissement des cellules, n'est pas lié à la présence de la lumière. Il peut avoir lieu tout aussi bien dans l'obscurité, pourvu que les matériaux nécessaires à l'accroissement soient disponibles. C'est ce que nous apprennent une foule de phénomènes de la vie végétale, par exemple, la formation de nouvelles racines et de bourgeons caulinaires sur les rhizomes, la production de stomates et de poils (impliquant aussi de nombreuses divisions de cellules) à l'intérieur de beaucoup d'organes où la lumière n'a pour ainsi dire aucun accès, les partitions cellulaires des Algues, qui se font même de préférence ou exclusivement la nuit, etc. Mais, aucune preuve plus frappante que le développement ci-dessus esquissé (p. 318) du *Fritillaria*, chez qui des tiges, des feuilles et des fleurs se formèrent au sein d'une obscurité totale.

L'accroissement longitudinal de la tige dans l'obscurité, regardé comme résultat aussi bien de la multiplication que de l'agrandissement des cellules, est donc parfaitement conciliable avec nos vues actuelles. Bien plus, cet accroissement de longueur doit, suivant ces vues, être souvent favorisé par l'obscurité.

Car, 1^o la lumière exerce, comme l'a montré M. Sachs (*Arbeiten d. bot. Instituts zu Würzburg*, II), une influence retardatrice sur l'accroissement, influence qui devient manifeste en un temps très court. On n'a qu'à mesurer exactement, aux divers instants d'un jour complet, l'intensité de l'accroissement sous les mêmes conditions, notamment à température et humidité égales. On trouve alors, comme suite de l'alternance naturelle du jour et de la nuit, une élévation et une dépression périodiques de la vitesse d'accroissement, avec un maximum à l'approche du lever du soleil et un minimum peu après midi. L'obscurité continue occasionnera donc, toutes choses égales d'ailleurs, un accroissement plus énergique, c'est-à-dire ici un allongement plus considérable de la tige en un même temps.

2^o. L'héliotropisme est lui-même, à proprement parler, une action retardatrice de la lumière sur l'accroissement. La flexion de l'organe végétal vers la lumière est due, en effet, à ce que le côté tourné vers la lumière croît moins vite que le côté opposé. L'obscurité totale, ou une lumière dépourvue d'action héliotropique, deux conditions où la flexion ne se produit pas, doivent donc donner lieu à un allongement relativement plus grand de la tige.

La seconde partie de cette assertion est parfaitement démontrée par l'expérience communiquée ci-dessus (p. 312), dans laquelle l'*Impatiens*, placé sous une cloche à bichromate de potasse, qui ne laissait passer que les rayons sans action héliotropique, poussa verticalement et se surallongea, tout en restant vert.

La raison pour laquelle une tige s'allonge beaucoup plus que l'autre dans l'obscurité, me paraît devoir être cherchée surtout dans la grandeur différente de la tension qu'on rencontre chez des plantes différentes, tant par rapport aux parois des cellules mêmes que par rapport aux tissus comparés entre eux. En faveur

de cette opinion plaide d'abord la circonstance, justement signalée par M. Kraus, que l'excès d'allongement à l'état étioilé est nul ou extrêmement petit chez les plantes où l'on ne trouve que peu ou point de tension des membranes. D'un autre côté, je crois pouvoir invoquer les remarquables résultats obtenus par M. Traube sur des cellules inorganiques, dites cellules artificielles (*Archiv für Anat. u. Physiol.*, 1867, p. 87; expériences postérieures dans *Bot. Zeit.*, 1875, nos 4 et 5). Il est vrai qu'on ne peut en tirer des conséquences qu'avec une extrême circonspection, attendu qu'il y a une différence fondamentale, quant à la formation de la paroi et au mode d'accroissement, entre les cellules inorganiques et les cellules végétales; aussi ne voudrais-je pas souscrire sans réserve à l'application que M. Traube lui-même a faite du résultat de ses expériences, pour expliquer l'accroissement de la fève germée. Mais, entre les deux espèces de cellules, je trouve pourtant, avec M. Reinke (*Bot. Zeit.*, 1875, p. 425), cette analogie-ci: que l'accroissement des unes et des autres exige une forte turgescence, que cette turgescence est due à une énergique absorption d'eau dans les interstices des membranes, et que l'accroissement des parois se fait dans les deux cas par l'interposition de nouvelles particules entre celles qui existent déjà, après que la distance de ces dernières a été agrandie par la pression hydrostatique du fluide cellulaire. A ce point de vue, l'étude des cellules inorganiques est propre peut-être à jeter quelque jour sur ce qui se passe pour l'accroissement de la tige placée dans l'obscurité. Les expériences de M. Sorauer (*Bot. Zeit.*, 1873, p. 145) ont montré combien l'absorption d'eau, en augmentant la turgescence, favorise l'accroissement; et la pesanteur agit, pour l'allongement des cellules de Traube, dans le même sens que le géotropisme chez la tige végétale.

Un surallongement de la tige, dans l'obscurité, est encore rendu possible par la circonstance que l'accroissement en longueur n'est alors entravé, ni par un grand épaissement des parois des éléments du faisceau vasculaire, lesquels arrêteraient dans leur développement les parties à parois minces, ni par une dépense rapide des matériaux nutritifs en couches d'épaississement de

cellules existantes. Ni l'un ni l'autre, en effet, n'a lieu dans l'obscurité.

Quant à la question de savoir pourquoi il naît plus de cellules dans la tige étiolée que dans la tige verte, je ne saurais y répondre, à moins de supposer que la division cellulaire se fait de préférence dans l'obscurité et qu'ainsi l'absence continue de lumière permet à ce phénomène de se répéter plus souvent.

Je ne puis dire non plus, quelle est la vraie raison du développement imparfait du faisceau vasculaire. Nous avons, je pense, affaire ici à un phénomène pathologique, dont la cause déterminante nous échappe, que nous ne pouvons encore déduire des données connues. D'autres facteurs entrent sans doute concurremment en jeu. C'est ainsi que dans la tige étiolée paraissent manquer certaines matières nécessaires à l'accomplissement normal des fonctions vitales, matières qui ne se forment que sous l'influence de la lumière. Plus loin, en parlant des modifications subies par les feuilles, je reviendrai sur cette présomption, qui a déjà été énoncée par M. Prantl.

Changements de forme des feuilles.

Comme on l'a vu ci-dessus, p.302 et suiv., les anomalies que présentent les feuilles des plantes étiolées ne sont pas expliquées de la même manière par M. Kraus et par M. Batalin. L'explication de M. Kraus revient essentiellement à ceci, que la feuille étiolée reste à l'état où elle se trouvait dans le bourgeon, parce qu'elle n'est pas dans l'occasion d'assimiler elle-même; l'explication de M. Batalin consiste à dire que la feuille reste petite, parce que les cellules ne se divisent pas dans l'obscurité. A l'interprétation de M. Kraus, toutefois, des objections fondées ont été faites par M. Batalin, tandis qu'à son tour l'opinion de celui-ci a été réfutée par les mesures directes de M. Prantl. Que faut-il donc penser à ce sujet?

A quelles causes devons-nous attribuer le développement si différent des feuilles étiolées ?

D'abord, en ce qui concerne les *feuilles des Graminées* et d'autres Monocotylédones, qui dans l'obscurité deviennent longues et étroites, elles me paraissent éprouver de l'absence de lumière les mêmes effets que les tiges. La direction dans laquelle ces feuilles croissent, direction à peu près verticale, fait à elle seule déjà supposer que le géotropisme négatif joue ici un rôle. Cette influence, de même que chez les tiges, devient prépondérante lorsque, par suite du développement dans l'obscurité, l'héliotropisme ne la contrarie plus. Or, quant à cette dernière action, l'observation de M. Sachs (*Lehrb. d. Bot.*, 4^e éd., p. 808) montre que chez les feuilles en question l'héliotropisme positif est très prononcé, puisqu'elles deviennent même asymétriques quand elles ne sont éclairées que d'un seul côté.

Notre présomption trouve aussi un appui dans la structure anatomique de la feuille, qui est la même à la face supérieure et à la face inférieure, et qui, chez la feuille étiolée, n'accuse qu'un faible épaissement des parois dans les éléments des faisceaux vasculaires. Chez ces feuilles étiolées le rapport entre la longueur et la largeur est ordinairement changé, c'est-à-dire que, ou bien (chez les Graminées) elles présentent un excès de longueur avec une largeur à peu près normale, ou bien (comme chez le *Fritillaria*) la largeur a tout au plus la moitié de sa mesure habituelle, la longueur concordant sensiblement avec celle des feuilles vertes. Chez le *Fritillaria*, il résulte de mes mesures que les cellules épidermiques étaient environ moitié aussi larges et un peu plus longues que celles des feuilles normales, tandis que les cellules stomatiques ne différaient ni en grandeur ni en nombre, et, bien que privées de matière verte, étaient abondamment pourvues de fécule. Je crois donc que les modifications des feuilles en question peuvent être rapprochées de celles des tiges. L'opinion de M. Kraus, d'après laquelle une différence de tension dans le sens longitudinal et dans le sens transversal serait ici la cause déterminante, me paraît, de même qu'à M. Batalin, non justifiée.

Ce qui vient d'être dit s'applique aussi, en second lieu, aux *pétioles*, qui chez beaucoup de plantes atteignent dans l'obscurité une longueur inusitée. Un pied feuillé de *Primula chinensis*, par exemple, placé dans l'obscurité, ne montra pendant plusieurs jours aucune modification dans ses feuilles, pas même dans celles qui n'étaient pas encore tout à fait adultes. Celles-ci cessèrent de croître; par contre, les pétioles s'allongèrent considérablement et atteignirent une dimension de 15 à 20 centimètres. Peu à peu les feuilles les plus âgées, et ensuite les plus jeunes, commencèrent à se faner et finirent par tomber. En même temps, il se forma près du sommet de l'axe des feuilles nouvelles étiolées, avec un limbe très petit, de 2 à 3 centimètres de largeur tout au plus, et avec un très long pétiole.

Le *Pelargonium zonale* présente le même phénomène, lorsqu'il végète dans l'obscurité. Les petites feuilles formées dans ces conditions avaient de très longs pétioles, dont le parenchyme était constitué par des cellules plus longues, d'après mes mesures, que les cellules correspondantes du pétiole vert. Les cellules du bois étaient aussi moins épaissies, et les faisceaux vasculaires eux-mêmes étaient isolés et ne formaient pas un anneau ligneux, comme dans les pétioles normaux.

Un troisième exemple m'a été fourni par le *Polygonum bistorta*. Des rhizomes placés dans l'eau développèrent des feuilles, tant à l'air libre que dans un coin obscur d'une chambre exposée au nord. Mais ces feuilles avaient dans les deux cas des dimensions bien différentes, comme le montrent les chiffres suivants:

	f. vertes.	f. étiolées.
longueur de la feuille et du pétiole	8,0 centim.	18,0 centim.
» du limbe de la feuille	6,0	4,5 »
donc longueur du pétiole	2,0	13,5 »
largeur du limbe de la feuille	2,0	0,7 »

Enfin, j'ai encore à communiquer un fait intéressant relatif au *Rosa centifolia*.

Deux pieds vigoureux furent placés, au printemps, l'un à la lumière, l'autre dans l'obscurité. Tous les deux émirent une nouvelle pousse, celle du second étant, comme on le sait d'après ce qui a été dit ci-dessus au sujet de la tige (p. 306), blanche et beaucoup plus longue que celle du premier. Les deux pousses portaient des feuilles. Le rameau vert, terminé par un bouton à fleur, avait trois feuilles développées, qui mesuraient en moyenne 10 centim. de la base du pétiole au sommet de la foliole terminale. Celle-ci avait une longueur de 3,8 centim., sur une largeur de 3,0 centim., de sorte que le pétiole était long de 6,2 centim.

Le rameau étioilé, également terminé par un bouton à fleur (qui était très long et mince), avait formé trois petites feuilles rudimentaires, dont la foliole la plus grande ne mesurait que 1,7 centim. en longueur et 1,0 centim. en largeur, mais dont les pétioles, beaucoup plus redressés que chez la plante normale, atteignaient une longueur de 8,5 centim., et même plus.

Dans le pétiole vert se trouvaient, tout près de l'extrémité, trois faisceaux vasculaires, de grandeur à peu près égale sur la coupe transversale; dans le pétiole étioilé il y avait également trois faisceaux vasculaires, mais, indépendamment du caractère ordinaire d'un épaissement moindre des parois, caractère commun aux trois faisceaux, celui du milieu présentait une section plusieurs fois plus grande que celle des deux faisceaux latéraux, de sorte que la coupe du pétiole avait un tout autre aspect. Aux parties plus anciennes du pétiole, je trouvai 5 et quelquefois 6 faisceaux vasculaires dans les deux cas, mais toujours le faisceau central était, chez la pousse étiolée, relativement plus grand que les autres.

Je constate le fait, sans pouvoir en donner d'explication. Serait-ce de nouveau une conséquence de la tendance des organes étioilés à pousser verticalement? Le géotropisme négatif entrerait-il encore ici en jeu, et favoriserait-il l'accroissement des parties centrales aux dépens des parties latérales, de même qu'il paraît déterminer l'allongement des organes axiles, non celui des feuilles? Le phénomène pourrait-il être comparé à la réduction en largeur

des feuilles monocotylées, dont nous avons parlé tout à l'heure? Dans ce cas, les pétioles se rattacheraient donc aussi aux organes caulinaires, tant par l'augmentation d'accroissement en longueur, que par la direction plus verticale, et par le défaut d'épaississement des parois et le développement imparfait des parties latérales.

En troisième lieu, nous avons à considérer les *feuilles des Dicotylédones à nervures anastomosées*, qui dans l'obscurité restent généralement petites et non développées. Ici, il est extrêmement difficile de rendre un compte tant soit peu satisfaisant des phénomènes qui se produisent. Pourrait-on supposer qu'il y a dans ce cas une opposition polaire avec les organes caulinaires et avec les feuilles qui croissent verticalement? que la lumière, qui partout ailleurs retarde l'accroissement, fait ici tout juste le contraire et favorise le développement? Cela est difficile à admettre, et est aussi immédiatement réfuté par l'héliotropisme des feuilles, qui est positif dans la grande majorité des cas. Aussi, ni M. Kraus ni M. Batalin n'ont-ils avancé cette hypothèse; au contraire, M. Batalin (*l. c.*, p. 681) confirme une observation antérieure de M. Sachs, montrant qu'une lumière très forte est nuisible au développement de beaucoup de feuilles, puisque dans ces circonstances elles restent plus petites qu'à une lumière diffuse, moins intense.

L'explication doit donc être cherchée ailleurs. M. Kraus croit la trouver en ce que les feuilles ne croîtraient dans l'obscurité, qu'autant qu'il est nécessaire pour sortir de l'état de bourgeon. Passé ce moment, elles sont destinées à assimiler elles-mêmes et à former de la fécule au moyen de la chlorophylle. Il montre l'absence de la fécule dans les feuilles étiolées, et en conclut que celles-ci restent à l'état gemmaire et, ne pouvant se nourrir elles-mêmes, doivent bientôt cesser de croître et mourir. Le phénomène, toutefois, n'a pas ce degré de simplicité. Personne ne conteste que les feuilles placées dans l'obscurité ne soient privées du pouvoir d'assimilation, et qu'on n'y trouve pas de fécule, sauf dans les cellules stomatiques et dans une rangée de cellules autour des faisceaux vasculaires. Dans mes expériences, ce fait s'est aussi constamment vérifié. Mais tout n'est pas expliqué par là.

D'abord, il n'est pas exact de prétendre que la feuille, après avoir quitté l'état de bourgeon, doit se nourrir entièrement elle-même. Cela est en contradiction avec le fait universellement connu que presque toutes les feuilles, lorsqu'elles sont séparées de la plante qui les a produites, sont incapables de continuer à croître, même lorsqu'elles peuvent recevoir en abondance l'humidité nécessaire et les matériaux nutritifs tant inorganiques qu'organiques. Une expérience spéciale, que j'ai faite il y a quelques années, met cette incapacité en pleine lumière.

Dans l'été de 1867, j'ai pratiqué sur différentes plantes qui croissaient vigoureusement en pleine terre, savoir *Acer Negundo*, *Bignonia Catalpa*, *Robinia Pseudo-Acacia*, *Rhus typhinum*, *Dahlia variabilis*, *Gleditschia triacanthos*, des incisions plus ou moins profondes au pétiole (ordinairement jusqu'au centre de celui-ci), parfois en différents points de la même plante ou du même pétiole général, puis j'ai abandonné à eux-mêmes, sur la plante, les organes ainsi lésés.

Le plus souvent ils continuèrent à croître, mais en subissant des modifications remarquables, comme peuvent encore le montrer les échantillons séchés que j'ai devant moi, qui furent cueillis après leur entier développement. A mesure que l'incision avait été plus profonde et la feuille plus jeune, les modifications étaient naturellement plus prononcées, mais le résultat général (déjà obtenu antérieurement par M. Donders) fut que la feuille ou la foliole, bien qu'entièrement intacte elle-même, était plus ou moins troublée dans son développement aussitôt que l'apport de matériaux nutritifs par le pétiole était plus ou moins entravé. Citons un seul exemple, comme éclaircissement. Une feuille pennée de *Rhus typhinum*, longue de 18 centim., fut incisée, le 21 août, à gauche sous la première foliole, et à gauche et à droite sous la troisième paire de folioles (comptées à partir de la base). Lorsque la feuille, entièrement adulte, fut cueillie, elle avait une longueur totale de 42 centim., et, tandis que les 7 paires supérieures de folioles et la foliole terminale étaient développées normalement, les 4 autres paires de folioles présen-

taient des anomalies. La foliole inférieure de gauche et les deux folioles de la 3^e paire, situées toutes les trois directement au-dessus des incisions pratiquées, n'avaient atteint que les $\frac{2}{3}$ de la grandeur normale. La 2^e foliole de droite et la 4^e paire tenaient quant à leurs dimensions le milieu entre la 3^e et la 5^e paire, cette dernière ayant la grandeur normale et n'accusant donc plus, d'une manière appréciable, l'influence de l'incision. Les deux folioles inférieures de droite avaient au contraire atteint une taille plus grande que d'ordinaire. Elles étaient les plus grandes de toutes les folioles de la feuille pennée. On voit donc combien une feuille, déjà sortie de l'état de bourgeon, a encore besoin de matériaux nutritifs apportés par le pétiole, combien elle dépend, quant à son développement, de la quantité de ces matériaux.

Il est vrai que M. Kraus mentionne une expérience où il a vu une feuille de *Vitis vinifera*, qu'il avait recouverte à moitié d'une feuille d'étain, ne former de fécule et n'augmenter de grandeur que dans les parties exposées à la lumière, de sorte que la feuille était devenue asymétrique. Mais, sans élever le moindre doute sur l'exactitude de cette expérience (qui toutefois ne m'a pas réussi), j'y opposerai ce fait bien connu en horticulture, que sur des fruits en maturation, des pêches par exemple, on peut faire apparaître des figures diverses, des lettres ou des chiffres, en y appliquant une couverture opaque découpée à jour, telle que du gros papier. La soustraction de lumière produit alors une décoloration locale, comme chez la feuille de *Vitis vinifera*, mais sans que l'accroissement s'en ressente, car les fruits soumis à ce traitement ne sont pas irréguliers ou déformés, ainsi qu'il devrait arriver dans le cas d'un arrêt local de l'accroissement.

Pour en revenir à la feuille: du fait que la feuille assimile et produit de la fécule sous l'influence de la lumière, on ne saurait déduire qu'elle puisse préparer elle-même tous ses matériaux et vivre de ses propres ressources. Non-seulement les expériences citées ci-dessus, mais les nombreuses analyses de feuilles de divers âges le démontrent avec toute évidence. Sans remonter aux recherches plus anciennes, on n'a qu'à consulter les résultats des

analyses des feuilles de hêtre aux diverses phases de leur développement, analyses faites par M. Zöller (*Landw. Versuchsstat.*, VI, p. 231) et plus tard confirmées et étendues par M. Rissmüller (*ibid.*, XVII, p. 17), pour acquérir la conviction que pendant toute la durée de son existence la feuille reçoit et élabore des matières et restitue des matières aux organes axiles, de sorte qu'à proprement parler on ne peut même la concevoir accomplissant ses fonctions vitales en dehors de sa liaison avec le reste de la plante.

En second lieu, on peut objecter à l'explication de M. Kraus que la feuille étiolée est tout autre chose qu'une petite feuille à l'état gemmaire. La feuille née dans l'obscurité est en général petite, tout en présentant des différences assez notables de dimensions chez des plantes différentes; mais toujours elle surpasse plusieurs fois en grandeur la petite feuille de la même espèce, qui vient de sortir du bourgeon. Pour s'en convaincre, on n'a qu'à comparer l'une et l'autre chez le *Fuchsia*, le *Pelargonium*, le *Phaseolus*. etc. Chez le *Begonia glabra* la feuille étiolée atteint même une surface de 6 à 10 centim. carrés.

Le plissement ou l'enroulement, que les feuilles présentent dans le bourgeon, ne se retrouve pas non plus chez la feuille étiolée, bien que parfois les bords de la feuille rappellent un peu cet état.

Mais la preuve la plus concluante de la différence en question est donnée par la structure anatomique de la feuille étiolée. Les divers tissus y sont bien différenciés, beaucoup plus distinctement que chez la feuille renfermée dans le bourgeon. Il y a aussi un plus grand nombre de cellules dans la feuille étiolée, ainsi que M. Prantl (*Arbeiten d. bot. Instit. zu Würzburg*, III, p. 384) l'a établi par des mesures spéciales chez le *Phaseolus vulgaris*. Par là se trouve directement réfutée l'explication de M. Batalin, suivant laquelle le défaut d'accroissement de la feuille étiolée serait dû à ce qu'il ne peut s'y opérer de divisions cellulaires, — explication qui était déjà rendue très improbable par les nombreux exemples de cellules se divisant dans l'obscurité que nous fournit le règne végétal (voir ci-dessus, p. 329). Comparée à la

structure de la feuille verte, celle de la feuille étiolée offre toutefois quelques différences importantes. Outre les faisceaux vasculaires, relativement peu développés, c'est surtout le parenchyme spongieux qui se trouve modifié. Tandis que l'épiderme est bien développé dans les deux cas (encore qu'il puisse y avoir quelque différence quant à la grandeur absolue des cellules épidermiques), et que le parenchyme en palissade, quoique privé de chlorophylle, ne montre aucun retard d'accroissement, on voit dans la moitié inférieure de la feuille, au lieu du parenchyme spongieux bien connu, un tissu de cellules serrées, qui souvent se distingue à peine du parenchyme en palissade. Ces cellules ne se sont pas allongées, et les parois contiguës ne se sont pas disjointes, de sorte que les cavités et canaux aériens font défaut. M. Kraus, qui en avait aussi déjà fait la remarque (*l. c.*, p. 231), attribue avec raison à ce développement imparfait du parenchyme spongieux le phénomène que les bords des feuilles étiolées se roulent ordinairement en arrière. Selon lui, dans l'état normal, le parenchyme spongieux se développe beaucoup plus tôt que le parenchyme en palissade, parce que les petites feuilles, en sortant du bourgeon, ont d'abord une position verticale, et qu'alors leur face inférieure, tournée en dehors et recevant l'influence de la lumière, est la première à former de la chlorophylle et ensuite de la fécule. Si les choses se passent ainsi, et je n'ai aucune raison d'en douter, il résulterait de là un nouvel argument contre la thèse de M. Kraus, qui regarde la feuille étiolée comme restée dans la période de l'état de bourgeon; car, d'accord en cela avec M. Kraus, j'ai toujours trouvé chez la feuille étiolée le parenchyme en palissade bien développé, mais non le parenchyme spongieux.

En général, les feuilles qui restent petites dans l'obscurité paraissent être surtout celles où se voit un contraste manifeste (par la présence du parenchyme en palissade et du parenchyme spongieux) entre la moitié supérieure et la moitié inférieure. Tel est le cas des feuilles de la plupart des Dicotylédones. Chez les Monocotylédones, où il existe peu ou point de différence entre

les deux moitiés supérieure et inférieure, les feuilles atteignent généralement des dimensions relativement plus grandes. Il en est de même chez certaines Dicotylédones, telles que le *Begonia glabra*, dont les feuilles ont à peu près la même structure en-dessus et en-dessous. Peut-être ne se risque-t-on pas trop en songeant, chez cette dernière plante, à une influence prépondérante de l'épiderme. M. Famintzin, en effet, a montré dernièrement (*Beitrag zur Keimblattlehre im Pflanzenreich*, dans *Mém. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersburg*. VII^e Sér.. XIII, p. 26) que les grandes cellules limpides et sans chlorophylle, dont se compose la masse principale de la feuille, sont nées par division tangentielle des cellules épidermiques, et non, comme le croyait M. Pfitzer, de la couche cellulaire sous-jacente de l'épiderme. S'il est vrai que la 1^{ère} et la 6^e des couches initiales de Famintzin forment les cellules en question, l'épiderme (qui dans les organes étiolés est ordinairement bien développé, pourvu de stomates et même de fécule) est peut-être, chez la feuille de Bégonia, la cause prochaine de l'accroissement relativement grand qu'elle prend dans l'obscurité.

Si l'on demande qu'elle est la vraie cause du faible développement des feuilles, je dois m'abstenir de répondre; une explication exacte et complète du phénomène ne m'est pas connue, et je ne crois pas non plus qu'elle puisse être donnée en ce moment, attendu qu'elle exigerait, ainsi que je l'ai montré plus haut (p. 305), la connaissance préalable de divers points non étudiés jusqu'ici. Mais si l'on se borne à demander dans quelle direction il faut chercher de préférence pour se rapprocher du but désiré, je pense qu'il y a déjà quelques indications à donner. La feuille étiolée est, à mon avis, un phénomène pathologique, provenant en partie, ainsi que l'a déjà remarqué M. Sachs, du défaut de l'assimilation, laquelle appartient aux fonctions normales de la plante, et en partie aussi d'autres causes, qui ont de l'influence sur l'accroissement. Les phénomènes chimiques jouent probablement dans la question un rôle au moins aussi important que les phénomènes physiques.

Il convient de rappeler ici l'expérience de M. Batalin (voir ci-dessus, p. 303), qui, ayant mis de jeunes plantes pendant $1\frac{1}{2}$ à 3 heures chaque jour à une lumière très faible, vit les petites feuilles grandir sous cette influence. Cette lumière était insuffisante à former la matière colorante chlorophyllienne, car les cotylédons et les tigelles ne montraient pas trace de verdissement, ils étaient aussi pâles que ceux qui étaient restés dans l'obscurité. Il ne pouvait donc pas non plus y avoir eu d'assimilation dans ces circonstances. Et, malgré cela, les feuilles de ces plantes exposées pendant peu de temps à un minimum de lumière se développèrent beaucoup plus vite et plus longtemps que les autres et atteignirent par suite des dimensions bien plus considérables. Apparemment il y a eu ici formation de matières chimiques nécessaires au développement des feuilles, et dont la production exigeait l'action de la lumière, mais d'une lumière si faible qu'elle n'était pas capable de donner naissance à la chlorophylle et encore moins, par conséquent, de déterminer l'assimilation.

C'est là aussi, je présume, la raison pour laquelle les plantes qu'on fait germer dans l'obscurité meurent si souvent, bien que les cotylédons ou l'albumen soient encore remplis de matériaux nutritifs. M. Kraus pense que dans ces cas la plante est privée du pouvoir de transformer sa fécule en cellulose dans l'obscurité. Je préférerais dire, d'une manière plus générale, qu'un état pathologique est survenu, parce que certaines actions chimiques nécessaires au développement normal et qui, tout en pouvant s'accomplir à une lumière faible, ont pourtant besoin à un certain degré de l'intervention de cet agent, ou bien ne se sont pas produites, ou bien ont été modifiées.

Ces modifications chimiques, dues à l'absence de la lumière, ne nous sont encore que très imparfaitement connues. On sait que la matière colorante verte pâlit et disparaît, que la fécule existante diminue et qu'il ne s'en forme pas de nouvelle, en un mot, que l'assimilation n'a pas lieu; mais il y a encore bien d'autres actions qui ont ici de l'influence. Nous aurons donc à rechercher en premier lieu quelles sont, des matières chimiques contenues dans les plantes normales, celles qui manquent ou sont

modifiées dans la plante étiolée du même âge. Peut-être trouve-t-on aussi dans cette dernière des combinaisons qui n'existent pas dans la plante verte. Tout le monde sait que les parties végétales étiolées, dont on fait usage pour l'alimentation, l'endive, la laitue, l'asperge, diffèrent considérablement des parties analogues vertes, non-seulement par une consistance plus tendre, mais aussi par un goût moins amer ou moins âcre. Entre les unes et les autres il y a donc évidemment une différence chimique. Mais je ne sais pas que des études comparatives aient été faites concernant la nature de cette différence ou la quantité et l'espèce des matières dans les deux cas.

En revanche, nous possédons quelques données importantes pour la comparaison des changements chimiques qui se produisent lors de la germination des graines dans l'obscurité et à la lumière. En premier lieu, nous avons les belles recherches de M. Pfeffer sur l'asparagine (Pringsheim, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, VIII, p. 557). Cette matière azotée, découverte dès 1805 par Vauquelin et Robiquet dans l'asperge ordinaire, se forme, d'après le témoignage concordant de différents expérimentateurs, lors de la germination de diverses graines, et très distinctement surtout chez le *Lupinus luteus*, aux dépens des matières albuminoïdes que ces graines renferment. Dans cette transformation, qui peut s'effectuer aussi bien sous l'influence qu'à l'abri de la lumière, de l'oxygène est fixé et du carbone et de l'hydrogène sont mis en liberté (*l. c.*, p. 555). Lorsque les plantes germantes restent dans l'obscurité, l'asparagine s'accumule, jusqu'à constituer $\frac{1}{3}$ de la matière sèche, selon MM. Schulze et Umlauf (*Landsw. Versuchsstat.*, XVIII, 1). Les plantes sont-elles au contraire exposées à la lumière et commencent-elles à assimiler, on voit l'asparagine disparaître peu à peu. Cette influence de la lumière, mise en question par quelques-uns, mais déjà signalée par M. Boussingault et confirmée par M. Pfeffer ¹⁾, paraît consister en ce que, au

¹⁾ Voir à ce sujet, outre le travail ci-dessus cité de M. Pfeffer (p. 557 et suiv.), l'ouvrage que vient de publier M. Robert Sachsse: *Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlenhydrate und Proteinsubstanzen*, p. 246—256.

moyen des hydrocarbures formés par assimilation, l'asparagine régénère les matières albuminoïdes, qui feront la base du protoplasme. Chez le *Lupinus* et autres plantes, toutefois, dont les graines renferment relativement peu d'hydrocarbures, il n'en existe pas une quantité suffisante pour fournir, indépendamment de la perte due à la respiration dans l'obscurité, le sucre nécessaire à cette régénération. C'est pourquoi l'asparagine ne disparaît pas.

Ainsi donc, l'absence de lumière a pour résultat que l'asparagine, qui est probablement l'intermédiaire par lequel les parties nouvelles de la plante normale reçoivent leurs matières albumineuses, ne peut remplir ce rôle, de sorte que la formation du protoplasme est aussi entravée.

Une autre contribution importante, que je me bornerai à citer (le défaut d'espace ne me permettant pas de faire davantage), est le travail de M. Rudolf Weber sur la fixation de principes inorganiques par des pois germant sous une lumière diversement colorée et dans l'obscurité (*Landw. Versuchsst.*, XVIII, p. 18). Cette fixation s'est montrée tout aussi dépendante de la lumière que la décomposition de l'acide carbonique par les plantes vertes, et la différence se manifestait non-seulement dans la quantité totale des matières incombustibles, mais aussi et surtout dans leur nature. C'est ainsi que sous l'influence des rayons les moins réfrangibles il se fixa beaucoup plus d'acide phosphorique, fait entièrement en harmonie avec l'abondance des matières protéiques formées dans ces conditions, tandis que sous l'influence des rayons bleu-foncé, plus réfrangibles, et plus encore dans l'obscurité, l'absorption de la potasse et de la chaux devint relativement prépondérante. Or, comme nous l'ont appris les recherches de M. Zöller (*Regensburger Flora*, 1867, p. 509), la potasse et surtout la chaux sont les matières inorganiques qui ont les rapports les plus intimes avec la formation de la cellulose. Les cendres de toute paroi cellulaire en renferment une certaine quantité, et un apport copieux de ces substances favorise le développement des cellules, ainsi qu'il résulte d'expériences directes faites sur le Maïs.

Les modifications considérables que présente le processus chimique dans les plantes étiolées ont aussi été récemment mises en lumière, en ce qui concerne le soufre, par M. E. Schulze, de Zurich (*Landw. Versuchsst.*, XIX, p. 172). Tandis que les plantes vertes possèdent, comme on sait, le pouvoir de décomposer les sulfates au profit des matières albuminoïdes sulfurées, M. Schulze a trouvé que, chez le *Lupinus luteus* développé dans l'obscurité, la proportion d'acide sulfurique augmente en même temps que la décomposition des matières protéiques. L'analyse lui donna, en 100 parties de matière sèche:

dans la graine non germée. . .	0,385	acide sulfurique
dans les plantes âgées de 12 jours.	1,510	»
» » » » » 15 »	1,703	«

Ainsi, pendant que les matières albuminoïdes se transforment en asparagine, avec élimination de carbone et d'hydrogène, leur soufre est oxydé et changé en acide sulfurique.

Un autre fait, que j'ai observé et dont on pourra peut-être tirer quelque parti, est l'absence complète de noyaux cristallins dans les cellules des pieds étiolés du *Polygonum cuspidatum* (voir ci-dessus p. 316), noyaux qui sont au contraire si abondants dans la plante verte. L'oxalate de chaux, dont ces cristaux se composent, doit en effet être considéré, d'après les recherches de M. Holzner (*Flora*, 1867, p. 497 et 513), de M. Hilgers (Pringsheim, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, VI, p. 285) et d'autres, comme un produit d'élimination, par le moyen duquel la chaux superflue et inutile à la vie de la plante est déposée sous forme solide. Cette chaux est mise en liberté par le phosphate de chaux absorbé, lorsque celui-ci se décompose pour fournir l'acide phosphorique nécessaire aux nouvelles matières albuminoïdes qui se forment. L'acide oxalique, substance généralement répandue dans les plantes vertes, provient probablement, soit de la réduction de l'acide carbonique absorbé, soit, d'après quelques-uns, du dédoublement de la sève assimilée, lors de la formation du protoplasme. En tous cas, cet acide apparaît d'une manière assez constante au voisinage immédiat des organes qui se développent,

et par suite les cristaux d'oxalate de chaux se rencontrent, d'abord petits et ensuite plus grands, dans les parties relativement jeunes des plantes.

Leur absence totale dans la plante étiolée témoigne donc 1° d'un trouble dans l'absorption ou la réduction du phosphate de chaux, ce qui est tout à fait en harmonie avec les expériences ci-dessus citées de M. Weber et avec le résultat obtenu par M. Pfeffer, à savoir que, dans l'obscurité, l'asparagine ne régénère pas la matière albumineuse; elle témoigne 2°, suivant qu'on adopte l'une ou l'autre des deux hypothèses concernant l'origine de l'acide oxalique, soit du défaut de réduction de l'acide carbonique, déjà connu d'ailleurs, soit d'un changement dans la composition de la sève assimilée, par suite d'une modification des processus chimiques.

Enfin, relativement à l'acide tannique, j'ai, dans le cours d'autres recherches, étudié avec beaucoup de soin les points d'analogie et de différence entre des plantes vertes de la même espèce. L'acide tannique, qui prend naissance lors de la germination (il manque dans la graine non germée) se trouve ordinairement aussi bien dans les plantes étiolées que dans les plantes normales. La lumière ne paraît donc pas être nécessaire à sa formation; néanmoins, sous ce rapport aussi, on constate encore quelque différence suivant que la plante a été soumise ou non à l'action de ce stimulant. En général, la quantité de l'acide tannique est plus faible dans les organes étiolés, la distribution est moins régulière et la réaction, surtout avec le bichromate de potasse, un peu autre. C'est ainsi que la feuille verte du *Polygonum bistorta* contient de l'acide tannique dans la plupart des cellules du parenchyme et dans les éléments du faisceau vasculaire, tandis que la feuille étiolée n'en renferme que dans ce dernier. Ainsi encore, j'ai trouvé dans le rameau étiolé du *Rosa centifolia* le nombre des cellules tannifères de l'écorce beaucoup plus petit que dans le rameau vert, et en outre le tannin s'y trouvait en partie sous une autre forme. Il en était de même chez le *Vicia Faba*.

Comme notre ignorance est encore presque complète au sujet de l'origine et de la fonction de l'acide tannique dans la plante, les différences qui viennent d'être signalées ne permettent, pour le moment, aucune conclusion relativement à la question qui nous occupe; mais la circonstance que l'acide tannique, dont la présence est si générale au voisinage immédiat des organes qui se développent ou qui jouissent d'une vitalité énergique, paraît être quant à sa formation indépendant de la lumière, ou du moins n'en être modifié que dans une faible mesure (peut-être secondairement), cette circonstance, dis-je, mérite bien d'être notée.

Les faits qui précèdent, tout en montrant çà et là quelques rapports, ne sont pas à beaucoup près suffisants pour donner une explication des phénomènes de l'étiollement. Ce ne sont encore que des pierres d'attente isolées et éparses, mais qui plus tard trouveront leur place et leur emploi, lorsque les matériaux seront complets et que l'architecte sera venu pour élever le monument.

Aussi ne me suis-je pas proposé, je le répète, de trouver la solution du problème; mon seul but a été de faire le triage des idées émises concernant les causes des modifications que la soustraction de lumière occasionne dans les plantes, de signaler les lacunes de nos connaissances et d'indiquer la direction dans laquelle, à mon avis, les recherches doivent être conduites pour éclairer la question.

Les résultats auxquels nous sommes parvenus peuvent être résumés de la manière suivante :

1°. L'opinion de M. Kraus, suivant laquelle l'allongement anormal des tiges dans l'obscurité est la conséquence d'un excès de croissance de la moelle, combinée avec un développement imparfait et un faible épaissement des éléments du faisceau vas-

culaire, est fondée en ce qui concerne le second point. J'en ai donné la preuve, pour des plantes appartenant aux genres *Rosa*, *Phaseolus*, *Fuchsia*, *Impatiens*, *Vicia*, *Polygonum*, *Tradescantia*, *Fritillaria*, par une culture intentionnelle et par de nombreuses mesures comparatives.

La différence anatomique entre les tiges vertes et étiolées s'accuse surtout dans le faible épaissement, chez ces dernières, des parois des cellules épidermiques, ligneuses et libériennes, dans le nombre et la dimension radiale des faisceaux vasculaires et de leur éléments, dans l'absence de la gaine du faisceau vasculaire chez les Monocotylédones, et par contre dans le développement considérable de la moelle.

2°. C'est à tort que M. Kraus attribue le défaut d'épaissement des parois de l'épiderme et du collenchyme à l'absence de la matière colorante chlorophyllienne, car les cellules de la moelle ont souvent aussi des parois minces, bien qu'elles ne possèdent pas de matière colorante verte; l'hypothèse en question ne se concilie pas non plus avec le fait que les cellules parenchymateuses de l'écorce et l'épiderme atteignent parfois une grandeur extraordinaire.

3°. L'allongement exagéré de la tige dans l'obscurité n'est pas imputable, comme le veut M. Kraus, à l'influence prépondérante de la moelle seule; le rôle actif en ce phénomène doit être attribué au tissu fondamental tout entier (à l'écorce aussi bien qu'à la moelle), car

- a. des tiges creuses montrent aussi cet allongement extraordinaire (*Polygonum*, *Phaseolus*, *Impatiens*);
- b. souvent l'écorce est allongée anormalement, même là où la moelle existe (*Fuchsia*).

4°. Le développement plus énergique du tissu fondamental, surtout de la moelle, peut donner lieu à un sur-accroissement dans une direction perpendiculaire à l'axe de la plante (c'est-à-dire, à une augmentation d'épaisseur de la tige), là où l'accroissement longitudinal paraît être moins actif (*Fuchsia*, *Tradescantia*).

5°. La dépendance admise par M. Famintzin entre la longueur de la tige et celle de la racine n'est pas justifiée. Elle n'a été

observée que pour l'axe hypocotyle et la racine primaire durant les premiers jours de la germination, alors que tous les deux doivent puiser au même réservoir limité et ont par conséquent à partager ensemble. Dès que l'assimilation commence, cette relation cesse.

6°. La position verticale des tiges étiolées est le résultat de l'absence d'un des facteurs qui déterminent la direction dans laquelle croissent les parties des plantes, à savoir, de l'héliotropisme. Les plantes qui se développent sous l'influence de rayons de faible réfrangibilité, lesquels ne possèdent pas la force d'inflexion, prennent la même direction verticale, même quand elles restent vertes (*Impatiens*).

6°. Les anomalies que la tige présente dans l'obscurité doivent donc être regardées comme l'effet du géotropisme négatif, non gêné ni modifié par l'héliotropisme et favorisé par le faible épaissement des parois cellulaires.

Car :

- a. l'accroissement, c'est-à-dire, la division et l'agrandissement des cellules, n'est pas lié à la présence de la lumière, mais s'opère même souvent de préférence dans l'obscurité;
- b. le géotropisme négatif, agissant sur la tige en voie d'accroissement, la fait s'allonger verticalement;
- c. l'héliotropisme ralentit l'accroissement, puisque l'inflexion est une conséquence de l'accroissement longitudinal plus faible au côté tourné vers la lumière;
- d. le faible épaissement des parois des éléments du faisceau vasculaire ne met pas obstacle à l'allongement, par géotropisme négatif, des cellules parenchymateuses qui se développent.

8°. La cause de l'inégalité, que des plantes différentes présentent sous le rapport du sur-allongement dans l'obscurité, réside probablement dans le degré différent de la turgescence des cellules et de la tension relative des tissus.

9°. La vraie cause du développement imparfait et du faible

épaississement pariétal des éléments du faisceau vasculaire chez les tiges étiolées reste encore inconnue.

10°. Les modifications des feuilles des Graminées et autres plantes, chez qui ces organes deviennent plus longs et plus étroits dans l'obscurité, doivent être comparées à celles des tiges, tant à raison du développement imparfait des faisceaux vasculaires, qu'à raison de la direction verticale.

11°. Il en est de même, probablement par des raisons semblables, des pétioles de beaucoup de plantes, ainsi que me l'ont montré *Primula*, *Pelargonium*, *Polygonum* et *Rosa*.

12°. Les explications que M. Kraus et M. Batalin ont données de l'état rudimentaire où restent dans l'obscurité les feuilles de la plupart des Dicotylédones sont l'une et l'autre insuffisantes. Celle de M. Batalin est réfutée par les résultats des mesures directes dues à M. Prantl. L'inadmissibilité de l'explication de M. Kraus ressort des trois propositions suivantes.

13°. Les feuilles, sorties du bourgeon, sont incapables de continuer à se nourrir entièrement par assimilation propre. C'est ce que prouvent :

- a. les résultats que j'ai obtenus des incisions faites au pétiole de feuilles pennées.
- b. ceux des nombreuses analyses de feuilles de la même plante à des âges différents.

14°. Les feuilles étiolées ne peuvent être assimilées, comme le veut M. Kraus, à de petites feuilles sortant du bourgeon. Elles sont plus grandes et leurs tissus sont plus différenciés.

15°. Sous le rapport anatomique, les feuilles étiolées, outre qu'elles ne contiennent ni matière colorante verte ni fécule (sauf dans les cellules stomatiques, qui renferment toujours de la fécule en abondance), diffèrent encore des feuilles vertes de la même dimension par le faible épaississement des éléments du faisceau vasculaire et surtout par le non-développement du parenchyme spongieux.

16. Les feuilles, qui paraissent surtout rester petites, sont celles qui montrent un contraste évident entre la face supérieure et la face infé-

rière, entre le parenchyme en palissade et le parenchyme spongieux.

17°. L'explication complète de cet arrêt d'accroissement ne peut encore être donnée. La feuille étiolée est un produit pathologique, dû en partie au défaut d'assimilation, en partie à d'autres actions, tant chimiques que physiques, qui ont de l'influence sur l'accroissement.

18°. La raison pour laquelle, chez beaucoup de plantes germées, les cotylédons encore remplis de matériaux nutritifs meurent dans l'obscurité, paraît devoir être cherchée dans l'absence de certaines actions chimiques nécessaires à l'accroissement, actions qui ont encore lieu, comme nous l'apprend l'expérience de M. Batalin, à une lumière très faible, insuffisante pour permettre l'assimilation.

19°. Une étude comparative, à la fois chimique et physiologique, de plantes étiolées et de plantes vertes est avant tout requise pour élucider les phénomènes de l'étiollement.

20°. Comme matériaux de ce travail pourront déjà servir: les résultats obtenus par M. Pfeffer sur la formation de l'asparagine et la régénération des matières albumineuses, ceux de M. R. Weber sur l'absorption de l'acide phosphorique et de la chaux, ceux de M. Schulze sur la formation de l'acide sulfurique, enfin les miens sur la présence du tannin et des cristaux d'oxalate de chaux dans les plantes étiolées et dans les plantes vertes.

UTRECHT, novembre 1876.

EXPLICATION DES FIGURES. (Planches VI et VII.)

- Fig. 1. Coupe transversale d'un rameau vert, normal, de *Rosa centifolia*.
 v. l'anneau des faisceaux vasculaires.
- " 2. Coupe transversale d'un rameau étiolé de *Rosa centifolia*, du même âge que le précédent. v. l'anneau des faisceaux vasculaires.
- " 3. Coupe transversale d'un rameau vert, normal, de *Fuchsia globosa*.
- " 4. Coupe transversale d'un rameau étiolé, du même âge, de *Fuchsia globosa*.

- Fig. 5. Une petite partie de la fig. 3, de la circonférence à la moelle, plus fortement grossie: *a.* épiderme et cellules corticales externes subérifiés, *b.* couche subéreuse, *c.* phloème ou couche corticale secondaire, *d.* cambium, *e.* xylème ou corps ligneux du faisceau vasculaire, *f.* étui médullaire, *g.* moelle.
- " 6. Une petite partie de la fig. 4, vue au même grossissement que la fig. 5; les lettres ont la même signification que dans la fig. 5.
- " 7. Coupe transversale de la base de la tige germée du *Vicia Faba* L., avec indication des faisceaux vasculaires. Le cercle intérieur marque la partie creuse de la tige.
- " 8. Coupe transversale de la base d'une tige germée étiolée du *Vicia Faba*, qui a la même grosseur que la précédente, mais qui n'est pas encore creuse.
- " 9. Coupe transversale d'un faisceau vasculaire de la tige verte adulte du *Polygonum cuspidatum*: *a.* épiderme, *b.* collenchyme, *c.* parenchyme cortical avec noyaux cristallins. *d.* fibres libériennes épaissies et quelques cellules du sclérenchyme, unies en une masse solide et cohérente, *e.* vaisseaux cribreux et cellules parenchymateuses du phloème. *f.* cambium, *g.* cellules ligneuses, *h.* vaisseaux, *i.* cellules médullaires.
- " 10. Coupe transversale d'un faisceau vasculaire d'une tige étiolée adulte du *Polygonum cuspidatum*; signification des lettres comme dans la figure précédente.
-