

# ARCHIVES NÉERLANDAISES

DES

Sciences exactes et naturelles.

---

SUR LES CAUSES

DES

MOUVEMENTS AUXOTONIQUES DES  
ORGANES VÉGÉTAUX,

PAR

HUGO DE VRIES.

---

Sous le titre: „Sur les mouvements des vrilles de *Sicyos*”, j’ai publié il y a quelque temps des recherches dont le but était de résoudre cette question: quelle est la part de la turgescence et de l’intussusception dans les phénomènes de courbure des organes multicellulaires en voie de développement, ou courbures auxotoniques <sup>1)</sup>? Qu’il me soit permis de communiquer ici les résultats de ces recherches <sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> J’appelle *auxotoniques* (αὐξω, accroître; τῶνος, turgescence), les mouvements causés par une augmentation de la turgescence des organes, qui n’est pas suivie d’un raccourcissement, comme dans l’héliotropie, la géotropie, la nutation, l’épinastie et surtout dans les mouvements des vrilles; et *allassotoniques* (ἀλλασσω, varier) ceux où l’augmentation de la turgescence alterne avec une diminution de volume, comme dans les mouvements de la sensitive et des étamines des cynarées.

<sup>2)</sup> Pour les détails des expériences et des méthodes d’après lesquelles elles ont été instituées, je renvoie au Mémoire original, inséré dans les *Verslagen*

A la question que je viens de poser mes expériences ont donné directement la réponse suivante :

*La cause des courbures auxotoniques consiste en une augmentation de la force de turgescence dans les cellules du côté qui plus tard deviendra convexe.*

*Cette augmentation de la force de turgescence a naturellement pour effet que les cellules de ce côté absorbent plus d'eau et par suite s'agrandissent. C'est ainsi que commence la courbure.*

*L'agrandissement des cellules a pour conséquence une distension des parois cellulaires, et celle-ci accélère l'intussusception. Par là, la courbure produite est en quelque sorte fixée.*

Il résulte de cette solution que les courbures auxotoniques se rattachent d'une manière très simple à la théorie de l'accroissement proposée par M. Sachs, car, l'augmentation de la force de turgescence une fois reconnue comme cause des courbures, il est facile de déduire de cette théorie comment les choses se passent ultérieurement.

Mes expériences toutefois permettent de pénétrer encore plus profondément dans le mécanisme de ces courbures et d'apprendre à connaître encore mieux la connexion qui existe entre ces phénomènes et l'accroissement longitudinal lui-même. Pour cela, il est nécessaire de considérer de plus près la force de turgescence.

Cette force est l'attraction que les matières dissoutes dans le suc cellulaire exercent, à travers le protoplasme vivant, sur l'eau ambiante. Le protoplasme vivant livre facilement passage à l'eau, tandis qu'il ne se laisse pas traverser, ou du moins ne se laisse traverser que très difficilement, par les matières dissoutes dans le suc cellulaire. Il suit de là que les cellules vivantes absorbent bien l'eau de leur entourage, mais qu'elles

---

*en Mededeelingen der K. Akad. v. Wetenschappen, Afd. Natuurk., 2<sup>e</sup> sér., t. XV, 1880, p. 51—174. Voir aussi mes articles Ueber die Aufrichtung des gelagerten Getreides, dans Landw. Jahrbücher, t. IX, 1880, fasc. 2, et Sur l'injection des vrilles, dans Arch. néerl., t. XV, 1880, p. 269. Une couple de communications préliminaires avaient déjà paru dans la Bot. Zeitung, 1879, nos 51 et 52.*

ne cèdent pas d'autres matières en échange, du moins pas en quantité appréciable.

Il est clair que, les propriétés du protoplasme et de la paroi cellulaire étant données, la grandeur de la force de turgescence dépendra principalement de la nature et de la quantité des substances dissoutes dans le suc cellulaire. Tout changement dans la quantité de ces substances, surtout de celles qui exercent la plus grande attraction sur l'eau, fera naturellement varier la force de turgescence.

La grandeur de cette force, toutefois, ne dépend pas simplement de la quantité absolue de ces matières osmotiques, mais du degré de concentration auquel elles se trouvent dans le suc cellulaire. Aussi, à mesure que la force de turgescence produit son effet et dilate la cellule par l'absorption d'eau, elle s'affaiblit nécessairement elle-même. Réciproquement, toute perte d'eau que la cellule subit accroît cette force.

La force de turgescence dépend donc, dans les circonstances données :

- 1°. de la quantité et de la nature des matières osmotiques.
- 2°. de la quantité d'eau contenue dans les cellules.

Pendant l'accroissement, et aussi pendant la formation des courbures auxotoniques, les cellules augmentent toujours de volume en absorbant de l'eau; par suite, la force de turgescence devrait toujours diminuer. Lorsque cette diminution n'a pas lieu, ce ne peut être que parce que la quantité des matières osmotiques augmente dans le suc cellulaire.

Cette conclusion, comme on voit, découle nécessairement de ma manière d'envisager la turgescence <sup>1)</sup>. Etudions maintenant, à ce point de vue, quelques faits particuliers <sup>2)</sup>.

I. *Action de l'irritation sur les vrilles.* Une vrille droite de *Sicyos angulatus* s'était courbée autour d'un support, de manière à former  $\frac{1}{2}$  spire. La partie courbée avait 5 mm. de long;

<sup>1)</sup> *Arch. néerl.*, 1871, t. VI, p. 117.

<sup>2)</sup> La description détaillée des expériences suivantes se trouve dans ces *Archiv.* 1880, T. XV, p. 269.

au-dessus, la vrille était restée droite. Dans cet état elle fut injectée d'eau, après quoi elle s'enroula, en vingt minutes, jusqu'à former  $7\frac{1}{4}$  spires étroites; les parties de la vrille qui étaient droites avant l'injection se courbèrent, et d'autant plus fortement qu'elles étaient plus près du point où la vrille touchait le support.

Voyons quel changement l'excitation avait pu produire dans les deux parties restées droites, de part et d'autre de la partie courbée. Le résultat de ce changement avait été le pouvoir de s'enrouler en spires étroites après l'injection d'eau, par conséquent le pouvoir du parenchyme de s'étendre très fortement dans ces conditions, en un mot, d'après nos développements antérieurs, l'accroissement de la force de turgescence du parenchyme.

Or, les parties restées droites n'ayant éprouvé sous l'influence excitante aucune modification visible à l'extérieur, il est évident que cet accroissement de la force de turgescence ne peut pas provenir d'une diminution de la proportion d'eau, mais uniquement d'une augmentation de la quantité des matières osmotiques. L'action de l'irritation sur les deux parties restées droites, à côté de la partie courbée, consiste donc en ce que la quantité des matières osmotiques s'accroît dans le parenchyme, c'est-à-dire en ce qu'il se produit une nouvelle quantité de ces matières.

Il est clair que l'irritation exerce aussi la même influence sur la partie qui est directement en contact avec le support. En outre, le résultat de l'injection nous apprend que l'effet de l'irritation devient moindre à une certaine distance du support et qu'enfin il disparaît entièrement. Nous pouvons donc énoncer la conclusion suivante :

*L'irritation détermine une production de matières osmotiques dans les cellules du parenchyme.*

*Cette production est d'autant plus abondante que les cellules sont moins éloignées du point touché.*

Il est évident que cette conclusion s'applique aussi aux autres cas.

II. *Le commencement de l'enroulement épïnastique.* Une autre vrille de *Sicyos* avait fait  $1\frac{1}{2}$  spires épïnastiques, lorsqu'elle fut

injectée. A la suite de cette opération, la partie déjà courbée s'enroula davantage, de manière à présenter, au bout de 7 minutes, 2 spires  $\frac{1}{2}$ .

Dans une vrille droite, l'injection d'eau n'occasionne pas de courbure.

Au commencement du mouvement épinastique, les cellules du parenchyme étaient donc devenues plus grandes dans la partie qui se courbait; en même temps, la force de turgescence avait augmenté. Il s'était donc formé, lors de ce mouvement, une certaine quantité de matières osmotiques, dont une partie, pour s'exprimer ainsi, avait déterminé la courbure en absorbant de l'eau, tandis qu'une autre partie, encore inactive, ne s'était manifestée comme force de turgescence active qu'à la suite de l'injection.

*La cause du commencement du mouvement épinastique consiste donc en une formation de matières osmotiques dans le parenchyme.*

III. *Cause des mouvements épinastiques.* Les vrilles droites ne se courbent pas quand on les injecte. Cela prouve que dans cette phase l'apport d'eau par les tissus de la vrille est assez grand pour rendre la force de turgescence tout entière active. Les vrilles qui se sont complètement enroulées et qui ont cessé de se mouvoir, ne changent pas non plus leur courbure lorsqu'elles sont injectées d'eau. Chez elles aussi, la force de turgescence est entièrement active. Dans ces deux états, les vrilles sont au repos en ce qui concerne les mouvements épinastiques. Pendant l'extension épinastique des jeunes vrilles et pendant l'enroulement des vrilles un peu plus vieilles, l'injection d'eau a toujours pour effet une accélération du mouvement. Une partie de la force de turgescence est donc alors inactive.

De là il suit directement, d'après les considérations développées plus haut, que, *durant les mouvements épinastiques, des matières osmotiques se forment incessamment dans le parenchyme*, que la quantité de ces matières augmente d'une façon continue. Car c'est ainsi seulement qu'une partie de ces matières peut toujours rester inactive; si la production s'en arrêtaît, toute la

force de turgescence ne tarderait pas à devenir active par l'apport normal d'eau.

Malgré cette production continue de matières osmotiques, la force de turgescence ne s'accroît pas nécessairement lors des incurvations épïnastiques. Cela devient évident, si l'on réfléchit que la concentration des matières osmotiques est continuellement affaiblie par l'eau incessamment absorbée.

IV. *Accroissement en longueur des vrilles.* Indépendamment des mouvements dont il vient d'être question, les vrilles, considérées dans leur ensemble, éprouvent aussi un accroissement en longueur, tant dans la phase de l'extension épïnastique, que plus tard, lorsqu'elles sont droites. Il est clair, toutefois, que cet accroissement doit dépendre en général des mêmes causes auxquelles sont dues les courbures des vrilles. Nous pouvons donc admettre qu'ici encore il y a dans le parenchyme une production continue de matières osmotiques, qui, par l'absorption d'eau, déterminent l'agrandissement du tissu et, par suite, l'accroissement de la vrille. Quant à savoir si la force de turgescence augmente ou diminue alors à la longue, c'est une question qui est provisoirement indifférente pour l'objet que nous avons en vue.

La conclusion générale de cette suite de raisonnements s'offre maintenant d'elle-même :

*La cause de l'accroissement, des mouvements épïnastiques et des mouvements d'irritation réside dans la production de matières osmotiques au sein du parenchyme.*

De là on déduit, tout naturellement aussi, que l'irritation ne fait pas autre chose qu'accélérer tout à coup la production de ces matières, laquelle procède avec lenteur dans la vrille non irritée. Cette accélération, d'après tous les faits communiqués dans le mémoire cité, est seulement de nature passagère, et elle est limitée aussi quant à l'étendue où elle s'exerce. Nous pouvons donc dire :

*Par l'irritation, l'acte de la production de matières osmotiques, qui est la cause de l'accroissement, éprouve une accélération temporaire et locale.*

Appliquons maintenant ce qui vient d'être trouvé pour les vrilles de *Sicyos* à l'accroissement et aux courbures auxotoniques d'autres organes végétaux. Il existe une très grande analogie entre tous ces phénomènes, si grande, qu'on ne voit aucune raison pour que la même explication ne convienne pas à tous.

Les courbures des organes végétaux en voie d'accroissement, qu'elles soient provoquées par des causes externes ou internes, ont pour cause immédiate une augmentation de la force de turgescence à l'un des côtés de l'organe. Cette augmentation de la force de turgescence ne peut naturellement se produire que par la formation d'une certaine quantité de matières osmotiques.

Dans les organes caulinaires jeunes et se développant rapidement, la grandeur de la force de turgescence, d'après mes observations, n'est soumise qu'à des variations légères<sup>1)</sup>. Il suit de là, puisque le volume des cellules augmente constamment durant l'accroissement, qu'une production continue de matières osmotiques doit avoir lieu, pour maintenir environ au même degré la force osmotique du suc cellulaire.

En cas de courbures géotropiques, héliotropiques et autres<sup>2)</sup>, s'opérant au cours de l'accroissement, il arrive donc, tout comme pour les mouvements des vrilles sous l'influence d'une excitation, qu'un processus, qui dans les circonstances ordinaires marche lentement et régulièrement, se trouve temporairement accéléré à l'un des côtés de l'organe végétal. En d'autres termes :

*Dans des organes végétaux multicellulaires en voie d'accroissement, la pesanteur et la lumière, de même que d'autres excitants, occasionnent des courbures en accélérant, à l'un des côtés de l'organe, la production de matières osmotiques qui détermine l'accroissement en longueur.*

Jusqu'ici j'ai considéré, d'une manière générale, comme osmotiques, les matières dissoutes qui se trouvent dans le suc cel-

<sup>1)</sup> *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*, 1877, p. 120.

<sup>2)</sup> La description des expériences, desquelles je déduis cette conclusion, se trouve dans *Verstagen en Meded. der K. Akad. v. Wet.*, Afd. Natuurk. 2<sup>e</sup> sér. t. XV, 1880, p. 91—110.

lulaire, sans m'appesantir sur la nature de ces matières, et sans demander si quelques-unes d'entre elles ne joueraient pas dans ce phénomène un rôle plus important que les autres. Vu l'importance capitale que, d'après les raisonnements exposés, ces matières paraissent posséder pour la théorie mécanique de l'accroissement, il convient de chercher aussi à résoudre la question qui vient d'être posée.

Mes recherches sur les causes des mouvements des vrilles du *Sicyos* me permettent d'aller, dans cette direction, un peu plus loin que je n'avais pu le faire antérieurement.

L'observation, que les solutions de certains sels inorganiques peuvent enlever l'eau aux cellules vivantes avec beaucoup plus de force que des solutions de sucre du même degré de concentration, et d'autres faits corrélatifs, m'avaient fait adopter autrefois l'opinion que ce sont surtout de pareils sels, ou d'autres substances se rapprochant d'eux sous le rapport en question, qui jouent le principal rôle dans la turgescence <sup>1)</sup>. Le sucre, l'albumine, la gomme et les matières analogues ne pouvaient y avoir, en effet, qu'une part subordonnée.

Dans le suc des cellules du parenchyme d'organes végétaux en voie d'accroissement, outre le sucre et les sels inorganiques, on trouve généralement aussi des sels d'acides végétaux, et ceux-ci partagent, avec les sels inorganiques en question, précisément la propriété dont il s'agit, à savoir, la très grande attraction pour l'eau. Il est facile de s'assurer de l'existence d'un acide libre ou de sels acides dans le parenchyme des vrilles de *Sicyos*; on n'a pour cela qu'à en diviser des fragments suivant leur longueur, à étancher le liquide, sans acidité appréciable, qui s'écoule des faisceaux vasculaires, et à les presser ensuite sur du papier bleu de tournesol. Les cellules du parenchyme sont alors écrasées, et l'objet laisse une empreinte rouge sur le papier. En dehors des différentes espèces de sucres, des sels inorganiques et des acides et sels organiques, il n'y a pas d'autres matières dissoutes qui soient assez communes dans les

<sup>1)</sup> *Arch. néerl.*, t. VI (1871), p. 117, et *Zellstreckung* (1877), p. 34.

cellules parenchymateuses des organes végétaux en voie d'accroissement, pour qu'il y ait lieu d'en tenir compte ici.

Fixons maintenant notre attention sur les mouvements rapides que les vrilles de *Sicyos* exécutent lorsqu'elles ont été irritées, et sur l'accélération très considérable que ces mouvements éprouvent après que les vrilles ont été injectées d'eau. Quelles sont les matières qui, dans un si court espace de temps, peuvent être produites en quantité suffisante pour expliquer ce phénomène? Naturellement, ce n'est pas le sucre. Ce ne sont pas non plus les sels inorganiques, qui ne se diffusent que très lentement de l'extérieur à l'intérieur des cellules. Il ne reste donc que les acides végétaux <sup>1)</sup>, et une production soudaine de ceux-ci dans des cellules vivantes n'est, à aucun point de vue, être regardée comme invraisemblable. Il est donc permis d'émettre, avec un certain degré de probabilité, la présomption que les matières osmotiques, qui à la suite d'une irritation se forment dans le parenchyme des vrilles de *Sicyos*, sont des acides végétaux.

Or, d'après ce que nous avons vu ci-dessus, l'action des irritations consiste simplement dans l'accélération temporaire d'un processus qui ordinairement marche avec lenteur et qui fournit les forces indispensables à l'accroissement; la présomption émise conduit donc nécessairement à cette autre: que les matières osmotiques, dont la production continuelle dans les cellules détermine l'accroissement des vrilles, consistent aussi, essentiellement sinon exclusivement, en acides végétaux.

Il est évident que ces raisonnements peuvent être appliqués avec tout autant de droit aux courbures géotropiques et héliotropiques, et même aux phénomènes d'accroissement en général. Et si, dans les organes en voie d'accroissement, la turgescence dépend des acides; ceux-ci joueront bien encore, tant qu'ils existent, le même rôle dans les parties parvenues à l'état adulte.

*Ces considérations nous autorisent, je crois, à présumer que parmi les matières osmotiquement actives, qui occasionnent la tur-*

<sup>1)</sup> Pour éviter des répétitions, je comprends sous le nom d'acides végétaux tant les sels organiques acides que les acides organiques libres.

*gescence dans les cellules des plantes, les acides végétaux jouent le rôle principal, et que l'accélération unilatérale de l'accroissement, déterminée par des causes extérieures, repose sur l'accélération du phénomène de la production de ces acides végétaux*<sup>1</sup>).

J'avoue que j'attache de l'importance à cette présomption, non-seulement pour les raisons déjà dites, mais aussi parce qu'elle jette du jour sur la signification de l'existence si générale des acides organiques dans les plantes, signification dont, à part une hypothèse ancienne et déjà complètement réfutée, on n'avait jusqu'ici pas la moindre idée.

Aussitôt que cela me sera possible, je contrôlerai par des expériences l'exactitude de mon hypothèse, et je tâcherai d'obtenir la certitude expérimentale au sujet du rôle des acides organiques en général.

Pour terminer, je parlerai encore de quelques phénomènes qui ont été observés lors des incurvations d'organes pluricellulaires en voie d'accroissement, et dont on a vainement cherché jusqu'ici une explication satisfaisante. Pour plusieurs d'entre eux, cette explication se présente maintenant d'elle-même; pour d'autres, on peut au moins indiquer la voie qui y conduira.

1. *Continuation des incurvations auxotoniques après que l'irritation a cessé.*

M. Sachs a mis de jeunes branches pendant peu de temps dans une situation horizontale, puis, après qu'elles avaient commencé à se courber géotropiquement vers le haut, il les a placées ou bien verticalement, ou bien de façon que le plan de courbure fût horizontal. Dans les deux cas, la direction de la branche était changée relativement à la pesanteur, mais l'incurvation géotropique n'en continua pas moins encore quelque temps dans le plan de courbure primitif<sup>2</sup>). J'ai observé un

<sup>1</sup>) Voir ma communication préliminaire: *Ueber die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen*, dans *Bot. Zeit.*, 1879, n° 52.

<sup>2</sup>) *Flora*, 1873, p. 325.

phénomène analogue chez les vrilles: lorsqu'elles ont commencé à se contourner autour d'un support, et qu'alors on enlève celui-ci, le mouvement persiste encore quelque temps <sup>1)</sup>).

L'explication de ces faits empiriques est très simple. La pesanteur et l'irritation accélèrent la production des matières osmotiques dans les cellules parenchymateuses du côté qui devient convexe; par suite, ces cellules attirent de l'eau et s'agrandissent. Mais l'afflux de l'eau se fait avec lenteur, de sorte que durant un certain temps, comme le prouvent aussi mes expériences d'injection, la force d'attraction pour l'eau n'est pas saturée. Aussi, en supposant même que la production des matières en question s'arrête dès qu'on a retourné les branches géotropiques ou enlevé le support des vrilles, les cellules n'en continueront pas moins, pendant quelque temps encore, à absorber de l'eau et à s'agrandir. La courbure fera donc nécessairement encore quelques progrès, après que le stimulant aura cessé d'agir.

## 2. Courbure sans absorption d'eau.

Il a été observé par M. Sachs que des parties de tiges en voie d'accroissement, détachées des parties adultes et débarrassées de tous les appendices, placées horizontalement dans un espace humide, et fixées de telle sorte qu'elles ne pouvaient absorber de l'eau, se redressaient pourtant par une courbure géotropique <sup>2)</sup>). Le côté inférieur devenait plus long, le côté supérieur devenait ordinairement plus court. De même, j'ai trouvé que des segments de vrilles de *Sicyos*, après qu'on a étanché le suc qui s'écoule des faisceaux vasculaires, peuvent se courber sous l'influence d'une irritation, sans absorber de l'eau.

Voici comment ce fait s'explique. Primitivement, les forces de turgescence des cellules sont en équilibre les unes avec les autres tout autour de la branche ou de la vrille; aucune cellule

<sup>1)</sup> *Arbeiten des Bot. Inst. in Würzb.*, III, 1873, p. 307.

<sup>2)</sup> *Flora*, 1873, p. 329.

n'enlève de l'eau à une autre. Mais l'irritation ou la pesanteur venant accroître subitement la force de turgescence à l'un des côtés, l'équilibre se trouve rompu, et les cellules stimulées peuvent alors soustraire de l'eau aux autres cellules. Les premières s'agrandissent, les secondes deviennent plus petites, et l'organe doit par conséquent se courber.

### 3. *Raccourcissement du côté concave.*

M. Sachs a fait voir que les nœuds des Graminées, lorsqu'ils éprouvent une courbure géotropique, se raccourcissent fréquemment au côté qui devient concave, et parfois assez fortement pour que ce côté présente des plis profonds <sup>1)</sup>. Chez les vrilles qui s'enroulent autour de supports ou épinastiquement, j'ai trouvé que le côté concave tantôt augmente en longueur, tantôt ne change pas, tantôt enfin devient plus court. Ce dernier effet se montre surtout quand la vitesse d'accroissement totale est très faible au temps où la vrille se courbe <sup>2)</sup>.

Dans les deux cas, le raccourcissement du côté concave doit être attribué en partie à une perte d'eau, en partie à une compression mécanique. La première circonstance est une suite naturelle de l'excitation, qui rompt l'équilibre original entre les forces de turgescence des cellules. L'accroissement de la force de turgescence dans les cellules d'un des côtés fait que ces cellules soustraient de l'eau aux autres; de là, pour ces dernières, diminution de volume et contraction des parois cellulaires élastiques et tendues <sup>3)</sup>.

Quant à savoir s'il s'opérera une compression mécanique du côté concave, cela dépend naturellement de la place relative occupée par les tissus qui se dilatent et par ceux qui sont distendus passivement, ainsi que de la grandeur des forces déve-

<sup>1)</sup> *Arb. d. Bot. Instit. in Würzb.*, II, 1872, p. 204.

<sup>2)</sup> *Ibid.*, Heft III, 1873, p. 304.

<sup>3)</sup> Voir Sachs, *Lehrbuch d. Botanik*, 4<sup>e</sup> édit., p. 841, 842.

loppées; à cet égard, toutefois, les recherches nécessaires font encore défaut.

Le raccourcissement du côté concave n'est qu'un cas particulier du fait général que, dans les courbures auxotoniques, le côté concave croît toujours plus lentement qu'il n'aurait crû si l'organe était resté droit. Pour les vrilles, les tiges, et aussi pour les racines <sup>1)</sup>, cette règle, en tant que l'expérience a décidé, ne souffre pas d'exception. Il est clair que la même explication est ici de mise, et que la cause du raccourcissement doit être cherchée dans une perte d'eau, occasionnée par l'accroissement de la force de turgescence dans les cellules du côté qui devient convexe. Pour ce qui regarde la question de savoir si la vitesse d'accroissement totale sera autre dans des organes qui se courbent que dans des organes restant droits, la réponse dépend en partie de l'apport d'eau, et en partie de la résistance des tissus distendus passivement.

4. *Les courbures des vrilles sont indépendantes de l'épaisseur du support.*

La plupart des vrilles peuvent se courber autour des supports les plus minces, et forment alors des spires extrêmement étroites. Quand elles s'enroulent autour de supports plus épais, elles ne s'appliquent pas simplement sur eux, mais cherchent à se courber encore plus fortement. Si le support est une feuille, ou un cylindre de papier, il est de fait comprimé par la vrille. Offre-t-il plus de résistance, on voit assez souvent, surtout quand il est très épais, la vrille se courber latéralement et former ainsi une ligne en zigzag. En un mot, la différence d'accroissement entre le côté supérieur et le côté inférieur ne dépend nullement de l'épaisseur du support, mais de causes internes. Cela était du reste facile à prévoir, d'après ce que nous savons maintenant de l'action du stimulant. Le degré de la cour-

<sup>1)</sup> Sachs, *Arbeiten d. Bot. Inst. in Würzb.*, III, p. 471.

bure peut dépendre de la durée du contact avec le support, mais non de sa forme; le contact d'un point donné de la surface de la vrille avec le support est indépendant de l'épaisseur du support, et c'est uniquement ce contact qui détermine la mesure dans laquelle l'accroissement est accéléré.

### *Courbure potentielle.*

Quand des organes caulinaires en voie d'accroissement ont été placés horizontalement et maintenus de telle sorte qu'il leur soit absolument impossible de se courber, si alors, au bout de quelques heures, on leur rend la liberté, ils se courbent tout d'un coup très fortement, le côté inférieur devenant convexe. Pour obtenir ce résultat, on peut, par exemple, les fixer sur une plaque de liège, avec des épingles courbées. Si une vrille droite de *Sicyos* est appliquée par son côté inférieur sur une plaque de verre, puis recouverte d'une autre plaque semblable, elle se courbe brusquement et très fortement quand, au bout de quelque temps, on enlève les plaques.

Dans ces deux cas, le pouvoir de se courber a donc été acquis par les parties végétales dans des conditions où elles ne pouvaient exécuter la courbure elle-même. La chose est du reste toute naturelle. Dans les cellules du côté qui plus tard devient convexe, la force de turgescence a été accrue par l'action stimulatrice (pesanteur, contact avec un corps solide), les cellules ont peu à peu absorbé de l'eau, et, comme elles ne pouvaient s'étendre en longueur, elles ont dilaté et tendu leurs parois dans d'autres directions. L'obstacle disparaissant, elles prendront instantanément la forme qui s'accorde avec l'extensibilité et l'élasticité des parois cellulaires. Ce fait montre en même temps quelle faible extensibilité et quelle grande élasticité les parois des cellules parenchymateuses d'organes en voie d'accroissement doivent posséder dans le sens transversal, pour

<sup>2)</sup> *Arbeiten in Würzb.*, III, p. 309.

empêcher une compression par les tissus distendus passivement.

Si des segments de chaumes de Graminées, pourvus d'un jeune nœud en leur milieu, sont liés horizontalement de façon qu'aucune flexion ne soit possible, et qu'on les détache après quelque temps, le nœud contracte immédiatement une légère courbure. Lorsque l'expérience dure plus longtemps, la gaine de la feuille se plisse dans le nœud au côté inférieur; cet effet se produit quelquefois avec tant de force, que le nœud éclate. Nous voyons donc, ici encore, que l'allongement et la courbure sont le résultat de tensions, qui, dans les circonstances défavorables données, peuvent atteindre une valeur considérable.

#### 6. *Rétrogradation après une excitation temporaire.*

MM. Asa Gray et Darwin <sup>1)</sup> ont décrit le fait que des vrilles, après avoir exécuté une courbure à la suite de l'une ou l'autre excitation, peuvent de nouveau s'étendre complètement lorsque le stimulant a cessé d'agir. Le mouvement rétrograde est toujours lent, même chez les vrilles de *Sicyos*, qui, après avoir été frottées au côté inférieur, se sont très fortement courbées en peu de minutes. Ce fait trouve probablement son explication dans la circonstance que, à la production rapide de matières osmotiques, succède une période où ce processus s'opère plus lentement que d'ordinaire. Les choses se passent comme si les matériaux nécessaires à cette production avaient été temporairement épuisés en majeure partie, et que l'apport de nouveaux matériaux ne se fit qu'avec lenteur. Dans mes expériences d'injection, j'ai rencontré plus d'une fois une pareille période de ralentissement. Pendant que, au côté supérieur de la vrille, l'accroissement du parenchyme se trouve ainsi dans une phase de ralentissement, il suit sa marche normale au côté inférieur; le résultat doit être qu'au bout de quelque temps les deux côtés seront redevenus également longs.

---

<sup>1)</sup> *Climbing plants*, p. 130.

Je reconnais que cette explication est encore loin de résoudre toutes les difficultés, mais, pour cela, une étude plus exacte du phénomène de rétrogradation sera nécessaire. Peut-être une semblable étude fournira-t-elle des preuves directes de l'existence supposée d'une période de ralentissement, et deviendra-t-elle ainsi le point de départ d'importantes recherches sur la mécanique des courbures auxotoniques.

### 7. Courbure d'organes fendus.

M. Sachs a montré que lorsque des extrémités de racines, fendues suivant l'axe, sont placées dans une position telle que la face de section soit horizontale, les deux parties se courbent géotropiquement vers le bas, et que le côté supérieur s'accroît alors plus rapidement que le côté inférieur <sup>1)</sup>. Comme la force de turgescence a augmenté dans le côté supérieur par l'action de la pesanteur, cette différence de vitesse d'accroissement est très naturelle.

La courbure géotropique du côté inférieur nous apprend que l'action stimulatrice n'est pas bornée à la moitié supérieure, mais s'étend jusqu'au-dessous du plan médian. Le même résultat est fourni par les tiges et les entre-nœuds des Graminées, dont chacune des deux moitiés peut se courber géotropiquement <sup>2)</sup>. Si l'on fend longitudinalement en quatre parties égales des entre-nœuds de Graminées, et qu'on place ces parties horizontalement, de telle sorte que l'une se trouve en haut, une autre en bas, et deux latéralement, elles se courbent toutes géotropiquement vers le haut. M. Sachs a coupé, dans des tiges en voie d'accroissement, des lamelles médianes, composées de la moelle au milieu et de tissu cortical et d'épiderme aux deux côtés. Lorsqu'une pareille lamelle était placée horizontalement sur le côté étroit, c'est-à-dire de manière que les faces de section fussent verticales, elle se courbait géotropiquement vers le haut; quand

<sup>1)</sup> *Arb. Würzb.*, Heft III, p. 471.

<sup>2)</sup> Sachs, *Lehrb. d. Bot.*, 4<sup>e</sup> éd., p. 822.

on la posait horizontalement sur le côté large, elle n'éprouvait le plus souvent aucune action de la pesanteur. Des prismes de moelle isolés ne sont pas géotropiques.

Ces observations, quelque intérêt qu'elles présentent, ne sont pas encore assez complètes pour permettre une explication satisfaisante. Mais elles fraient le chemin par lequel on pourra parvenir, en premier lieu, à la connaissance de la distribution de l'action stimulatrice sur la section transversale.

Dans la description de mes expériences sur les vrilles, j'ai, pour plus de simplicité, toujours considéré le parenchyme dans son ensemble, comme le lieu où se développaient les forces de turgescence qui occasionnent les mouvements. Je n'ai pas touché à la question de savoir si dans toutes les cellules la force de turgescence augmentait également, ou s'il existait une différenciation sous ce rapport; la seconde hypothèse n'est pas invraisemblable, mais mes expériences n'apprennent rien à cet égard, et, pour les conclusions que j'en ai tirées, il n'était pas nécessaire que la question fût résolue. En traitant des autres mouvements, j'ai toujours parlé d'un accroissement de la force de turgescence au côté qui devenait convexe. Je regarde cette expression comme permise à titre de simplification, quoique l'action des stimulants se fasse sentir aussi bien au-dessus qu'au-dessous du plan médian. Quant à savoir jusqu'où cette action se fait sentir, c'est un point qui naturellement ne peut être décidé que par l'étude de parties isolées.

En second lieu, les expériences de M. Sachs peuvent conduire à la solution d'un problème beaucoup plus important. D'après ce que nous ont appris mes recherches, les actions stimulatrices augmentent la force de turgescence dans des groupes déterminés de cellules. Il ne peut en résulter une courbure que si ces cellules sont liées à d'autres, qui tendent moins fortement à se dilater. Or, imaginons qu'il soit possible d'isoler l'un de l'autre tous les tissus d'espèces différentes, et de les étudier dans cet état au point de vue de leur accroissement. La pesanteur agirait-elle alors encore comme stimulant sur le parenchyme, ou bien

faut-il, pour cela, que le parenchyme soit uni à d'autres tissus? En d'autres termes: L'action stimulatrice de la pesanteur s'exerce-t-elle sur chaque cellule particulière, ou bien exige-t-elle la superposition de plusieurs cellules, et peut-être de cellules différentes? Comment, dans la seconde alternative, l'action du stimulant dépend-elle de la nature de la superposition?

Si l'on réussissait à trouver une réponse expérimentale à ces questions, on arriverait peut-être à jeter du jour sur la différence entre les organes positivement et négativement géotropiques.

*Différence entre les courbures des organes unicellulaires et les courbures auxotoniques des organes multicellulaires.*

Dans les *Vaucheria*, les *Mucor*, les poils radicaux des *Marchantia* et autres organes unicellulaires, la cause des mouvements géotropiques et héliotropiques, comme l'a parfaitement démontré M. Sachs <sup>1)</sup>, ne peut pas reposer sur un changement de la turgescence; elle doit dépendre d'une variation de l'accroissement de la paroi cellulaire. Dans les mouvements des organes en voie d'accroissement des plantes supérieures, notamment des plantes vasculaires, la différenciation en tissus tendus les uns activement, les autres passivement, apparaît comme un facteur important. Parmi les derniers, le collenchyme et le xylème des faisceaux vasculaires jouent surtout un grand rôle; tous les deux se distinguent par la très faible énergie de leurs actes vitaux. Pour vaincre la résistance de ces parties, lors des courbures auxotoniques, il faut une force très considérable, et cette force est fournie par l'augmentation de la force de turgescence du tissu parenchymateux.

Dans les courbures auxotoniques d'organes multicellulaires, les stimulants agissent directement sur la production de matières osmotiques dans des cellules déterminées; de ce premier effet se déduisent ensuite, conformément à la théorie de M. Sachs, tous les autres phénomènes.

<sup>1)</sup> *Lehrbuch d. Botanik*, 4<sup>e</sup> éd., p. 813.