

TABLE DES MATIÈRES

BOTANIQUE GÉNÉRALE. BOTANIQUE SPÉCIALE.	Pages 1
---	------------

PREMIÈRE PARTIE BOTANIQUE GÉNÉRALE

INTRODUCTION

Morphologie et Physiologie, p. 5. — Indépendance de la Morphologie et de la Physiologie, p. 5.

I. Notions générales de Morphologie et de Physiologie	4
§ 1. Forme extérieure et travail externe	4
Forme simple. Forme ramifiée : membres, 4. — Forme homogène. Forme différenciée, 5. — Divers degrés de différenciation, 5. — Grandes divisions du règne végétal, 5. — Phanérogames, Cryptogames vasculaires, Muscinées, Thallophytes, 6. — Divisions principales des Phanérogames : Dicotylédones, Monocotylédones, Gymnospermes, 7. — Origine de la forme. Héritéité, 8. — Travail confondu, travail divisé, 8. — Critérium externe de perfection, 8.	
§ 2. Forme intérieure ou structure et travail interne.	9
Structure simple. Structure divisée : cellules, 9. — Alternance de ces deux modes de structure, 10. — Structure de la cellule, 11. — Suc cellulaire, 12. — Mouvement du protoplasma, 15. — Le protoplasma est le corps vivant de la cellule, 15. — Structure homogène, structure différenciée, 16. — Divers degrés de différenciation, 16. — Travail confondu, travail divisé, 18. — Critérium interne de perfection, 18. — Indépendance et valeur relative des deux critères, 19.	
II. Plan d'exposition de la Botanique générale.	16

LIVRE PREMIER

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE EXTERNES

CHAPITRE PREMIER

LE CORPS DE LA PLANTE

SECTION I. — Morphologie générale du corps.	21
§ 1. Croissance.	22
Accroissement, vitesse de croissance, 22. — Diverses directions de croissance, 25. — Croissance terminale et intercalaire. Croissance indéfinie et définie, 24. — Age relatif des parties, 24. — Symétrie de croissance, 25. — Inégalité de croissance. Nutation. Torsion, 25. — Nutation révolutive. Nutation dans un plan : hyponastie, épinnastie, 26. — Mesure de l'accroissement dans des conditions extérieures constantes, 30. — Périodicité de la croissance partielle, 30. — Périodicité de l'intensité de croissance partielle, 31. — Périodicité de la croissance totale, 32. — Périodicité de l'intensité de croissance totale, 35.	

44742
2/1/5

§ 2. Ramification	34
Divers degrés de ramification, 54. — Divers modes de ramification, 54. — Age relatif des membres de même ordre, 55. — Ramification multiple, 56. — Ramification normale, ramification adventive, 56. — Ramification exogène, ramification endogène, 57.	
§ 5. Développements divers de la ramification normale.	59
Développements divers de la ramification terminale, 57. — Développements divers de la ramification latérale, 58. — Coexistence de ces divers développements dans le corps ramifié de la même plante, 40. — Transformation artificielle de ces divers développements l'un dans l'autre, 41.	
§ 4. Disposition des membres	41
Distance longitudinale des membres : entre-nœud, 42. — Distance transversale des membres : divergence, 45. — Divergence dans la disposition isolée, 45. — Divergence constante, 44. — Valeurs particulières de la divergence, 44. — Séries entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$, 44. — Séries entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{4}$, 46. — Séries entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{5}$, 46. — Variations de la divergence constante dans les diverses régions d'un corps ramifié, 46. — Divergence périodiquement variable, 47. — Divergence dans la disposition verticillée, 47. — Vraies et fausses superpositions, 48. — La disposition verticillée est soumise aux mêmes règles que la disposition isolée, 49. — Divergence de passage, 49. — Homodromie, antidromie, 49. — Divergence dans la ramification terminale, 50. — Mode de représentation de la disposition des membres, 50. — Projection verticale de la disposition sur un cylindre développé, 50. — Projection horizontale de la disposition. Diagramme, 51. — Construction spiralee, 52. — Spirales secondaires, 55. — Inclinaison des membres, 54. — Inclinaison dans la ramification terminale, 54. — Inclinaison dans la ramification latérale, 55. — Causes morphologiques qui déterminent la disposition des membres, 55. — Influence de la conformation définitive du tronc, 55. — Influence du mode de croissance au sommet, 56. — Influence des membres déjà formés sur ceux qui se forment, 56. — Causes qui altèrent les rapports primitifs de position et en déterminent de nouveaux, 57. — Les mêmes causes peuvent produire des dispositions différentes, et des causes différentes amener la même disposition, 57.	
§ 5. Accidents de la surface.	58
Nature diverse des accidents de la surface, 58. — Poils, 59. — Émergences, 59. — Émergences pilifères, 59. — Cryptes, 60. — Cryptes pilifères, 60. — Stomates, 60. — Émergences et cryptes stomatifères, 60. — Revêtement cireux, 61. — Revêtement gras, 62.	
§ 6. Altération de la formation d'un corps ramifié par soudure, concrescence et avortement.	65
Distinction entre soudure et concrescence, 65. — Soudure, 65. — Concrescence, 64. — Soudure et concrescence réunies, 65. — Insertion vraie, insertion apparente, 65. — Avortement, 65.	
§ 7. Formation d'un corps par soudure de plusieurs corps. Association	66
Corps complexe issu de l'union de corps de même espèce. Association homogène, 67. — Corps complexe issu de l'union de corps d'espèce différente. Association hétérogène, 68. — Associations hétérogènes à bénéfice réciproque. Consortium, 68. — Associations hétérogènes à bénéfice unilatéral. Parasitisme, 69. — Associations par proximité, 70.	
§ 8. Formation d'un corps par séparation de parties d'un corps primitif. Dissociation.	70
Dissociation du corps en cellules, 71. — Dissociation d'une cellule en fragments, 71. — Dissociation d'un corps massif en fragments également massifs. Marcotte, bouture, 71. — Dissociation et réassociation alternatives. Greffe, 72.	
§ 9. Origine et fin du corps.	72
Origine du corps, 75. — Origine simple, 75. — Origine binaire : œuf, sexualité, 75. — Distinction entre la plante et l'individu, 75. — Fin du corps, 75. — Plantes monocarpiques et polycarpiques, 74.	
SECTION II. — Physiologie générale du corps.	75
ARTICLE I. Conditions d'exercice de la vie.	75
Il faut que la plante soit donnée, 76. — Il faut que la plante soit donnée à un certain état, 76. — Les autres conditions sont des conditions de milieu, 76. — Les conditions de milieu se réduisent à deux : la radiation et l'aliment, 77.	
10. De la radiation.	77
Analyse de la radiation solaire. Spectre, 78. — La radiation doit être considérée en elle-même, indépendamment de ses propriétés subjectives, 81. — Radiation des sources terrestres, 85. — Méthode pour faire agir sur la plante des radiations de	

réfrangibilité déterminée, 84. — Méthode pour faire agir sur la plante des radiations d'intensité constante et déterminée, 86. — Détermination de la réfrangibilité des radiations nécessaires à la vie, 87. — Détermination de l'intensité des radiations actives nécessaires à la vie, 87. — Répartition de la radiation, 89.

- § 11. De l'aliment. 89
- Définition de l'aliment et marche à suivre dans son étude, 90. — Recherche de la nature des éléments nutritifs, 90. — Méthode analytique, 90. — Résultats de la méthode analytique, 92. — Méthode synthétique, 95. — Choix de la plante, 94. — Exemple d'application de la méthode synthétique. Culture d'une moisissure commune, 95. — Application de la méthode synthétique aux plantes vertes, 98. — Éléments constitutifs de l'aliment complet, 99. — Divers modes de répartition de l'aliment, 99. — Répartition externe, 100. — Répartition interne, 100. — Répartition mixte, 100. — Changements amenés dans le mode de répartition de l'aliment par l'âge de la plante, 101. — Forme assimilable des divers éléments de l'aliment complet, 102. — Forme assimilable des éléments externes, 102. — Forme assimilable des éléments du milieu interne, 105. — Quantité utile des divers composés assimilables qui composent l'aliment, 104. — Action des anesthésiques et des poisons, 105. — Résumé, 106.
- ARTICLE II. — Ce que la plante reçoit du milieu extérieur 107
- Analyse du milieu extérieur, 106.
- § 12. Action de la pesanteur. 107
- Divers modes d'action de la pesanteur, 107. — Action de la pesanteur sur la croissance. Géotropisme, 108. — Expériences de rotation, 108. — Comment on soustrait la plante à toute force dirigeante de ce genre, 109. — La flexion géotropique n'a lieu que dans la région en voie de croissance et son maximum coïncide avec le maximum de croissance, 109. — Le géotropisme est provoqué par la croissance inégale de la face supérieure et de la face inférieure du corps, supposé horizontal, 110. — L'action de la pesanteur sur la croissance est progressive et douée d'effet ultérieur. Induction géomécanique, 111. — Travail accompli par la pesanteur sur la croissance, 111. — Rôle du géotropisme, 112. — Action de la pesanteur sur le mouvement des corps mobiles. Géotactisme, 112. — Action indirecte de la pesanteur, 113. — Équilibre de disposition des membres sur le tronc qui les porte, 113.
- § 15. Action de la radiation. 114
- Divers effets de la radiation, 114. — Influence de la réfrangibilité, 114. — Mécanisme de l'absorption, 115. — Influence de l'intensité, 115. — Influence de l'intensité thermique sur la croissance, 115. — Influence d'un échauffement inéquilatéral sur la croissance. Thermotropisme, 116. — L'effet mécanique de la radiation est double, 117. — Effet d'une radiation équilatérale, 117. — Son action est retardatrice, 117. — Influence de la réfrangibilité sur l'action retardatrice, 118. — Influence de l'intensité sur l'action retardatrice, 118. — Influence de la nature de la plante ou de la partie de plante considérée, 119. — Utilité pour la plante de l'action retardatrice de la radiation équilatérale, 119. — Effet d'une radiation inéquilatérale. Héliotropisme, 120. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'héliotropisme, 121. — Influence de l'intensité de la radiation sur l'héliotropisme, 124. — Emploi des plantes comme photomètres différentiels, 125. — Influence de la nature spécifique de la plante sur l'héliotropisme, 125. — Utilité de l'héliotropisme pour la plante, 126. — Comment on soustrait la plante à l'action fléchissante de la radiation inéquilatérale, 126. — L'action de la radiation sur la croissance, et notamment l'héliotropisme, est un phénomène progressif. Induction photomécanique, 127. — Héliotropisme induit par une irradiation intermittente, 128. — Action simultanée de la pesanteur et de la radiation sur la croissance. Combinaison du géotropisme et de l'héliotropisme, 128. — Comment on soustrait une plante à la fois à l'action fléchissante de la pesanteur et à celle de la radiation. Clinostat, 129. — Induction successive, géotropique et héliotropique, 130. — Effets de la radiation unilatérale sur les corps libres et mobiles, 131. — Action de la radiation unilatérale sur la distribution du protoplasma dans les cellules développées des corps fixes. Phototactisme, 135. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur les mouvements phototactiques, 134. — Influence de l'intensité des radiations actives sur les mouvements phototactiques, 134. — Influence exercée sur le phototactisme par la nature spécifique de la plante, ainsi que par la nature et l'âge de la partie de son corps que l'on considère, 136. — Utilité du phototactisme pour la plante, 136. — L'effet chimique de la radiation est double, 138. — La radiation est nécessaire à la production de la chlorophylle, 138. — Influence de la réfrangibilité des rayons sur la production de la chlorophylle, 138. — Influence de l'intensité de la radiation sur la production de la chlorophylle, 140. — Influence de la température sur la production de la chlorophylle, 141. — Influence de la nature de la plante sur la production de la chlorophylle, 141. — La production de la chlorophylle est un phénomène d'induction, 142. — Production de la chlorophylle dans une radiation intermittente, 142. — Absorption des radiations par la chlorophylle, 143. — Spectre

	de la dissolution, 145. — Spectre des feuilles vivantes, 146. — Travail accompli par les radiations absorbées. Décomposition de l'acide carbonique, 147. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur la décomposition de l'acide carbonique, 147. — Influence de l'intensité des radiations actives sur la décomposition de l'acide carbonique, 150. — Influence de la température sur la décomposition de l'acide carbonique, 151. — Influence de la nature de la plante sur la décomposition de l'acide carbonique, 151. — La décomposition de l'acide carbonique n'est pas un phénomène d'induction, 151. — Hypothèse de la décomposition simultanée de l'eau, 152.	
§ 14.	Action de l'électricité.	155
	Effet de l'électricité statique, 155. — Effet de l'électricité dynamique, 155.	
§ 15.	Action des gaz.	154
	Effet mécanique des gaz sur la plante, 154. — Condensation des gaz sur la plante, 154. — Mécanisme général de l'absorption. Osmose et diffusion, 155. — La consommation règle l'absorption, 155. — Gaz actifs, 156. — Action de l'oxygène, 156. — Généralité et nécessité de l'absorption de l'oxygène, 157. — Absorption de l'oxygène enlevé à des combinaisons faibles ou fortes, 157. — Exceptions apparentes. Résistance prolongée à l'asphyxie, 158. — Influence de la pression de l'oxygène dans le milieu extérieur sur l'absorption de ce gaz, 159. — Influence de la température sur l'absorption de l'oxygène, 160. — Comment l'absorption de l'oxygène varie avec la nature de la plante, avec son âge, avec la partie que l'on considère, 161. — Emploi de l'oxygène absorbé, 162. — Plantes qui ne peuvent vivre qu'en l'absence d'oxygène libre, 165. — Absorption de l'acide carbonique, 164. — Influence de la pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur sur l'absorption de ce gaz par la plante, 165. — Absorption de l'acide carbonique faiblement combiné, 166. — Variation de l'absorption de l'acide carbonique avec les conditions physiques extérieures, avec la nature et l'âge de la plante, 166. — Absorption de la vapeur d'eau, 167. — Effet inéquilatéral de la vapeur d'eau. Hydrotopisme, 167. — Absorption des autres gaz, 168. — Gaz inertes, 168. — Gaz et vapeurs toxiques, 169. — Utilité pour la plante de l'absorption des gaz, 169.	
§ 16.	Action des liquides et des substances dissoutes.	170
	Effet mécanique de l'eau sur la plante, 170. — Mécanisme général de l'absorption des liquides et des matières dissoutes. Diffusion et osmose, 170. — Conséquences de ce mécanisme, 175. — Lieu de l'absorption, 174. — Mécanisme de l'absorption dans un sol imbibé d'eau, 174. — Absorption des matières colorantes, 174. — Influence de la température sur l'absorption des liquides et des substances dissoutes, 175. — Influence des diverses substances dissoutes et de leur proportion sur l'absorption de l'eau, 175. — Influence de la nature de la plante, de son âge, et de la qualité du membre sur l'absorption. 176. — Liquides et substances solubles toxiques, 176. — Utilité pour la plante de l'absorption de l'eau et des substances dissoutes, 177.	
§ 17.	Action des solides.	177
	Influence de la pression et du frottement sur la croissance, 177. — Diminution de la croissance par la pression, 177. — Augmentation de la croissance par la pression, 168. — Influence du choc. Flexion d'ébranlement, 178.	
§ 18.	Action des êtres vivants sur la plante. Lutte pour l'existence.	180
	Action nuisible, 180. — Effet nuisible indirect, 180. — Effet nuisible direct, 181. — Action utile, 182. — Effet utile indirect, 182. — Effet utile direct, 182.	
ARTICLE III.	— Ce que la plante donne au milieu extérieur	185
§ 19.	Émission de radiations.	185
	Émission de chaleur, 185. — Méthode du thermomètre, 184. — Méthode du calorimètre, 184. — Origine de la chaleur émise, 185. — Émission de lumière, 185. — Émission d'électricité, 186.	
§ 20.	Émission de gaz.	187
	Émission d'acide carbonique, 187. — Généralité de ce phénomène, 187. — Influence de la température sur le dégagement de l'acide carbonique, 187. — Le dégagement d'acide carbonique est indépendant de l'absorption d'oxygène, 188. — Influence de la nature spécifique de la plante, de son âge, et de la qualité de l'organe sur le dégagement d'acide carbonique, 188. — Origine de l'acide carbonique dégagé, 189. — Émission d'oxygène, 189. — Rapport entre l'oxygène produit et l'acide carbonique disparu, 190. — Émission de vapeur d'eau. Transpiration, 191. — Preuves du fait et méthodes d'observations, 191. — Intensité du phénomène, 192. — Influence de la radiation sur la transpiration, 195. — Influence de la température sur la transpiration, 196. — Influence de l'état hygrométrique et de l'agitation de l'air, 196. — Variation avec la nature de la plante, avec l'âge et la qualité du membre considéré, 197. — Comparaison de la transpiration avec l'évaporation, 197. — Utilité de la transpiration pour la plante, 198. — Rapport entre la transpiration et l'absorption de l'eau, 198. — Émission d'hydrogène, 199. — Émission d'azote, 200. — Dégagement d'hydrogène sul-	

furé, 201. — Dégagement d'hydrogène protocarboné, 201. — Dégagement d'ammoniac, 201.

§ 21. Émission de liquides et de substances dissoutes. 292
 Émission de liquides, 202. — Émission de liquide par transpiration ralentie, 202. — Nectar, 205. — Pleurs, 204. — Émission de liquide indépendante de la transpiration, 204. — Rôle des liquides émis. Digestion, 205. — Plantes dites carnivores, 207. — Exosmose des substances solubles, 208. — Rôle de l'exosmose, 209. — Émission de solides, 210.

§ 22. Action de la plante sur les êtres vivants. Lutte pour l'existence. 210
 Action nuisible, 210. — Action utile, 211. — Réciprocité d'action, 211.

§ 25. Comparaison de la recette et de la dépense. 212
 Assimilation du carbone, 212. — Ce qu'on entend à tort par la respiration, 215. — Balance du carbone assimilé et du carbone éliminé par une plante verte, 215.

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DU CORPS

§ 1. Différenciation progressive de la forme du corps. 215
 Thallophytes. Thalle simple, thalle ramifié, 215. — Thalle non différencié, 216. — Différenciation progressive du thalle, 216. — Muscinées, 218. — Corps homogène, simple ou ramifié, 218. — Différenciation progressive du corps, 218. — Plantes vasculaires, 219. — Corps incomplètement différencié, 219.

§ 2. Division progressive du travail du corps. 220
 Isotropie et anisotropie, 220.

CHAPITRE III

LA RACINE

SECTION I. — **Morphologie de la racine.** 222

§ 1. Caractères généraux de la racine. 222
 Coiffe, 222. — Poils 224. — Couleur. Voile, 225. — État de la surface de la racine âgée, 226.

§ 2. Croissance de la racine. 226
 Allongement, 226. — Marche de l'allongement, 227. — Durée de l'allongement, 228. — Changement de forme produit par une modification de la croissance terminale, 229. — Épaississement, 229. — Concrescence des racines, 229. — Inégalité de croissance. Circummutation, 250.

§ 3. Ramification de la racine. 250
 Ramification latérale, 250. — Disposition des radicelles, 252. — Ramification terminale, 255.

§ 4. Origine de la racine. 255
 Lieu d'origine normale. Racines terminales, racines latérales, 225. — Lieu d'origine accidentelle. Racines adventives; opérations de culture basées sur leur production: marcottes, boutures, 255. — Mode de formation endogène ou exogène, 256. — Racines latentes, 256.

§ 5. Différenciation secondaire de la racine. 257
 Racines ordinaires, 257. — Racines-crampons, 257. — Racines-suçoirs, 257. — Racines-tubercules, 259. — Racines-floteurs, 240. — Plantes dépourvues de racines, 240.

SECTION II. — **Physiologie de la racine.** 241

§ 6. Fixation. Action de la pesanteur, de la radiation, de l'humidité et de la pression sur la croissance de la racine. 241
 Action de la pesanteur. Géotropisme de la racine, 241. — Influence de la radiation. Héliotropisme de la racine, 244. — Influence de la température. Thermotropisme de la racine, 245. — Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la racine, 246. — Influence de la pression. Courbures de contact, 247.

§ 7. Action de la racine sur les gaz du sol. 248
 Absorption des gaz par la racine, 248. — Dégagement de gaz par la racine, 248. — Conséquences pratiques, 249. — Assimilation du carbone par la racine, 249.

§ 8. Action de la racine sur les liquides et les substances dissoutes.	250
Absorption de l'eau et des matières dissoutes par la racine, 250. — Lieu de l'absorption. Poils absorbants, 250. — Mécanisme de l'absorption, 251. — Marche de l'absorption dans la région des poils, 252. — Applications à la culture, 252. — Y a-t-il émission de matières solubles par la racine, 254.	
§ 9. Action de la racine sur les solides.	255
Soudure des poils avec les particules solides, 255. — Action digestive de la racine, 256. Résumé des fonctions de la racine. Fonction principale, fonctions accessoires, 256.	

CHAPITRE IV

LA TIGE

SECTION I. — Morphologie de la tige.	258
§ 1. Caractères généraux de la tige.	258
Collet. Nœuds et entre-nœuds, 258. — Bourgeon terminal, 258. — État de la surface, 260. — Couleur et consistance, 261.	
§ 2. Croissance de la tige.	261
Allongement terminal, 261. — Allongement intercalaire, 261. — Marche de l'allongement intercalaire, 262. — Marche de l'allongement total, 265. — Intensité de croissance, 265. — Concrescence entre tiges, ou entre la tige et ses branches, 266. — Changement de forme par modification de la croissance terminale, 266. — Épaississement ultérieur de la tige, 266. — État de la surface de la tige âgée. Lenticelles; écorce crevassée, 267. — Inégalité de croissance de la tige et ses conséquences, 268. — Circummutation de la tige, 268. — Torsion de la tige, 269.	
§ 3. Ramification de la tige.	278
Ramification latérale de la tige. Bourgeons axillaires, 270. — Développement relatif des tiges secondaires par rapport à la tige primaire, 271. — Branches des divers ordres, 271. — Sympode. Fausse dichotomie, 271. — Relations de nombre et de position des bourgeons et des feuilles, 272. — Disposition des branches sur la tige, 275. — Ramification terminale de la tige. Dichotomie, 275. — Ramification latérale et terminale dans la même tige, 275. — Ordre de développement des branches, 274.	
§ 4. Origine de la tige.	274
Lieu d'origine normale de la tige, 274. — Lieu d'origine accidentelle de la tige. Bourgeons adventifs; tiges adventives, 275. — Opérations de culture fondées sur le développement des tiges adventives, 277. — Mode de formation de la tige : exogène et endogène, 277. — Définition de la tige par rapport à la racine, 278.	
§ 5. Différenciation secondaire de la tige.	279
Tiges ordinaires, 279. — Différenciation avec le changement de milieu, 279. — Différenciation dans chaque milieu en rapport avec des fonctions spéciales, 279. — Branches bilatérales, 279. — Rameaux courts, 280. — Rameaux foliacés, 280. — Rameaux vrilles, 280. — Rameaux-épines, 281. — Rameaux-tubercules, 281. — Rameaux reproducteurs, 282.	
§ 6. Divers modes de végétation de la tige.	285
Direction et situation diverses, 285. — Végétation des tiges dressées, 285. — Végétation des tiges volubiles, 284. — Végétation des tiges grimpantes, 287. — Vrilles adhésives, 289. — Végétation des tiges rampantes, 290. — Végétation des rhizomes, 291. — Végétation des tiges tuberculeuses, 292. — Durée de la tige, 295. — Dimension de la tige, 295.	
SECTION II. — Physiologie de la tige.	294
§ 7. Direction de la tige. Action de la pesanteur, de la radiation et de l'humidité sur sa croissance.	294
Influence de la pesanteur. Géotropisme de la tige, 294. — Influence de la radiation sur la tige, 297. — Retard de croissance, 297. — Héliotropisme positif de la tige, 298. — Héliotropisme négatif de la tige, 300. — Action de la lumière sur les tiges bilatérales, 301. — Influence de la température. Thermotropisme de la tige, 301. — Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la tige, 302. — Effet combiné de ces diverses causes, 302. — Pour un long espace de temps, l'allongement moyen de la tige, dans les circonstances naturelles, est plus grand le jour que la nuit, 305.	
§ 8. Action de la tige sur les gaz.	304
Absorption de gaz par la tige, 304. — Dégagement de gaz par la tige, 305. — Assimilation du carbone par la tige, 305.	

§ 9. Action de la tige sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides. 506
 Absorption des liquides et des matières dissoutes, 506. — Action de la tige sur les corps solides, 507. — Résumé des fonctions de la tige. Fonction principale, fonctions accessoires, 507.

CHAPITRE V

LA FEUILLE

SECTION I. — **Morphologie de la feuille** 508

§ 1. Caractères généraux de la feuille. 508
 Parties constitutives de la feuille, 508. — Simplification de la feuille par avortement; phylode, 509. — État de la surface de la feuille, 509. — Gaine, 510. — Pétiole, 510. — Limbe, 510. — Divers modes de nervation, 511. — Diverses manières d'être du parenchyme, 512. — Parenchyme discontinu, 515. — Couleur des feuilles, 515. — Durée, changement de coloration et chute des feuilles, 514.

§ 2. Ramification de la feuille. 514
 Ramification latérale du limbe, 515. — Ramification latérale du pétiole, 516. — Stipules, 517. — Stipelles, 519. — Divers types de ramification latérale de la feuille, 519. — Ramification terminale de la feuille, Dichotomie foliaire, 519.

§ 5. Origine et croissance de la feuille. 520
 Origine de la feuille, 520. — Croissance terminale de la feuille, 520. — Croissance intercalaire, 525. — Concrescence des feuilles entre elles, 525. — Concrescence de la feuille avec la tige qui la porte ou avec la branche née à son aisselle; déplacement, 525. — Concrescence simultanée des branches axillaires avec la tige et avec les feuilles, 524. Arrêt de croissance, avortement des feuilles, 525. — Inégalité de croissance des feuilles. Hyponastie et épïnastie. Circumnutation. Torsion, 525.

§ 4. Mouvements périodiques spontanés des feuilles développées. 526
 Nature de ces mouvements, 526. — Mécanisme des mouvements spontanés, 527.

§ 5. Disposition des feuilles sur la tige. 528
 Distance longitudinale des feuilles, 529. — Distance transversale des feuilles. Divergence, 529. — Variations de la disposition des feuilles dans la même plante, 531. — Modes de représentation de la disposition des feuilles, 552. — Causes qui déterminent la disposition des feuilles et utilité de cette disposition, 552. — Différences entre la disposition des feuilles et celle des branches, 555. — Préfoliation, 555.

§ 6. Différenciation secondaire des feuilles. 554
 Différenciation en rapport avec le changement de milieu, 554. — Différenciation dans le même milieu, 555. — Feuilles proprement dites, 555. — Feuilles protectrices. Écailles, 555. — Feuilles nourricières. Bulbes et bulbilles, 557. — Feuilles-épinés, 558. — Feuilles-vrilles, 558. — Feuilles à ascidies, 559. — Feuilles reproductrices, 540.

SECTION II. — **Physiologie de la feuille** 540

§ 7. Direction de la feuille. Action de la pesanteur et de la radiation sur sa croissance. 541
 Géotropisme de la feuille, 541. — Héliotropisme de la feuille, 542. — Effet combiné de l'épïnastie, du géotropisme et de l'héliotropisme. Direction résultante et fixe des feuilles, 544.

§ 8. Action motrice de la radiation sur les feuilles développées. Veille et sommeil. 545
 Nature des mouvements de veille et de sommeil, 545. — Sommeil des feuilles ordinaires, 546. — Sommeil des cotylédons, 547. — Forme du mouvement, 548. — Utilité de ces mouvements pour la plante, 548. — Mécanisme des mouvements de veille et de sommeil, 549. — Mouvements continuels de la Sensitive soumise à l'alternance du jour et de la nuit, 549.

§ 9. Action motrice d'une irritation mécanique sur les feuilles développées. 551
 Caractères généraux de ces mouvements provoqués, 551. — Mouvements des feuilles de la Dionée et du Rossolis, 552. — Nature et mécanisme du mouvement provoqué des feuilles de la Sensitive, 555. — Résumé des divers mouvements des feuilles, 554.

§ 10. Action de la feuille sur les gaz. 555
 Absorption d'oxygène par la feuille, 555. — Dégagement d'acide carbonique par la feuille, 556. — Assimilation du carbone par la feuille, 557. — Émission d'oxygène indépendante de la décomposition de l'acide carbonique, 558. — Transpiration de la feuille, 558. — Absorption de vapeur d'eau par la feuille, 560.

§ 11. Action de la feuille sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides. 560
 Absorption de l'eau et des substances dissoutes par la feuille, 560. — Émission de substances dissoutes. Exosmose des feuilles, 561. — Émission par la feuille de liquides et de matières dissoutes. Nectar. Suc digestif, 561.

CHAPITRE VI

LA FLEUR

SECTION I. — Morphologie de la fleur.	364
1/2 1. Disposition des fleurs. Inflorescence.	365
Divers modes d'inflorescence, 365. — Inflorescence solitaire, 366. — Inflorescence groupée, 367. — Groupes de fleurs issus d'une ramification latérale, 367. — Groupes de fleurs issus d'une ramification terminale, 370. — Groupes de fleurs issus d'une ramification mixte, 370. — Ordre de développement des fleurs dans chaque groupe, 370. — Bractées, 371. — Spathe. Involucre, 371. — Cupule, 372. — Avortement des bractées dans les groupes floraux, 373. — Concrescence des bractées entre elles, 373. — Concrescence du pédicelle avec la tige et avec la feuille mère, 373.	
1/2 2. Caractères généraux de la fleur.	374
Disposition des feuilles florales sur le réceptacle, 374. — Parties constitutives d'une fleur verticillée complète, 375. — Calice, 375. — Corolle, 375. — Androcée, 375. — Pistil, 376. — Fleurs verticillées plus simples, 378. — Fleurs verticillées plus compliquées, 379. — Relations de nombre des verticilles, 379. — Relations de position et ordre de développement des verticilles, 380. — Fleurs à disposition spiralee, 380. — Fleur à disposition mixte, 381. — Orientation de la fleur et de ses diverses parties, 381.	
1/2 3. Le calice.	382
Forme des sépales, 382. — Origine et croissance des sépales, 382. — Ramification des sépales. Calicule, 385. — Préfloraison du calice, 384. — Épanouissement du calice. Nutation et mouvements spontanés des sépales, 384. — Avortement des sépales, 385. — Absence des sépales, 385.	
1/2 4. La corolle.	385
Forme des pétales, 385. — Origine et croissance des pétales, 387. — Concrescence de la corolle et du calice, 390. — Ramification des pétales. Couronne, 390. — Préfloraison de la corolle, 391. — Épanouissement de la corolle. Nutation et mouvements spontanés des pétales, 391. — Avortement des pétales, 392. — Absence des pétales, 392.	
1/2 5. L'androcée.	393
Forme des étamines, 393. — Filet, 395. — Connectif, 395. — Sacs polliniques, 394. — Déhiscence des sacs polliniques, 395. — Pollen, 396. — Pollen divisé, 398. — Pollen composé, 398. — Développement du grain de pollen. Tube pollinique, 399. — Origine et croissance des étamines, 400. — Concrescence de l'androcée avec la corolle et avec le calice, 401. — Adhérence des étamines, 402. — Ramification des étamines, 402. — Préfloraison de l'androcée, 406. — Épanouissement de l'androcée, 406. — Nutation et mouvements spontanés des étamines, 406. — Avortement des étamines, 406. — Staminodes, 406. — Absence de l'androcée, 407.	
1/2 6. Le pistil.	408
Forme des carpelles, 408. — Ovaire, 408. — Style, 411. — Stigmate, 412. — Origine et croissance des carpelles, 412. — Divers degrés de concrescence des carpelles, 413. — Concrescence entre carpelles ouverts, 414. — Concrescence entre carpelles fermés, 416. — Adhérence et soudure des carpelles, 418. — Ramification du carpelle, 418. — Concrescence du pistil avec l'androcée, la corolle et le calice, 419. — Avortement des carpelles, 422. — Absence du pistil, 422. — Prolongement du pédicelle au-dessus des carpelles, 422. — Ovules, 425. — Formes diverses de l'ovule, 424. — Ovules plus simples, 425. — Ovules plus compliqués, 425. — Origine et croissance de l'ovule, 425. — Ordre de développement des ovules sur le placenta, 427. — Concrescence du nucelle avec le tégument, 427. — Concrescence de l'ovule avec l'ovaire, 427. — Structure sommaire du nucelle, 428. — Avortement des ovules, 429. — Plantes dépourvues d'ovules, 450.	
1/2 7. Nectaires floraux.	450
Nectaires dépendant des feuilles florales, 450. — Nectaires dépendant du réceptacle floral. Disque, 451.	
1/2 8. Symétrie et plan de la fleur.	452
Symétrie de la fleur, 452. — Plan de la fleur, 455. — Diagrammes floraux, 455. — Diagramme empirique et diagramme théorique, 455. — Diagramme type, 455. — Formules florales, 455.	
1/2 9. Polymorphisme de la fleur.	456
Polymorphisme des fleurs sur la même plante. 1° Fleurs unisexuées, 457. — 2° Fleurs cléistogames, 457. — 3° Formes diverses des fleurs dans la même inflorescence, 458. — Polymorphisme des fleurs sur des plantes différentes de même espèce. 1° Plantes unisexuées et polygames, 458. — 2° Plantes hétérostylées, 459.	

§ 10.	Anomalies de la fleur.	441
	Anomalies de l'inflorescence. Inflorescences doubles, 441. — Anomalies de la fleur. Fleurs doubles, fleurs vertes, 442.	
SECTION II. — Physiologie de la fleur.		445
§ 11.	Fonctions générales de la fleur.	445
	Géotropisme de la fleur, 445. — La formation des fleurs est indépendante de la radiation, 446. — Héliotropisme de la fleur, 446. — Mouvements provoqués par la lumière et la chaleur dans les fleurs épanouies, 447. — Dégagement de chaleur par la fleur, 449. — Mouvements provoqués dans les fleurs par un choc ou un ébranlement, 449. — Action de la fleur sur les gaz, 451. — Absorption d'oxygène par la fleur, 451. — Dégagement d'acide carbonique par la fleur, 452. — Transpiration de la fleur, 452. — Assimilation du carbone par la fleur, 452. — Émission de liquides par la fleur, 452. — Nectar des fleurs, 452. — Liquide stigmatique, 454	
§ 12.	Fonction spéciale de la fleur. Formation des œufs.	454
	Rôle des diverses feuilles florales, 454. — Action du pollen sur les ovules dans les Angiospermes, 454. — 1° Transport du pollen sur le stigmate. Pollinisation, 455. — Rôle des insectes dans la pollinisation, 456. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs dichogames, 457. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames hétérostylées, 458. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames homostylées, 458. — La pollinisation n'est pas le résultat nécessaire de la visite des insectes, 461. — Résumé, 462. — Pollinisation artificielle, 462. — Absence de pollinisation, 462. — 2° Germination du pollen sur le stigmate, 462. — 3° Développement du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sac embryonnaire, 461. — 4° Fécondation, 463. — Action du pollen sur les ovules chez les Gymnospermes, 466. — Conséquences de la formation de l'œuf, 463. — Formation artificielle de l'œuf en dehors de la plante, 468.	

LIVRE II

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE INTERNES

CHAPITRE PREMIER

LA CELLULE

SECTION I. — Morphologie de la cellule.	470	
§ 1. Le protoplasma et ses dérivés inclus.	471	
	Consistance du protoplasma. Couche membraneuse, 471. — Perméabilité du protoplasma, 472. — Mouvements du protoplasma, 474. — 1° Mouvement à la fois interne et externe 474. — 2° Mouvement seulement extérieur, 477. — 3° Mouvement seulement intérieur, 479. — Composition chimique et réactions du protoplasma, 481. — Croissance du protoplasma, 482. — Formes diverses du corps protoplasmique, 485. — Division du protoplasma, 484. — Réunion de plusieurs protoplasmas en un seul, 485. — Caractères généraux des leucites, 486. — Leucites actifs, 487. — Leucites diversement colorés, 487. — Leucites verts ou corps chlorophylliens, 489. — Forme diverse des corps chlorophylliens, 489. — Composition des corps chlorophylliens, 490. — Composition chimique et propriété de la chlorophylle, 490. — Naissance des corps chlorophylliens, 491. — Croissance des corps chlorophylliens, 492. — Division et multiplication des corps chlorophylliens, 495. — Position et déplacement des corps chlorophylliens dans la cellule, 495. — Redissolution et altération temporaire ou permanente des corps chlorophylliens, 494. — Pigments surnuméraires contenus dans les corps chlorophylliens de certaines Algues, 494. — Grande diffusion de la chlorophylle. Plantes sans chlorophylle, 495. — Autres substances produites et incluses dans les leucites actifs: amidon, huile, hypochlorine, 494. — Leucites de réserve ou grains d'aleurone, 497. — Propriétés physiques des grains d'aleurone, 497. — Extraction des grains d'aleurone, 498. — Structure et composition chimique des grains d'aleurone, 498. — Mode d'observation des grains d'aleurone, 500. — Formation et redissolution des grains d'aleurone, 500. — Caractères généraux des albuminoïdes cristallisés, 501. — Cristalloïdes protéiques libres dans des cellules actives, 502. — Cristalloïdes protéiques enfermés dans les grains d'aleurone, au sein de cellules de réserve, 505. — Cristalloïdes protéiques artificiels, 504. — Forme et dimension des grains d'amidon: grains simples et composés, 505. — Structure et propriétés physiques des grains d'amidon, 506. —	

Les grains d'amidon sont des groupes de cristalloïdes, 508. — Naissance des grains d'amidon, 508. — Croissance des grains d'amidon, 511. — Composition et propriétés chimiques du grain d'amidon : granulose et amylose, 515. — Dissolution et transformation des grains d'amidon dans la cellule vivante, 515. — Amylose et granulose isolées, 517. — Propriétés physiques des corps gras, 518. — Composition et propriétés chimiques des corps gras, 519. — Fonction diverse des matières grasses : élimination, réserve, 520. — Redissolution des corps gras de réserve dans la cellule vivante, 520. — Nature et proportion des principales substances grasses végétales, 521. — Constitution générale de ces corps, 522. — Propriétés physiques des essences, 525. — Composition et propriétés chimiques des essences, 525. — Propriétés des résines, 525. — Caoutchouc, 524. — Rôle physiologique des carbures d'hydrogène et de leurs dérivés, 524. — Corps minéraux cristallisés. Cristaux d'oxalate de chaux, 525. — Cristaux de carbonate de chaux, 526. — Cristaux de sulfate et de phosphate de chaux, 526. — Cristaux de soufre, 526. — Corps minéraux amorphes, 526. — Silice, 527. — Globoïdes : glycérophosphate de magnésie et de chaux, 527.

§ 2. Le suc cellulaire et les substances dissoutes. 527

Origine et mode de formation du suc cellulaire, 528. — Disparition du suc cellulaire, 529. — Vacuoles pulsatiles, 529. — Cellules dépourvues de suc cellulaire, 530. — Rôle du suc cellulaire, 530. — Diastases, 531. — Peptones, 532. — Amides, 532. — Alcalis organiques, 535. — Matières colorantes, 535. — Inuline, 535. — Dextrines, 537. — Gommés, 537. — Principes sucrés, 538. — Glucosides, 540. — Tannins, 541. — Acides organiques, 542. — Sels minéraux, 542.

§ 3. Le noyau et ses dérivés. 545

Forme, dimension et position du noyau dans la cellule, 545. — Structure du noyau, 545. — Mouvements propres du noyau, 545. — Composition et propriétés chimiques du noyau. Nucléine, 545. — Bipartition du noyau. Cellules à noyaux multiples, 546. — Fragmentation du noyau, 550. — Fusion de plusieurs noyaux en un seul, 551. — Origine et fin du noyau, 551. — Absence du noyau, 552. — Rôle du noyau, 552. — Substances diverses produites par le noyau, 555.

§ 4. La membrane et ses dérivés. 555

Croissance de la membrane en surface. Forme de la cellule, 554. — Croissance de la membrane en épaisseur. Sculpture, 555. — Épaississement centripète, 556. — Épaississement centrifuge, 562. — Épaississement mixte, 565. — Épaississement transitoire faisant fonction de réserve, 565. — Épaississement local amenant le cloisonnement centripète de la cellule, 564. — Cloisonnement simultané ou centrifuge, 564. — Structure et propriétés physiques de la membrane, 565. — Composition et propriétés chimiques de la membrane, 567. — Mécanisme de la croissance de la membrane, 569. — Cutinisation et subérification, 571. — Gélification, 572. — Liquéfaction et résorption, 575. — Lignification, 574. — Cérification, 574. — Minéralisation, 575. — Coloration, 577. — Résumé, 578.

§ 5. Formation des cellules. 579

Caractère général de la formation des cellules et ses divers modes, 579. — Rénovation, 579. — 1° Rénovation totale, 579. — 2° Rénovation partielle, 581. — Fusion, 582. — 1° Anastomose, 582. — 2° Conjugaison, 582. — Multiplication, 585. — Multiplication par division, 585. — 1° Division totale, 585. — 2° Division partielle, 587. — Multiplication par cloisonnement, 588. — 1° Cloisonnement simple, 588. — 2° Cloisonnement multiple, 592. — Résumé, 595.

SECTION II. — Physiologie de la cellule. 594

§ 6. Phénomènes externes de la cellule. 594

Résumé des notions acquises, 594. — Influence de la température sur les mouvements du protoplasma, 595. — Effet des températures très basses et très élevées sur le protoplasma, 595. — Gel et dégel de la cellule, 597. — Influence de quelques autres agents extérieurs sur le protoplasma, 598.

§ 7. Phénomènes physiques internes de la cellule. 599

Turgescence de la cellule, 599. — Causes qui modifient la turgescence. Pasmolyse, 600. — Intensité de la turgescence, 601. — Influence de la turgescence de la cellule sur sa croissance, 601. — Cellules artificielles, 602.

§ 8. Phénomènes chimiques internes de la cellule. 605

Assimilation et désassimilation, 605. — Entre l'assimilation et la croissance, il y a la mise en réserve, 604. — Assimilation simultanée du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène : son premier produit, 605. — Assimilation de l'azote, 606. — Mode d'emploi des matériaux de réserve. Digestion intracellulaire, 607. — Substances plastiques et produits éliminés, 608.

CHAPITRE II

**DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DE LA STRUCTURE DU CORPS.
TISSUS ET APPAREILS**

SECTION I. — Morphologie des tissus et des appareils	609
§ 1. Caractères généraux des tissus.	609
Origine des tissus, 609. — Formation des espaces intercellulaires, 611. — Origine des tissus de cloisonnement. Méristème, 615. — Formation du méristème par une cellule mère unique, 614. — Formation du méristème pour un groupe de cellules mères, 615. — Tissus secondaires et méristème secondaire, 620. — Classification des tissus, 620. — Classification des appareils, 621.	
§ 2. L'épiderme.	621
Définition et origine de l'épiderme, 621. — Cellules épidermiques, 622. — Forme des cellules épidermiques, 622. — Structure des cellules épidermiques, 624. — Stomates, 627. — Forme, grandeur et disposition des stomates, 627. — Cellules annexes des stomates, 629. — Structure des stomates, 650. — Formation des stomates, 651. — Deux sortes de stomates, 654. — Stomates aérifères, 654. — Ouverture et formation des stomates aérifères, 655. — Stomates aquifères, 656. — Autres solutions de continuité de l'épiderme, 656. — Poils épidermiques, 656. — Forme des poils, 657. — 1° Poils unicellulaires, 657. — 2° Poils articulés, 658. — 5° Poils massifs, 658. — Structure des poils, 610.	
§ 3. Le liège.	641
Forme des cellules subéreuses, 641. — Structure des cellules subéreuses, 641. — Liège composé, 642. — Formation du liège, 642.	
§ 4. Le parenchyme.	645
Parenchyme à parois minces, 644. — Parenchyme à parois épaisses, 645. — 1° Collenchyme, 645. — 2° Parenchyme scléreux, 646. — Endoderme, 646.	
§ 5. Le tissu sécréteur.	648
Tissu sécréteur formé de cellules solitaires, 648. — Tissu sécréteur formé de files de cellules, 650. — Tissu sécréteur formé d'un réseau de cellules, 652. — Tissu sécréteur formé d'une assise de cellules. Canaux sécréteurs, poches sécrétrices, 655. — Tissu sécréteur formé d'un massif de cellules, 656. — Substitution et équivalence des diverses formes du tissu sécréteur, 658.	
§ 6. Le sclérenchyme	658
Sclérenchyme à éléments courts, 659. — Sclérenchyme à éléments longs: fibres, 659.	
§ 7. Le tissu criblé.	661
Forme et disposition des cellules criblées, 661. — Structure des cribles, 665. — Contenu des cellules criblées, 664. — Tubes criblés des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires, 665. — Formation du tissu criblé, 665. — Rôle du tissu criblé, 666.	
§ 8. Le tissu vasculaire.	656
Caractères généraux du tissu vasculaire. Vaisseaux, 666. — Deux sortes de vaisseaux: fermés et ouverts, 667. — Vaisseaux fermés, 667. — Vaisseaux ouverts, 668. — Rôle du tissu vasculaire, 669. — Introduction des produits de sécrétion dans les vaisseaux, 670. — Obstruction tardive des vaisseaux par le tissu voisin. Thylltes, 670.	
§ 9. Les espaces intercellulaires aérifères.	671
Espaces aérifères formés par dissociation, 671. — Diaphragmes, 672. — Poils internes, 675. — Espaces intercellulaires formés par destruction, 674.	
§ 10. Les appareils.	675
Appareil tégumentaire ou protecteur. Hypoderme, 675. — Appareil conducteur. Faisceaux libériens, faisceaux ligneux, faisceaux libéroligneux, 677. — Appareil de soutien ou stérôme, 680. — Appareil conjonctif, 681. — Appareil assimilateur, 681. — Appareil de réserve, 682. — Appareil sécréteur, 682. — Appareil absorbant, 682. — Appareil aérifère, 682.	
SECTION II. — Physiologie des tissus et des appareils.	682
§ 41. Tension des tissus et des appareils.	685
Tension des divers tissus due à la turgescence des cellules, 685. — Tension des divers tissus due à l'imbibition des membranes cellulaires, 685. — Tension relative des diverses couches d'un même tissu, 684. — Tension des appareils, 685.	

CHAPITRE III

LA RACINE

SECTION I. — Structure de la racine.	685
§ 1. Structure primaire de la racine.	686
Écorce de la racine, 686. — Cylindre central de la racine, 688. — Appareils constitutifs et symétrie de structure de la racine, 688. — Principales modifications de la racine : 1° Dans l'assise pilifère, 689. — 2° Dans l'assise subéreuse, 690. — 3° Dans la zone corticale externe, 690. — 4° Dans la zone corticale interne, 691. — 5° Dans l'endoderme, 692. — Principales modifications du cylindre central de la racine : 1° Dans l'assise périphérique, 692. — 2° Dans les faisceaux ligneux et libériens, 692. — 3° Dans le parenchyme conjonctif, 693. — Disposition du sclérenchyme dans la structure primaire. Constitution du stéréome de la racine, 696. — Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la racine, 696. — Structure des racines tuberculeuses, 698. — Structure des racines dichotomes, 698. — Structure des racines-suçoirs, 699.	
§ 2. Origine de la structure primaire de la racine.	699
Formation de la racine par une cellule mère unique, 700. — Formation de la racine par un groupe de cellules mères, 701. — 1° Trois sortes d'initiales, 701. — 2° Plus de trois sortes d'initiales, 703. — Moins de trois sortes d'initiales, 704. — Peu d'importance de ces diverses modifications, 706. — Structure de la coiffe, 706.	
§ 3. Origine et mode d'insertion des radicelles.	708
Formation des radicelles dans les Cryptogames vasculaires, 709. — Formation des radicelles chez les Phanérogames, 709. — Exceptions à la règle de position des radicelles, 711. — Ramification terminale de la racine, 712.	
§ 4. Structure secondaire de la racine.	715
Formation de tissus secondaires dans l'écorce, 715. — Formation de tissus secondaires dans le cylindre central, 714. — 1° Arcs générateurs, puis assise génératrice, intralibériens, 715. — 2° Assise génératrice extralibérienne, 717. — État de la structure secondaire à la fin de la première année, 718. — Développement de la structure secondaire pendant les années suivantes. Couches annuelles du bois, 719. — Structure des racines tuberculeuses normales, 720. — Formation de faisceaux libéroligneux secondaires dans l'écorce secondaire, 721. — Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie de cette structure, 722. — Tissus tertiaires de la racine, 722. — Liège et écorce tertiaires. Formation du rhytidome, 722. — Faisceaux libéroligneux tertiaires dans l'écorce secondaire, 725. — Liber et bois tertiaires dans le bois secondaire, 724.	
SECTION II. — Physiologie interne de la racine.	724
§ 5. Tension et fonctions internes de la racine.	724
Tension de la racine, 724. — Fonctions internes principales de la racine, 726. — Transport vers la tige du liquide absorbé par la racine, 726. — Transport vers le sommet de la racine des substances plastiques venues de la tige, 729. — Résumé, 729. — Fonctions internes accessoires de la racine, 730.	

CHAPITRE IV

LA TIGE

SECTION I. Structure de la tige.	731
§ 1. Structure primaire de la tige.	731
Épiderme de la tige, 731. — Écorce de la tige, 731. — Cylindre central de la tige, 731. — Appareils constitutifs et symétrie de structure de la tige, 732. — Distinction de la tige et de la racine, 732. — Course longitudinale des faisceaux à la périphérie du cylindre central, 735. — Quelques exemples pour l'étude de la course des faisceaux, 734. — 1° Trace foliaire unifasciculée, 734. — 2° Trace foliaire plurifasciculée, 738. — 3° Pas de traces foliaires, 740. — Principales modifications de l'écorce de la tige, 740 : 1° Lacunes de l'écorce, 740; — 2° Stéréome cortical, 741; — 3° Faisceaux libéroligneux corticaux, 742; — 4° Endoderme, 745. — Principales modifications du cylindre central de la tige : 1° Modifications dans l'assise périphérique, 745; — 2° Modifications dans le parenchyme conjonctif : rayons médullaires et moelle, 744; — 3° Modifications dans les faisceaux libéroligneux; — a. Variations dans le nombre des faisceaux, 746. — b. Variations dans la disposition et la course des faisceaux, 747; — c. Variations dans la structure des faisceaux, 749; — d. Variations dans la	

structure du bois des faisceaux, 750; — *e.* Variations dans la structure du liber des faisceaux, 755. — Disposition du stéréome dans la structure primaire de la tige, 751. — Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la tige, 754. — Structure des tiges tuberculeuses, 756. — Structure des tiges ramifiées en dichotomie, 756. — Structure de la tige des Mousses, 757.

2. Origine de la structure primaire de la tige. 758
 Formation de la tige par une cellule mère unique, 758. — Formation de la tige par un groupe de cellules mères, 760: 1° Trois sortes d'initiales, 760; — 2° Plus de trois sortes d'initiales, 761; — 3° Moins de trois sortes d'initiales, 761. — Marche de la différenciation dans les faisceaux libéroligneux, 761.

3. Origine et mode d'insertion des branches de divers ordres. 762
 Origine des branches dans la ramification latérale, 765. — Origine des branches dans la ramification terminale, 765. — Insertion des branches dans la ramification latérale, 765. — Insertion des branches dans la ramification terminale, 765.

4. Origine et mode d'insertion des racines sur la tige. 765
 Mode d'insertion de la racine terminale sur la tige. Passage de la racine à la tige. Collet, 765. — Origine des racines latérales, 767. — Mode d'insertion des racines latérales, 768.

5. Structure secondaire de la tige. 769
 Formation de tissus secondaires dans l'épiderme, 770. — Formation de tissus secondaires dans l'écorce, 770. — Formation de tissus secondaires dans le cylindre central. 772: 1° Assise génératrice extralibérienne, 772; — 2° Assise génératrice intralibérienne, 775. — État de la structure secondaire à la fin de la première année, 776. — Développement de la structure secondaire pendant les années suivantes, 777. — Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie de cette structure, 778. — Modifications de la marche normale, 779. — Principales modifications du liège et de l'écorce secondaire. Rhytidome, 779. — Lenticelles, 781. — Principales modifications dans l'assise génératrice libéroligneuse, 785. — Principales modifications du liber secondaire, 784. — Principales modifications du bois secondaire, 787. — Forme et épaisseur des couches annuelles du bois, 787. — Structure de la couche annuelle du bois, 787. — Distinction des couches annuelles du bois, 791. — Aubier et cœur du bois, 792. — Comparaison des tissus secondaires de la tige avec ceux de la racine, 795. — Tissus tertiaires de la tige, 794. — Liège et écorce tertiaires, 794. — Liber et bois tertiaires, 794. — Anomalies dans la structure secondaire et tertiaire de la tige, 794: 1° Inégalité dans le développement normal de l'assise génératrice libéroligneuse, 795; — 2° Fonctionnement anormal de l'assise génératrice libéroligneuse; tubes criblés dans le bois, 796; — 3° Fractionnement de l'assise génératrice libéroligneuse, 796; — 4° Épaississement des faisceaux libéroligneux de l'écorce primaire, 796; — 5° Assises génératrices libéroligneuses surnuméraires, 796. — *a.* Faisceaux libéroligneux secondaires au bord interne du bois primaire, 797; — *b.* Faisceaux libéroligneux secondaires au bord externe du liber primaire, 797; — *c.* Faisceaux libéroligneux tertiaires dans l'écorce secondaire, 799; — *d.* Faisceaux libéroligneux tertiaires dans le liber secondaire, 800; — *e.* Faisceaux libéroligneux tertiaires dans le bois secondaire, 801. — Coexistence de plusieurs de ces anomalies dans la même tige, 801. — Relation de ces anomalies avec le mode de végétation, 802.

SECTION II. — **Physiologie interne de la tige.** 805

6. Tension et fonctions internes de la tige. 805
 Tension de la tige, 805. — Tension longitudinale de la tige, 805. — Tension transversale de la tige, 804. — Périodicité diurne des tensions longitudinale et transversale de la tige, 804. — Périodicité annuelle de la tension transversale due aux tissus secondaires. Son influence sur la formation du bois, 804. — Fonctions internes principales de la tige, 806. — Transport vers les feuilles du liquide apporté par les racines, 806. — Transport du liquide ramené dans la tige par les feuilles, 808. — Fonctions accessoires internes de la tige, 808.

CHAPITRE V
 LA FEUILLE

SECTION I. — **Structure de la feuille.** 809

1. Structure primaire de la feuille. 809
 Structure générale de la feuille et comparaison avec la tige, 810. — Structure du pétiole, 810. — Structure du limbe, 815: — 1° Structure des nervures du limbe et de leur terminaisons, 815; — 2° Structure du parenchyme du limbe, 817; — *a.* Parenchyme homogène, 818; — *b.* Parenchyme hétérogène, 818; — *c.* Hypoderme aqueux, 820. — Stéréome de la feuille, 821. — Appareil sécréteur de la feuille, 825. — Structure des stipules et de la ligule, 825. — Structure de la feuille des Mousses, 825.

2.	Origine de la structure primaire de la feuille.	824
	Croissance terminale de la feuille, 824. — Croissance intercalaire de la feuille. Ordre d'apparition des premiers vaisseaux, 825.	
3.	Origine et mode d'insertion des feuilles sur la tige.	825
	Origine de la feuille, 825. — Insertion de la feuille sur la tige, 826.	
4.	Origine et mode d'insertion des racines et des tiges adventives sur la feuille.	827
	Origine et mode d'insertion des racines sur la feuille, 828. — Origine et mode d'insertion des tiges sur la feuille, 828.	
5.	Structure secondaire de la feuille.	829
	Liège de la feuille, 829. — Liber et bois secondaires de la feuille, 829. — Mécanisme de la chute des feuillés, 830.	
SECTION II. — Physiologie interne de la feuille.		851
6.	Tension et fonctions internes de la feuille.	851
	Tension de la feuille, 851. — Fonctions internes principales de la feuille, 852. — Fonctions internes accessoires de la feuille, 854.	

CHAPITRE VI

LA FLEUR

SECTION I. — Structure de la fleur.		854
1.	Structure du pédicelle, des bractées, du calice et de la corolle.	855
	Structure du pédicelle, 855. — Structure des bractées, des sépales et des pétales, 856.	
2.	Structure de l'androécée.	578
	Structure du filet, 857. — Structure de l'anthère, 857. — Formation des cellules mères du pollen, 858. — Formation des grains de pollen dans les cellules mères, 840. — Formation des cellules filles à l'intérieur des grains de pollen, 845. — Structure et déhiscence de la paroi de l'anthère, 844. — Développement et structure du tube pollinique, 846.	
3.	Structure du pistil.	848
	Pistil dialycarpelle. Structure de l'ovaire, 848. — Structure du style, 850. — Structure du stigmate, 850. — Pistil gamocarpelle. Mode d'union des carpelles, 850. — Mode d'union des carpelles avec les verticilles externes et avec le pédicelle, 851. — Structure de l'ovule, 852. — Formation du sac embryonnaire ou cellule mère de l'oosphère, 853. — Homologie du nucelle et du sac pollinique, 853. — Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Angiospermes, 856. — Homologie de l'oosphère et des cellules filles du grain de pollen chez les Angiospermes, 878. — Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Gymnospermes, 859. — Homologie de l'oosphère et de la cellule mâle chez les Gymnospermes, 860. — Structure du funicule et des téguments, 861. — Structure des nectaires floraux, 862.	
SECTION II. — Physiologie interne de la fleur.		862
4.	Phénomènes intimes de la fécondation.	862
	Fécondation dans les Angiospermes, 862. — Polyovie chez les Angiospermes, 864. — Fécondation chez les Gymnospermes, 864. — Caractères généraux de la formation de l'œuf chez les Phanérogames, 865.	

LIVRE III

LE DÉVELOPPEMENT

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DES PHANÉROGAMES

SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Phanérogames.		868
SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Phanérogames.		868
1.	Développement de l'œuf en embryon.	868
	Développement de l'œuf en embryon chez les Angiospermes, 868. — 1° Embryon sans suspenseur, 869. — 2° Embryon avec suspenseur différencié dès l'origine, 870. —	

5° Embryon avec suspenseur tardivement différencié, 872. — État définitif de l'embryon, 873. — Orientation de l'embryon, 874. — Polyembryonie chez les Angiospermes, 874. — Formation de l'albumen, 875. — Digestion de l'albumen par l'embryon en voie de croissance, 877. — 1° Digestion incomplète. Diverse nature de l'albumen permanent, 877. — 2° Digestion complète, 877. — Développement de l'œuf en embryon chez les Gymnospermes, 878. — Polyembryonie chez les Gymnospermes, 881.

§ 2. Développement de l'ovule en graine. 881
 Modification du nucelle. Périsperme, 881. — Modification des téguments, 882. — Modification du funicule. Arille, 882. — Maturation de la graine, 882. — État de la graine mûre, 885. — Tégument, 885. — Nervation du tégument, 884. — Amande, 885. — Embryon, 885. — Direction de l'embryon, 887. — Albumen et endosperme, 887. — Périsperme, 887.

§ 5. Développement du pistil en fruit. 887
 Différences entre le fruit et le pistil dont il provient, 888. — Structure du péricarpe, 888. — Maturation du fruit, 889. — Déhiscence du péricarpe, 890. — Classification et dénomination des principales sortes de fruits, 891. — Relation entre la structure du péricarpe et celle du tégument de la graine, 892. — Annexes du fruit, 895. — Fruit composé, 895.

§ 4. Germination de la graine et développement de l'embryon en plantule. 894
 Vie latente de la graine, 894. — Conditions intrinsèques de la germination, 895. — Conditions extrinsèques de la germination, 896. — Causes extérieures qui empêchent ou favorisent la germination, 898. — Phénomènes morphologiques de la germination. Développement de l'embryon en plantule, 898. — Fixation de la plantule, 905. — Germination interrompue, 905. — Germination fractionnée, 905. — Germination des embryons homogènes. Plantules adventives sur l'embryon, 904. — Phénomènes physiologiques de la germination, 905. — Phénomènes physiologiques externes, 905. — Phénomènes physiologiques internes. Digestion des réserves, 907. — Digestion des réserves à l'intérieur de l'embryon, 907. — Digestion des réserves à l'intérieur de l'albumen, 908. — Digestion de l'albumen par l'embryon, 908.

§ 5. Développement de la plantule en plante adulte. 908
 Développement associé, 908. — Développement dissocié, 909. — Durée du développement, 911. — Discontinuité du développement. Périodes de repos, 911. — Vie latente des tubercules et des bulbes. Reprise de végétation, 915. — Causes qui influent sur la durée du développement, 915. — Évaluation de la somme de chaleur nécessaire au développement, 914. — Applications des observations précédentes, 914. — Application des procédés naturels du développement dissocié à la multiplication artificielle des plantes, 914. — Marcottage, 915. — Bouturage, 915. — Mécanisme général de la cicatrisation des blessures, 916. — Cicatrisation avec bourrelet, 918. — Greffe, 920. — Caractère général de la multiplication par marcottage, bouturage, greffe, 922.

§ 6. Développement de la plante à partir de l'état adulte. Maintien, dépérissement, mort. 923
 Plantes monocarpiques, 923. — Plantes polycarpiques, 923.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DES CRYPTOGRAMES VASCULAIRES

SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Fougères. 924

§ 1. Formation des spores. 924
 Sores, sporanges et spores, 924. — Développement du sporange et des spores, 925.

§ 2. Formation de l'œuf. 927
 Germination des spores et développement du prothalle, 927. — Formation et déhiscence de l'antheridie : anthérozoïdes, 927. — Formation et déhiscence de l'archégone : oosphère, 928. — Fécondation et formation de l'œuf, 929.

SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Fougères. 929

§ 5. Développement de l'œuf. 929
 Développement de l'œuf en embryon, 929. — Développement de l'embryon en plante adulte, 950. — Comparaison du développement des Cryptogames vasculaires avec celui des Phanérogames, 950. — Multiplication des Fougères par la plante adulte et par le prothalle, 951.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES MUSCINÉES

SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Mousses.	952
$\frac{1}{2}$ 1. Formation de l'œuf.	952
Formation et déhiscence de l'antheridie : anthérozoïdes, 952. — Formation et déhiscence de l'archégone : oosphère, 953. — Fécondation et formation de l'œuf, 953.	
SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Mousses.	953
$\frac{1}{2}$ 2. Développement de l'œuf en sporozone.	953
Formation du sporange, 953. — Formation des spores, 956. — Déhiscence du sporange, 957. — Origine et structure du péristome, 957.	
$\frac{1}{2}$ 3. Germination des spores et formation de la plante adulte.	858
Origine de la tige feuillée, 959. — Comparaison du développement des Muscinées avec celui des Cryptogames vasculaires, 940. — Multiplication de la plante chez les Mousses, 940.	

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES THALLOPHYTES

SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Thallophytes.	941
$\frac{3}{8}$ 1. Formation de l'œuf par anthérozoïde et oosphère.	941
L'oosphère reste en place, 941. — L'oosphère est libre, mais immobile, 942. — L'oosphère est mobile comme l'anthérozoïde, 944. — L'oosphère et l'anthérozoïde sont tous deux immobiles, 945.	
$\frac{1}{2}$ 2. Formation de l'œuf par pollinide et oosphère.	945
Le pollinide demeure fixé au thalle, 946. — Le pollinide est mis en liberté, 946.	
$\frac{1}{2}$ 3. Formation de l'œuf par conjugaison égale.	947
SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Thallophytes.	947
$\frac{3}{8}$ 4. Divers modes de développement de l'œuf.	949
Développement libre et germination de l'œuf, 949. — Développement associé, 949. — Développement dissocié, 950. — Transformation du développement associé en développement dissocié et inversement, 951. — Multiplication de la plante chez les Thallophytes, 951.	

CHAPITRE V

AUTOFÉCONDATION. MÉTISSAGE. HYBRIDITÉ.

$\frac{1}{2}$ 1. Sexualité en général et autofécondation.	957
Formation de l'œuf, 953. — Valeur diverse de la différence relative ou sexuelle des gamètes, 953. — Y a-t-il des plantes agames, 954. — Valeur diverse de la différence absolue des gamètes. Parthénogenèse, 953. — Ce qu'on entend par apogamie, 956. — Parenté diverse des gamètes de la même plante, 957. — Cette parenté diverse est sans influence sur l'œuf, 957.	
$\frac{1}{2}$ 2. Métiissage.	958
Fréquence des méfis, 958. — Caractères propres des méfis, 959. — Méfis dérivés, 961. — Méfis combinés, 961. — Métiissage dans les plantes à fleurs hétérostylées dimorphes ou trimorphes, 961. — Caractères des méfis dans les plantes hétérostylées, 965.	
$\frac{1}{2}$ 3. Hybridité.	964
Inégale facilité de l'hybridation, 964. — Concurrence des trois pollens sur le même stigmate, 963. — Hybridité réciproque et non réciproque, 965. — Caractères propres des hybrides, 966. — Postérité directe des hybrides, 967. — Hybrides dérivés, 968. — Hybrides combinés, 968. — Hybrides de genres, 968. — Conclusions, 969.	

CHAPITRE VI

ORIGINE DES PLANTES

§ 1. Formation des variétés.	959
Hérédité et variation, 969. — Ce qu'on entend par variété, 970. — Influence des conditions extérieures sur la conservation des variétés, 971. — Divergence progressive des variétés issues de la même plante, 971. — Exemples de variétés éloignées dans les plantes cultivées, 972. — Les plantes sauvages qui se ressemblent autant que les variétés des plantes cultivées et qui sont reliées par les mêmes intermédiaires doivent être regardées comme dérivant aussi d'un type primitif, 973. — Faute de connaître l'origine ou les transitions, on est réduit à constater et à estimer la similitude. Cadres de la Classification, 974.	
§ 2. Causes de la divergence progressive et de l'isolement de plus en plus grand des variétés.	976
Les variétés cultivées répondent exactement au but que l'homme se propose en les cultivant, 976. — Cette exacte correspondance s'explique par une sélection dont l'homme est l'auteur, 977. — Les plantes sauvages sont tout aussi exactement adaptées au but de leur propre conservation et cette parfaite adaptation s'explique par la lutte pour l'existence, 977. — La lutte pour l'existence est double. Il faut que la plante s'adapte au milieu inorganique; il faut qu'elle résiste aux autres plantes et aux animaux, 978. — Disparition des formes intermédiaires, 979.	
§ 5. Théorie de la descendance.	979
Exposé de la théorie de la descendance, 979. — Valeur scientifique de la théorie, 980. — Lenteur de l'évolution, 981. — Origine des premières plantes, 981.	

DEUXIÈME PARTIE

BOTANIQUE SPÉCIALE

Introduction.	985
Classification, 985. — Nomenclature, 984. — Caractères communs à tous les êtres vivants, 985. — Caractères distinctifs des plantes. Définition du règne végétal, 985. — Division du règne végétal en quatre embranchements, 986. — Plan d'exposition de la Botanique spéciale, 986.	

EMBRANCHEMENT I

THALLOPHYTES

Caractères généraux des Thallophytes, 987. — Division des Thallophytes en deux classes : Champignons et Algues, 987.

CLASSE I

CHAMPIGNONS

988

Caractères généraux. Absence de chlorophylle, 988. — Structure du thalle, 989. — Reproduction, 990. — Formation de sclérotes, 990. — Division de la classe des Champignons en six ordres, 991.

ORDRE I. — Myxomycètes	991
---	-----

Caractères généraux, 991. — Division de l'ordre des Myxomycètes en quatre familles, 992.

FAMILLE 1. — Endomycées.	995
----------------------------------	-----

Thalle et mode de végétation, 993. — Enkystement, 994. — Formation et structure de l'appareil sporifère, 993. — Principaux genres, 998.

FAMILLE 2. — Cératiées	998
Thalle et mode de végétation, 998. — Appareil sporifère, 998.	
FAMILLE 5. — Acrasiées	999
Thalle et mode de végétation, 999. — Appareil sporifère, 999.	
FAMILLE 4. — Plasmodiophorées	1000
Thalle et mode de végétation, 1000. — Formation des spores, 1000.	
ORDRE II. — Oomycètes.	1001
Caractères généraux, 1001. — Division de l'ordre de Oomycètes en huit familles, 1001.	
FAMILLE 5. — Chytridinées	1002
Enkystement, 1004. — Formation des œufs, 1005.	
FAMILLE 6. — Vampyrellées	1005
Thalle et mode de végétation, 1005. — Enkystement, 1006. — Formation des spores, 1006. — Affinités, 1006.	
FAMILLE 7. — Ancylistées	1007
Thalle et mode de végétation, 1007. — Formation des spores, 1007. — Formation des œufs, 1007. — Affinités, 1007.	
FAMILLE 8. — Mucorinées	1008
Thalle et mode de végétation, 1008. — Enkystement, 1011. — Parasitisme, 1011. — Formation des spores, 1015. — Appareil sporangial, 1015. — Appareil conidien, 1015. — Formation des œufs, 1016. — Développement de l'œuf en embryon, 1017. — Parthénogenèse et apogamie, 1018. — Principaux genres, 1018.	
FAMILLE 9. — Entomophthorées.	1019
Thalle et mode de végétation, 1019. — Formation des spores, 1019. — Formation des œufs, 1020.	
FAMILLE 10. — Péronosporées.	1020
Thalle et mode de végétation, 1020. — Formation des spores, 1021. — Formation des œufs, 1022. — Germination de l'œuf, 1025.	
FAMILLE 11. — Saprolegniées.	1024
Thalle et mode de végétation, 1024. — Formation des spores, 1025. — Formation des œufs, 1026. — Germination des œufs, 1028. — Parthénogenèse, 1028. — Affinités, 1028.	
FAMILLE 12. — Monoblepharidées.	1028
Thalle et mode de végétation, 1028. — Formation des spores, 1028. — Formation des œufs, 1029. — Affinités, 1050.	
ORDRE III. — Ustilaginées. — FAMILLE 15. — Ustilaginées.	1050
Thalle et mode de végétation, 1050. — Formation des spores, 1051. — Appareil conidien, 1055. — Germination des spores et mode d'inoculation du parasite, 1055. — Principaux genres, 1054.	
ORDRE IV. — Urédinées. — FAMILLE 14. — Urédinées.	1055
Thalle et mode de végétation, 1054. — Développement de la Puccinie du Blé, 1055. — Puccinies hétéroiques, 1058. — Puccinies homoïques, 1059. — Étude comparative du développement des autres genres, 1059.	
ORDRE V. — Basidiomycètes.	1041
Caractères généraux, 1041. — Division de l'ordre des Basidiomycètes en trois familles, 1042.	
FAMILLE 15. — Trémellinées	1042
Thalle et mode de végétation, 1042. — Appareil sporifère, 1045. — Appareil conidien, 1045. — Principaux genres, 1044.	
FAMILLE 16. — Hyménomycètes.	1044
Thalle et mode de végétation, 1044. — Rhizomorphes, 1045. — Sclérotés, 1046. — Durée du thalle, 1047. — Forme de l'appareil sporifère, 1047. — Hyménium, 1048. — Structure et propriétés de l'appareil sporifère, 1049. — Développement de l'appareil sporifère, 1050. — Croissance ultérieure de l'appareil sporifère, 1051. — Appareils conidiens, 1051. — Principaux genres, 1055.	
FAMILLE 17. — Gastéromycètes	1055
Thalle et mode de végétation, 1055. — Forme et structure de l'appareil sporifère, 1056. — Développement de l'appareil sporifère, 1057. — Appareil conidien, 1059. Principaux genres, 1059.	

ORDRE VI. — Ascomycètes	1060
Caractères généraux, 1060. — Appareil ascospore. Périthèce, 1061. — Formation du périthèce, 1062. — Appareils conidiens, 1064. — Division de l'ordre des Ascomycètes en quatre familles, 1065.	
FAMILLE 18. — Discomycètes	1065
Thalle et mode de végétation, 1065. — Végétation du thalle à l'abri de l'oxygène libre. Fermentation alcoolique, 1067. — Formation et structure de l'appareil ascospore, 1068. — Formation et germination des sclérotés, 1072. — Appareil conidien, 1072. — Principaux genres, 1075.	
FAMILLE 19. — Périsporiacées.	1074
Thalle et mode de végétation, 1074. — Formation et structure du périthèce, 1074. — Appareil conidien, 1077. — Principaux genres, 1078.	
FAMILLE 20. — Pyrénomycètes	1078
Thalle et mode de végétation, 1078. — Structure et formation du périthèce, 1079. — Formation et développement des sclérotés, 1080. — Appareils conidiens, 1082. — Principaux genres, 1084.	
FAMILLE 21. — Lichens.	1084
Thalle et mode de végétation, 1084. — Rapports et influence réciproque du Champignon et de l'Algue, 1088. — Rôle des Lichens dans la nature, 1090. — Structure du périthèce, 1090. — Formation du périthèce, 1092. — Appareils conidiens, 1092. — Synthèse des Lichens, 1094. — Analyse des Lichens, 1095. — Propagation par soridies, 1095. — Usage des Lichens, 1096. — Principaux genres, 1097. — Champignons fossiles, 1097.	
CLASSE II	
ALGUES	
	1098
Caractères généraux, 1098. — Chlorophylle et pigments surajoutés, 1098. — Mode de végétation, 1100. — Forme et structure du thalle, 1101. — Reproduction, 1102. — Division de la classe des Algues en quatre ordres, 1105.	
ORDRE I. — Cyanophycées	1105
Caractères généraux, 1105. — Variations du thalle suivant les conditions de milieu, 1104. — Kystes et spores, 1105. — Division de l'ordre des Cyanophycées en deux familles, 1105.	
FAMILLE 1. — Nostocacées.	110
Thalle et mode de végétation, 1105. — Formation des kystes, 1108. — Principaux genres, 1108.	
FAMILLE 2. — Bactériacées.	1109
Thalle et mode de végétation, 1109. — Bactériacées chromogènes, 1111. — Bactériacées ferments, 1111. — Bactériacées pathogènes, 1112. — Formation des spores, 1115. — Principales formes, 1114.	
ORDRE II. — Chlorophycées	1114
Caractères généraux, 1114. — Division de l'ordre des Chlorophycées en cinq familles, 1116.	
FAMILLE 5. — Conjuguées.	111
Thalle et mode de végétation, 1116. — Reproduction, 1116. — Division de la famille en trois tribus, 1117. — Zygnémées, 1117. — Mésocarpées, 1119. — Desmidiées, 1119. — Principaux genres, 1122.	
FAMILLE 4. — Cénobiées	1122
Thalle et mode de végétation, 1122. — Division de la famille en deux tribus, 1122. — Hydrodictyées, 1122. — Volvocinées, 1125.	
FAMILLE 5. — Siphonées	1127
Thalle et mode de végétation, 1127. — Multiplication, 1151. — Formation des spores, 1151. — Formation des œufs, 1155. — 1° Siphonées isogames, 1155. — 2° Siphonées hétérogames, 1156. — Principaux genres, 1157.	
FAMILLE 6. — Confervacées.	1137
Thalle et mode de végétation, 1157. — Formation des spores, 1159. — Formation des œufs, 1140. — 1° Confervacées isogames, 1140. — 2° Confervacées hétérogames à anthérozoïdes, 1140. — 3° Confervacées hétérogames à pollinides, 1144. — Principaux genres, 1145.	

FAMILLE 7. — Characées	1145
Thalle et mode de végétation, 1145. — Multiplication, 1150. — Formation des œufs, 1150. — Germination de l'œuf, 1155. — Développement de l'anthéridie et de l'oogone, 1155. — Groupement des genres, 1157.	
ORDRE III. — Phéophycées	1157
Caractères généraux, 1157. — Division de l'ordre des Phéophycées en cinq familles, 1158.	
FAMILLE 8. — Hydrurées	1158
Thalle et mode de végétation, 1158. — Multiplication, 1159.	
FAMILLE 9. — Diatomées	1159
Thalle et mode de végétation, 1159. — Formation des spores, 1162. — Formation des œufs, 1165. — Principaux genres, 1165.	
FAMILLE 10. — Phéosporées	1165
Thalle et mode de végétation, 1165. — Multiplication par propagules, 1166. — Formation des spores, 1166. — Formation des œufs, 1167. — Principaux genres, 1168.	
FAMILLE 11. — Dictyotées	1168
Thalle et mode de végétation, 1168. — Formation des spores, 1169. — Formation des œufs, 1169.	
FAMILLE 12. — Fucacées	1170
Thalle et mode de végétation, 1170. — Formation des œufs, 1172. — Principaux genres, 1175.	
ORDRE IV. — Floridiées	1175
Thalle et mode de végétation, 1175. — Structure du thalle, 1175. — Propagules, 1176. — Formation des spores, 1176. — Formation des œufs, 1178. — Développement de l'œuf en sporogone, 1180. — Développement direct, 1180. — Développement indirect, 1182. — Formation des protospores, 1185. — Germination des protospores; protonéma, 1185. — Suppression des protospores, 1185. — Division de l'ordre des Floridiées en dix familles, 1186.	
FAMILLE 13. — Bangiées	1186
Thalle et mode de végétation, 1186. — Spores, 1186. — Formation et développement de l'œuf, 1187. — Genres, 1187.	
FAMILLE 14. — Némaliées	1187
Thalle et mode de végétation, 1187. — Formation et développement de l'œuf, 1188. — Principaux genres, 1189.	
FAMILLE 15. — Géliidiées	1189
Thalle, 1189. — Développement de l'œuf, 1189. — Principaux genres, 1190.	
FAMILLE 16. — Cryptonémiées	1190
Thalle, 1190. — Développement de l'œuf, 1190. — Principaux genres, 1191.	
FAMILLE 17. — Squamariées	1191
Thalle et mode de végétation, 1191. — Spores, 1191. — Formation et développement de l'œuf, 1192. — Principaux genres, 1192.	
FAMILLE 18. — Corallinacées	1192
Thalle et mode de végétation, 1192. — Spores, 1195. — Formation et développement de l'œuf, 1195. — Principaux genres, 1194.	
FAMILLE 19. — Céramiacées	1194
Thalle 1194. — Spores, 1195. — Formation et développement de l'œuf, 1195. — Principaux genres, 1197.	
FAMILLE 20. — Rhodomélées	1198
Thalle, 1198. — Formation et développement de l'œuf, 1199. — Principaux genres, 1200.	
FAMILLE 21. — Rhodyméniacées	1200
Thalle 1200. — Formation et développement de l'œuf, 1200. — Principaux genres, 1200.	
FAMILLE 22. — Gigartinées	1205
Thalle, 1201. — Formation et développement de l'œuf, 1201. — Principaux genres, 1201. — Algues fossiles, 1201.	

EMBRANCHEMENT II

MUSCINÉES

Caractères généraux des Muscinées, 1205. — Division des Muscinées en deux classes : Hépatiques et Mousses, 1205.

CLASSE I

HÉPATIQUES

1202

Appareil végétatif, 1204. — Multiplication, 1205. — Formation de l'œuf, 1206. — Anthéridie, 1207. — Archégone, 1207. — Développement de l'œuf en sporogone, 1208. — Germination des spores. Formation de la plante adulte, 1211. — Division de la classe des Hépatiques en deux ordres et quatre familles, 1211.

ORDRE I. — Jungermannioïdées.		1212
FAMILLE 1. — Jungermanniacées.		1212
Appareil végétatif, 1212. — Anthéridies et archégonés, 1215. — Développement de l'œuf en sporogone, 1215. — Principaux genres, 1215.		
FAMILLE 2. — Anthocérotes.		1216
Appareil végétatif, 1216. — Anthéridies et archégonés, 1206.		
ORDRE II. — Marchantioïdées		1217
FAMILLE 5. — Ricciées		1217
Appareil végétatif, 1217. — Genres, 1218.		
FAMILLE 4. — Marchantiacées.		1218
Appareil végétatif, 1218. — Anthéridies et archégonés, 1220. — Principaux genres, 1221. — Hépatiques fossiles, 1221.		

CLASSE II

MOUSSES

Mode de végétation, 1222. — Appareil végétatif, 1222. — Multiplication de la plante adulte, 1224. — Formation de l'œuf, 1225. — Développement de l'œuf en sporogone, 1226. — Germination des spores : protonéma et tige feuillée, 1228. — Division de la classe des Mousses en deux ordres et quatre familles, 1228.

ORDRE I. — Sphagninées		1229
FAMILLE 1. — Sphagnacées		1229
Appareil végétatif, 1229. — Anthéridies et archégonés, 1251. — Sporogone, 1251.		
FAMILLE 2. — Andréacées		1252
ORDRE II. — Bryinées		1255
FAMILLE 5. — Phascacées		1255
Principaux genres, 1255.		
FAMILLE 4. — Bryacées		1254
Principaux genres, 1255. — Mousses fossiles, 1255.		

EMBRANCHEMENT III.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Caractères généraux des Cryptogames vasculaires, 1256. — Division des Cryptogames vasculaires en trois classes : Filicinées, Equisétinées et Lycopodinées, 1257.

CLASSE I

FILICINÉES

Caractères généraux, 1257. — Division de la classe des Filicinées en trois ordres, 1257.

ORDRE I. — Fougères.	1258
Appareil végétatif, 1258. — Croissance et ramification de la tige, 1259. — Structure de la tige, 1242. — Croissance, ramification et structure de la feuille, 1245. — Croissance, ramification et structure des racines, 1247. — Formation des spores, 1249. — Germination des spores et développement du prothalle, 1250. — Anthéridies, 1252. — Archégones, 1255. — Développement de l'œuf en embryon et en plante adulte, 1255. — Fougères apogames, 1255. — Division de l'ordre des Fougères en six familles, 1255.	
FAMILLE 1 : Hyménophyllées, 1254. — FAMILLE 2 : Cyathéacées, 1254. — FAMILLE 3 : Polypodiacées, 1255. — FAMILLE 4 : Gleichéniées, 1255. — FAMILLE 5 : Osmondées, 1255. — FAMILLE 6 : Schizacées, 1256. — Fougères fossiles	1256
ORDRE II. — Marattioidées.	1257
Caractères généraux, 1257. — Division de l'ordre des Marattioidées en deux familles, 1257.	
FAMILLE 7. — Marattiacées	1257
Appareil végétatif, 1257. — Formation des spores, 1259. — Germination des spores ; prothalle, 1261. — Principaux genres, 1261. — Marattiacées fossiles, 1261.	
FAMILLE 8. — Ophioglossées	1262
Appareil végétatif, 1262. — Formation des spores, 1263. — Germination des spores ; prothalle, 1264. — Genres, 1265. — Ophioglossées fossiles, 1265.	
ORDRE III. — Hydroptérides.	1266
Caractères généraux, 1266. — Division de l'ordre des Hydroptérides en deux familles, 1266.	
FAMILLE 9. — Salviniacées.	1266
Appareil végétatif, 1266. — Formation des spores, 1267. — Germination des spores ; prothalles, 1269. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1271. — Salviniacées fossiles, 1272.	
FAMILLE 10. — Marsiliacées	1272
Appareil végétatif, 1272. — Formation des spores, 1275. — Germination des spores ; prothalle, 1276. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1277. — Marsiliacées fossiles, 1278.	

CLASSE II

ÉQUISÉTINÉES

Caractères généraux, 1278. — Division de la classe des Équisétinées en deux ordres et familles, 1279.

ORDRE I. — Équisétinées isosporées	1279
FAMILLE 1. — Équisétacées.	1279
Appareil végétatif, 1279. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1281. — Formation des spores, 1285. — Germination des spores ; prothalles, 1285. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1286. — Équisétacées fossiles.	
ORDRE II. — Équisétinées hétérosporées.	1287
FAMILLE 2. — Annulariées	1287
Appareil végétatif, 1287. — Disposition des sporanges, 1287.	

CLASSE III

LYCOPODINÉES

Caractères généraux, 1280. — Division de la classe des Lycopodinées en deux ordres, 1288.

ORDRE I. — Lycopodinées isosporées.	1288
--	------

FAMILLE 1. — Lycopodiacées	4288
Appareil végétatif, 1288. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1290. — Formation des spores, 1291. — Germination des spores; prothalle, 1292. — Genres, 1295. — Lycopodiacées fossiles, 1295.	
ORDRE II. — Lycopodiées hétérospores.	1295
FAMILLE 2. — Isoétées	1295
Appareil végétatif, 1294. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1294. — Formation des spores, 1295. — Germination des spores; prothalle, 1297. — Isoétées fossiles, 1298.	
FAMILLE 3. — Sélaginellées	1299
Appareil végétatif, 1299. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1300. — Formation des spores, 1301. — Germination des spores; prothalle, 1302. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1305. — Sélaginellées fossiles, 1304.	
FAMILLE 4. — Lépidodendrinées	1504
Forme et structure de l'appareil végétatif, 1504. — Disposition des sporanges, 1507. — Principaux genres, 1508.	

EMBRANCHEMENT IV

PHANÉROGAMES

Caractères généraux des Phanérogames, 1509. — Racine, 1509. — Tige, 1510. — Feuille, 1510. — Fleur, 1510. — Division des Phanérogames en deux sous-embranchements : Gymnospermes et Angiospermes, 1511.

SOUS-EMBRANCHEMENT I

GYMNOSPERMES

CLASSE I

GYMNOSPERMES

Caractères généraux, 1512. — Division de la classe des Gymnospermes en trois familles, 1515.

FAMILLE 1. — Cycadinées	1515
Appareil végétatif, 1515. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1514. — Fleurs, 1516. — Fruit et graine, 1518. — Affinités, 1518. — Principaux genres, 1519. — Cycadinées fossiles, 1519.	
FAMILLE 2. — Conifères	1519
Appareil végétatif, 1519. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1521. — Fleurs, 1525. — Fruit et graine, 1530. — Affinités, 1534. — Principaux genres, 1535. — Conifères fossiles, 1535. — Cordaitées, 1534.	
FAMILLE 3. — Gnétacées	1555
Appareil végétatif, 1555. — Fleurs, 1557. — Fruit et graine, 1558. — Gnétacées fossiles, 1558.	

SOUS-EMBRANCHEMENT II

ANGIOSPERMES

CLASSE II.

MONOCOTYLÉDONES

Caractères généraux, 1559. — Division de la classe des Monocotylédones en quatre ordres, 1540.

ORDRE I. — Graminidées.	1541
Caractères généraux, 1541. — Division de l'ordre des Graminidées en neuf familles, 1541.	
FAMILLE 1 : Graminées, 1541. — FAMILLE 2 : Cypéracées, 1546. — FAMILLE 3 : Centro- lépidées, 1549. — FAMILLE 4 : Lemnacées, 1550. — FAMILLE 5 : Najaadacées, 1551. — FAMILLE 6 : Aroïdées, 1555. — FAMILLE 7 : Typhacées, 1556. — FAMILLE 8 : Pandanées, 1557. — FAMILLE 9 : Cyclanthacées	
	1558
ORDRE II. — Joncinées	1558
Caractères généraux, 1558. — Division de l'ordre des Joncinées en cinq familles, 1558.	
FAMILLE 10 : Restiacées, 1559. — FAMILLE 11 : Ériocaulées, 1559. — FAMILLE 12 : Triglo- chinées, 1560. — FAMILLE 13 : Palmiers, 1561. — FAMILLE 14 : Joncacées	
	1564
ORDRE III. — Liliinées	1566
Caractères généraux, 1566. — Division de l'ordre des Liliinées en cinq familles, 1567.	
FAMILLE 15 : Alismacées, 1567. — FAMILLE 16 : Commélinacées, 1568. — FAMILLE 17 : Xyridacées, 1569. — FAMILLE 18 : Pontédériacées, 1570. — FAMILLE 19 : Liliacées, 1571.	
	1576
ORDRE IV. — Iridinées	1576
Caractères généraux, 1576. — Division de l'ordre des Iridinées en dix familles, 1577.	
FAMILLE 20 : Amaryllidées, 1577. — FAMILLE 21 : Dioscoracées, 1579. — FAMILLE 22 : Iridées, 1581. — FAMILLE 23 : Hémodoracées, 1582. — FAMILLE 24 : Broméliacées, 1585. — FAMILLE 25 : Scitaminées, 1585. — FAMILLE 26 : Orchidées, 1586. — FAMILLE 27 : Hydrocharidées	
	1589
Tableau résumant la division de la classe des Monocotylédones en ordres et familles, 1591.	

CLASSE III

DICOTYLÉDONES

Caractères généraux, 1592. — Division de la classe des Dicotylédones en six ordres, 1592.

ORDRE I. — Apétales supérovariées.	1595
FAMILLE 1. — Urticacées	
	1595
Appareil végétatif, 1595. — Fleur, 1595. — Fruit et graine, 1595. — Principaux genres, 1596.	
Familles rattachées aux Urticacées, 1597. — Platanées, 1597. — Leitnériées, 1597. — Cératophyllées, 1597. — Casuarinées, 1598. — Chloranthées. — 1598. — Résumé, 1599.	
FAMILLE 2. — Pipéracées	
	1599
Appareil végétatif, 1599. — Fleur, 1599. — Fruit et graine, 1400. — Principaux genres, 1400. — Affinités, 1401.	
Familles rattachées aux Pipéracées, 1401. — Myricées, 1401. — Lacistémées, 1401. — Sali- cinées, 1402. — Balanopsées, 1402. — Résumé, 1402.	
FAMILLE 5. — Polygonacées.	
	1405
Appareil végétatif, 1405. — Fleur, 1405. — Fruit et graine, 1404. — Principaux genres, 1404. — Affinités, 1405.	
FAMILLE 4. — Chénopodiées.	
	1405
Appareil végétatif, 1405. — Fleur, 1405. — Fruit et graine, 1406. — Principaux genres, 1406. — Affinités, 1407.	
Familles rattachées aux Chénopodiées, 1407. — Phytolaccacées, 1407. — Aizoacées, 1408. — Batidées, 1409. — Nyctaginées, 1410. — Illicébrées, 1411. — Podostémées, 1411. — Résumé, 1412.	
FAMILLE 5. — Protéacées.	
	1412
Appareil végétatif, 1412. — Fleur, 1412. — Fruit et graine, 1415. — Principaux genres, 1415. — Affinités, 1414.	
Familles rattachées aux Protéacées, 1414. — Élaéagnées, 1414. — Thyméléacées, 1415. — Péncacées, 1416. — Résumé, 1417.	

ORDRE II. — Apétales inférovariées.	1417
FAMILLE 6. — Cupulifères	1417
Appareil végétatif, 1417. — Fleur, 1417. — Fruit et graine, 1419. — Principaux genres, 1419. — Affinités, 1420.	
Familles rattachées aux Cupulifères, 1420. — Juglandées, 1420.	
FAMILLE 7. — Santalacées.	1421
Appareil végétatif, 1421. — Fleur, 1421. — Fruit et graine, 1422. — Principaux genres, 1422. — Affinités, 1422.	
Familles rattachées aux Santalacées, 1422. — Loranthacées, 1422. — Balanophoracées, 1424. — Rafflésiacées, 1425. — Résumé, 1427.	
FAMILLE 8. — Aristolochiacées.	1427
Appareil végétatif, 1427. — Fleur, 1427. — Fruit et graine, 1427. — Principaux genres, 1428. — Affinités, 1428.	
Familles rattachées aux Aristolochiacées, 1428. — Bégoniées, 1428. — Datiscées, 1428. — Résumé, 1429.	
ORDRE III. — Dialypétales supérovariées.	1429
FAMILLE 9. — Renonculacées	1429
Appareil végétatif, 1429. — Fleur, 1451. — Fruit et graine, 1451. — Principaux genres, 1451.	
Familles rattachées aux Renonculacées, 1429. — Anonacées, 1452. — Magnoliacées, 1455. — Monimiacées, 1454. — Ménispermées, 1455. — Myristicées, 1456. — Berbéridées, 1457. — Lauracées, 1458. — Nymphéacées, 1459. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type polystémone, 1440.	
FAMILLE 10. — Malvacées.	1440
Appareil végétatif, 1440. — Fleur, 1440. — Fruit et graine, 1442. — Principaux genres, 1442. — Affinités, 1443.	
Familles rattachées aux Malvacées, 1445. = 1 ^{re} série : Placentation axile. — Ternstroemiacées, 1443. — Clusiacées, 1445. — Billeniées, 1446. — Ochnacées, 1447. — Diptérocarpées, 1448. — Sarcocollées, 1449. — Ilumiriées, 1449. — Euphorbiacées, 1450. — Buxées, 1455. — Empétrées, 1455. = 2 ^e série : Placentation pariétale, 1454. — Cistées, 1454. — Bixacées, 1455. — Samydées, 1456. — Passiflorées, 1457. — Ilypéricacées, 1458. — Tamariscinées, 1459. — Violacées, 1459. — Droséracées, 1460. — Sarracénicées, 1461. — Népenthées, 1462. — Résédacées, 1462. — Crucifères, 1465. — Capparidées, 1466. — Papavéracées, 1467. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type méristémone, 1469. — Tableau, 1470.	
FAMILLE 11. — Géraniacées.	1471
Appareil végétatif, 1471. — Fleur, 1471. — Fruit et graine, 1472. — Principaux genres, 1472. — Affinités, 1475.	
Familles rattachées aux Géraniacées, 1475. — Linacées, 1475. — Crassulacées, 1474. — Élatinées, 1475. — Caryophyllées, 1476. — Portulacées, 1477. — Zygophyllées, 1478. — Rutacées, 1479. — Méliacées, 1481. — Simarubacées, 1482. — Anacardiées, 1485. — Sapindacées, 1485. — Sabiées, 1487. — Malpighiacées, 1487. — Polygalées, 1489. — Trémandrées, 1489. — Vochysiées, 1490. — Légumineuses, 1491. — Connarées, 1494. — Rosacées, 1495. — Moringées, 1498. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type diplostémone, 1500. — Tableau, 1499.	
FAMILLE 12. — Célastracées.	1500
Appareil végétatif, 1500. — Fleur, 1500. — Fruit et graine, 1501. — Principaux genres, 1501.	
Familles rattachées aux Célastracées, 1502. — Chaillétiées, 1502. — Illiciées, 1502. — Pittosporées, 1505. — Olacinées, 1504. — Vitées, 1505. — Rhamnées, 1505. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type isostémone, 1506.	
ORDRE IV. — Dialypétales inférovariées	1507
FAMILLE 13. — Cactées.	1507
Appareil végétatif, 1507. — Fleur, 1507. — Fruit et graine, 1507. — Principaux genres, 1507. — Affinités, 1508.	
FAMILLE 14. — Saxifragacées	1509
Appareil végétatif, 1509. — Fleur, 1509. — Fruit et graine, 1511. — Principaux genres, 1511. — Affinités, 1511.	

	Familles rattachées aux Saxifragacées, 1512. — Lythracées, 1512. — Enothéracées, 1515. — Haloragées, 1514. — Combrétacées, 1515. — Rhizophoracées, 1516. — Melastomacées, 1517. — Myrtacées, 1519. — Loasées, 1521. — Résumé des Dialypétales inférovariées du type diplostémone, 1522.	
FAMILLE 15. — Umbellifères.		1522
	Appareil végétatif, 1522. — Fleur, 1525. — Fruit et graine, 1524. — Principaux genres, 1524.	
	Familles rattachées aux Umbellifères, 1525. — Araliées, 1525. — Cornées, 1526. — Résumé des Dialypétales inférovariées du type isostémone, 1527.	
ORDRE V. — Gamopétales supérovariées.		1527
FAMILLE 16. — Éricacées.		1528
	Appareil végétatif, 1528. — Fleur, 1528. — Fruit et graine, 1529. — Principaux genres, 1529.	
	Familles rattachées aux Éricacées, 1529. — Épacridées, 1550. — Diapensiacées, 1550. — Lenoécées, 1551. — Cyrillées, 1551. — Primulacées, 1552. — Plombaginées, 1552. — Myrsinées, 1555. — Sapotées, 1551. — Ébénacées, 1555. — Styracées, 1556. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type diplostémone, 1556.	
FAMILLE 17. — Solanées		1557
	Appareil végétatif, 1557. — Fleur, 1557. — Fruit et graine, 1558. — Principaux genres, 1558.	
	Familles rattachées aux Solanées, 1559. — Borraginées, 1559. — Hydrophyllées, 1540. — Polémoniées, 1541. — Convolvulacées, 1541. — Gentianées, 1542. — Loganiées, 1545. — Apocynées, 1544. — Asclépiadées, 1546. — Oléacées, 1547. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type isostémone régulier, 1548.	
FAMILLE 18. — Scrophularinées.		1549
	Appareil végétatif, 1549. — Fleur, 1549. — Fruit et graine, 1550. — Principaux genres, 1550. — Affinités, 1550.	
	Familles rattachées aux Scrophularinées, 1551. — Labiées, 1551. — Utriculariées, 1555. — Gesnéracées, 1555. — Bignoniacées, 1555. — Acanthacées, 1556. — Sélaginées, 1557. — Verbénacées, 1558. — Plantaginées, 1559. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type isostémone zygomorphe, 1560.	
ORDRE VI. — Gamopétales inférovariées		1560
FAMILLE 19. — Campanulacées		1561
	Appareil végétatif, 1561. — Fleur, 1562. — Fruit et graine, 1561. — Principaux genres, 1562.	
	Familles rattachées aux Campanulacées, 1562. — Lobéliées, 1562. — Styliidiées, 1565. — Goodénicées, 1564. — Cucurbitacées, 1565. — Résumé des Gamopétales inférovariées à étamines libres et carpelles fermés, 1567.	
FAMILLE 20. — Rubiacées.		1567
	Appareil végétatif, 1567. — Fleur, 1567. — Fruit et graine, 1568. — Principaux genres, 1568.	
	Familles rattachées aux Rubiacées, 1569. — Caprifoliacées, 1569. — Valérianiées, 1571. — Dipsacées, 1572. — Calycérées, 1575. — Résumé des Gamopétales inférovariées à carpelles clos et étamines unies à la corolle, 1575.	
FAMILLE 21. — Composées		1574
	Appareil végétatif, 1574. — Fleur, 1574. — Fruit et graine, 1576. — Principaux genres, 1576. — Affinités, 1577. — Résumé de l'étude des Dicotylédones, 1577. — Relevé général, 1578.	

DISTRIBUTION DES PLANTES

A LA SURFACE DE LA TERRE

§ 1. — Influence du milieu sur la distribution des plantes	1578
Influence directe des conditions d'existence, 1578. — Oxygène, 1579. — Eau, 1579. — Radiation, 1580. — Aliment, 1580. — Influence des autres êtres vivants sur la distribu-	

tion d'une espèce végétale, 1581.—Influence de la répartition antérieure des espèces, 1581. — Limites de végétation, 1582. — Exemple de l'influence du milieu sur la distribution des plantes, 1582.

2. — Aire des espèces	1585
Aire des espèces, 1585. — Espèces à aire très étendue, 1584. — Espèces à aire moyenne, 1585. — Espèces à aire très restreinte, 1586. — Relations entre les espèces qui ont la même aire, 1586.	
5. — Flores naturelles	1588
Flore arctique, 1588. — Flore des forêts boréales, 1589. — Flore des steppes boréales, 1591. — Flore méditerranéenne et flore californienne, 1595. — Flore chino-japonaise, 1594. — Flore du Sahara, 1595. — Flores tropicales, 1596. — Flore des steppes australes, 1600. — Flore du Cap et du Chili, 1600. — Flore des forêts australes, 1601. — Flores d'Australie, de Madagascar et des autres îles océaniques, 1602.	
4. — Les formes végétales pendant les périodes géologiques	1605
Période du Cambrien, du Silurien et du Dévonien, 1605. — Période du Carbonifère et du Permien, 1604. — Période du Trias, du Jurassique et du Crétacé, depuis le Wealdien jusqu'au Cénomaniien, 1605. — Période du Crétacé, depuis le Cénomaniien jusqu'au Tertiaire, 1606. — Période de l'Éocène inférieur, 1607. — Période de l'Éocène moyen et supérieur, 1607. — Période du Miocène, 1608. — Période du Pliocène, 1608. — Période du Quaternaire, 1609.	
Table alphabétique des matières contenues dans la partie générale de ce Traité.	1610
Index alphabétique des embranchements, classes, ordres, familles, tribus et genres étudiés dans la partie générale de ce Traité, ou cités en exemples dans la partie spéciale.	1615

ERRATA.

P. 45, légende de la fig. 21, et p. 47, ligne 6 en montant, au lieu de *Chaetopsis*, lire *Chaetopteris*.

PP. 45 et 46, notes 1 et 2; voir les notes rectificatives 1 et 2, p. 555.

P. 245, ligne 5 en montant, au lieu de *Dendrocella*, lire *Dendrocolla*.

P. 342, retourner la fig. 154, le nœud en bas.

P. 561, dernière ligne, au lieu de *certains*, lire *certaines*.}

P. 591, ligne 22, au lieu de *Pedicularia*, lire *Pedicularis*.

P. 404, ligne 6 en montant, et p. 405, ligne 2, au lieu de *Euphorbe*, lire *diverses Euphorbiacées*.

P. 450, ligne 9 en montant, au lieu de *genre d'Orchidée d'Australie*, lire *plante d'Australie*.

P. 527, ligne 2, au lieu de *Pholidotus*, lire *Pholidota*.

P. 796, ligne 1, au lieu de *Stigmatophyllum*, lire *Stigmaphyllon*.

P. 796, ligne 52, et p. 802, ligne 19, au lieu de *Thinouia*, lire *Thouinia*.

P. 800, ligne 14, au lieu de *Malrua*, lire *Mærua*.

P. 844, ligne 5 en montant, au lieu de *ensemble*, lire *ensemble*.

P. 864, ligne 5 en montant, et p. 874, ligne 4 en montant, au lieu de *Mimosa Denharti*, lire *Mimosa Dehnhardti*.

P. 1509, au titre, au lieu de *Embranchement III*, lire *Embranchement IV*.

P. 1412, au titre, au lieu de *Famille 4*, lire *Famille 5*.

P. 1417, au titre, au lieu de *Famille 5*, lire *Famille 6*.

P. 1421, au titre, au lieu de *Famille 6*, lire *Famille 7*.

TRAITÉ

DE

BOTANIQUE

L'étude des êtres vivants, la Biologie, se divise en deux branches, suivant qu'elle a pour objet spécial les animaux ou les plantes. La Biologie des animaux est la Zoologie ; la Biologie des plantes est la Botanique.

Botanique générale. Botanique spéciale. — L'étude des plantes peut et doit être faite à deux points de vue différents, qui se complètent.

Ou bien, sans faire acception d'aucun groupe de végétaux en particulier, prenant indifféremment ses exemples et ses preuves partout où il en est besoin, on se propose de connaître la plante en général, sa forme et sa structure, son origine, son développement et sa fin, les phénomènes dont elle est le siège et ceux qui s'accomplissent entre elle et le milieu extérieur. On cherche, en un mot, à comprendre la vie végétale, telle qu'on la voit se manifester à l'époque actuelle, et autant que possible, telle qu'elle a existé aux âges les plus reculés. C'est la Botanique générale.

Ou bien, considérant l'ensemble des végétaux qui peuplent ou qui ont peuplé la Terre, on les compare entre eux sous tous les rapports accessibles à l'observation et à l'expérience, on cherche par où ils se ressemblent et par où ils diffèrent, ce qui conduit à les classer en une série de groupes de plus en plus étendus.

dus. On étudie ensuite les caractères particuliers de tous ces groupes, le rôle qu'ils jouent dans la nature, la manière dont ils sont répartis aujourd'hui à la surface du globe et dont ils s'y sont trouvés distribués dans les temps anciens. C'est la Botanique spéciale.

Ce Traité se divise donc en deux parties :

Première partie : **BOTANIQUE GÉNÉRALE.**

Deuxième partie : **BOTANIQUE SPÉCIALE.**

PREMIÈRE PARTIE

BOTANIQUE GÉNÉRALE

INTRODUCTION

Morphologie et Physiologie. — La Botanique générale doit envisager la plante tour à tour sous deux aspects différents.

Considérant d'abord le végétal en lui-même, à l'état passif, on doit se proposer d'en connaître la forme, au sens le plus général de ce mot : la forme extérieure et la forme intérieure. Comme toutes deux sont changeantes avec l'âge, il ne suffira pas de les étudier seulement à l'un des états qu'elles traversent, par exemple au plus parfait et au plus stable de tous, celui qu'on est convenu d'appeler l'état adulte. Il faudra les suivre l'une et l'autre à travers leurs accroissements successifs depuis le point de départ, c'est-à-dire le germe, jusqu'à cet état adulte, et à travers leur dépérissement successif depuis cet état adulte jusqu'à la mort, qui ne laisse d'elles qu'un cadavre. Et ce n'est pas tout. Ce germe, qui est le commencement, il faudra savoir d'où il vient et comment il se constitue; ce cadavre, qui est la fin, il faudra chercher où il va et comment sa substance se dissout peu à peu pour faire retour au grand réservoir minéral auquel elle a été un instant empruntée. Tout cela, c'est la Morphologie.

Ensuite, considérant la plante dans ses rapports avec le monde extérieur, à l'état actif, on doit se demander comment, à ses divers âges, c'est-à-dire aux divers états de sa forme, elle agit sur le milieu ambiant, quelle action celui-ci à son tour exerce sur elle, enfin ce qui se passe dans l'intérieur même de son corps entre les divers éléments qui le constituent. Cette étude des forces en jeu dans la forme et des phénomènes qu'elles y provoquent, c'est la Physiologie.

Indépendance de la Morphologie et de la Physiologie. — Remarquons de suite que ces deux points de vue, morphologique et physiologique, sont indépendants. La même forme ou partie de forme peut être, en effet, le siège des phéno-

mêmes les plus différents, comme aussi le même phénomène peut s'accomplir dans les formes ou parties de forme les plus diverses. En sorte qu'il n'est pas permis de déduire de la forme connue les phénomènes inconnus qui s'y accomplissent, ni des phénomènes connus la forme inconnue qui en est le siège. Forme et phénomènes veulent être étudiés, pour chaque plante ou partie de plante, séparément. C'est précisément ce défaut de correspondance nécessaire entre la Morphologie et la Physiologie, qui rend ces deux aspects de la science des plantes sans cesse indispensables l'un à l'autre pour s'éclairer et s'expliquer mutuellement.

Aussi, tout en distinguant avec le plus grand soin ces deux côtés des choses, notre exposition ne devra-t-elle pas les séparer par un trop long intervalle, comme celui qui résulterait forcément, par exemple, d'une division de la Botanique générale en Morphologie générale et Physiologie générale. Nous nous laisserons donc guider par la Morphologie, mais à chaque étape importante franchie dans cette voie nous ferons appel à la Physiologie, qui vivifiera nos connaissances acquises et ouvrira notre esprit aux choses encore inconnues.

Cette méthode de distinction et de rapprochement, nous allons l'appliquer aussitôt en traçant dans cette Introduction les caractères généraux, à la fois morphologiques et physiologiques, de l'organisation des plantes : d'où résultera clairement le plan de notre exposition ultérieure.

NOTIONS GÉNÉRALES DE MORPHOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE.

Considérons d'abord la forme extérieure, le contour du corps de la plante, avec l'ensemble des actes qui s'accomplissent entre lui et le milieu extérieur, ce qu'on peut appeler son travail externe. Nous étudierons ensuite sa forme intérieure, sa structure, avec l'ensemble des actes qui s'accomplissent dans sa masse, ce qu'on peut appeler son travail interne.

§ 1

Forme extérieure et travail externe.

La forme du corps est très variable, non seulement dans les diverses plantes au même âge, mais dans la même plante aux divers états de son développement.

Forme simple. Forme ramifiée : membres. — Elle est réduite à la plus grande simplicité, quand le corps est et demeure sphérique. Elle se complique déjà quand il s'allonge en ellipsoïde ou en cylindre, quand il s'aplatit en disque circulaire, et surtout quand il s'allonge et s'aplatit à la fois en ruban. Mais dans tous ces cas, le contour n'ayant pas d'angles rentrants, le corps demeure *simple* et tout d'une venue.

Une complication nouvelle intervient quand le contour prend des angles rentrants, plus ou moins profonds, qui divisent et découpent le corps en un certain nombre de parties ou segments, qu'on appelle des *membres*. Ces segments peu-

vent se découper à leur tour en membres de second ordre, ceux-ci en membres de troisième ordre, et ainsi de suite. Le corps est alors *ramifié*.

Forme homogène. Forme différenciée. — Si le corps est simple, ou si, étant ramifié, tous ses membres sont et demeurent de tout point semblables, il présente les mêmes caractères morphologiques dans toute son étendue; il est *homogène*. Mais le plus souvent, à mesure qu'il se ramifie, ses divers membres prennent les uns par rapport aux autres des différences, d'abord légères, puis de plus en plus accusées; en un mot, il s'établit entre eux, comme on dit, une *différenciation* de plus en plus profonde. Par là, la forme va se compliquant de plus en plus. La complication atteint son plus haut degré quand le corps de la plante, composé du plus grand nombre de membres, présente en même temps entre ses membres les différences les plus nombreuses et les plus profondes, quand il est à la fois le plus ramifié et le plus *différencié*.

Divers degrés de différenciation. — Les plantes dont la forme est ainsi très ramifiée et très différenciée, ont trois sortes principales de membres, qui vont se répétant ordinairement en grand nombre aux divers points de la surface du corps et auxquels on a donné des noms différents. Ce sont les racines, les tiges et les feuilles, résultats d'une différenciation primaire.

Les membres de même nom peuvent aussi, sans perdre jamais leurs caractères fondamentaux, présenter entre eux des différences de moindre importance, qui en varient l'aspect de mille manières et que l'on traduit, toutes les fois qu'il est utile, par des dénominations spéciales. Les feuilles sont tout particulièrement sujettes à cette différenciation secondaire, et les tiges y sont plus exposées que les racines.

D'un autre côté, un même membre peut se diviser par des angles rentrants en un certain nombre de parties. Ces segments sont et demeurent souvent tous semblables, mais parfois il s'établit entre eux des différences plus ou moins profondes que l'on exprime, quand il est nécessaire, en leur donnant des noms différents. C'est encore là une différenciation secondaire.

En résumé, une fois que la différenciation primaire a séparé le corps de la plante en ses trois sortes de membres, il s'y produit une différenciation secondaire qui agit de deux manières différentes : entre les membres de même nom, et entre les parties d'un seul et même membre. La plante la plus différenciée sera donc celle qui présentera réunis, chacun à son plus haut degré, ces trois ordres de différenciation.

Grandes divisions du règne végétal. — Il existe tout un vaste ensemble de végétaux qui réalisent les conditions précédentes. La différenciation primaire y est complète : le corps y est partagé en racines, tiges et feuilles. La différenciation secondaire, tant entre membres de même nom qu'entre parties d'un même membre, s'y manifeste, il est vrai, à des degrés très divers, mais c'est chez eux qu'elle atteint le plus de variété et de profondeur.

Dans un autre grand ensemble de végétaux, la différenciation primaire est incomplète. Le corps ne s'y divise, au plus, qu'en deux sortes de membres : les tiges et les feuilles. Les racines ne s'y montrent jamais. Sur les deux membres qui restent, la différenciation secondaire est peu variée et peu profonde. La distinction fondamentale entre tiges et feuilles va même s'effaçant peu à peu, par d'insensibles transitions, vers le milieu de ce groupe. On y trouve un grand nombre de

plantes dont le corps est homogène, ou du moins ne présente entre ses diverses régions que des différences secondaires, comme on en rencontre, dans le premier groupe, entre les membres de même nom ou entre les diverses parties d'un même membre.

L'ensemble des végétaux se trouve donc, par cette considération, divisé en deux grands groupes : les plantes à racines et les plantes sans racines.

Parmi les plantes à racines, il en est un grand nombre qui, au moins une fois dans leur vie, offrent, en divers points de leur corps, entre les feuilles qui s'y trouvent rapprochées, une série de différenciations de plus en plus profondes, réglées par une loi commune et tendant vers un but commun, qui est en définitive la formation d'un fruit renfermant des graines capables de reproduire la plante. Un ensemble de feuilles différenciées de cette façon et dans ce but s'appelle une *fleur*. Les autres plantes à racines ne présentent jamais entre leurs feuilles ce genre de différenciations; elles se reproduisent autrement. Elles n'ont ni fleurs, ni fruits, ni graines.

Parmi les plantes sans racines, il faut en distinguer aussi de deux sortes. Les unes possèdent, au moins en grande majorité, des feuilles nettement distinctes de la tige. Les autres, à part quelques exceptions, ne présentent pas cette séparation et leur corps est constitué de la même manière dans toutes ses régions, sauf des différenciations secondaires.

On obtient ainsi, par deux coupes successives, une division des plantes en quatre groupes, fondée sur l'inégale différenciation de la forme extérieure du corps.



Plannérogames. Cryptogames vasculaires. Museines. Thallophytes. —

Il convient de désigner chacun de ces quatre groupes principaux par des noms différents.

À cet effet, remarquons d'abord que la racine ayant pour fonction principale d'absorber dans le sol les liquides destinés à nourrir la plante, son existence implique l'existence, à l'intérieur du végétal, de tubes capables de conduire ces liquides dans toutes les régions de son corps, tubes qu'on appelle des *vaisseaux*. Toute plante à racines est donc une plante à vaisseaux, une plante vasculaire; toute plante sans racines est aussi une plante sans vaisseaux, une plante non vasculaire. Observons encore que la présence de fleurs, qui tranchent le plus souvent par de vives couleurs sur le corps de la plante, rend la reproduction par œufs très visible, très apparente, tandis qu'en l'absence de fleurs la reproduction par œufs est plus cachée, plus difficile à apercevoir. C'est cette différence qu'expriment le nom de *Phanérogames* donné aux végétaux à fleurs et celui de *Cryptogames* assigné collectivement à tous ceux qui n'ont pas de fleurs. De ces deux considérations jointes ensemble, dérive immédiatement le nom du second groupe : *Cryptogames à racines*, ou *Cryptogames vasculaires*.

La dénomination du troisième groupe se tire du nom des Mousses (en latin *Musci*) qui en sont les représentants les plus importants : *Muscinées*. Le quatrième groupe enfin, où le corps est simplement constitué par une expansion de forme variée appelée *thalle*, a reçu le nom de *Thallophytes*. On a donc le tableau suivant :

Plantes...	à racines ou vasculaires	{	à fleurs — <i>Phanérogames</i> .	{	(Marguerite, Pomme de terre, Carotte, Rosier, Renoncule, Lis, Blé, Pin.)
			sans fleurs — <i>Cryptogames vasculaires</i> . (Lycopodes, Prêles, Fougères.)		
	sans racines ou non vasculaires	{	ordinairement à feuilles — <i>Muscinées</i> . (Mousses, Hépatiques.)	{	(Algues, Champignons.)
			ordinairement sans feuilles — <i>Thallophytes</i> . (Algues, Champignons.)		

Par la manière même dont on les a obtenus, il est clair que ces quatre grands groupes ne sont pas équidistants, mais rapprochés deux par deux. En d'autres termes, les *Cryptogames vasculaires* ressemblent beaucoup plus aux *Phanérogames* qu'aux *Muscinées*, et les *Muscinées* beaucoup plus aux *Thallophytes* qu'aux *Cryptogames vasculaires*. En réalité la distinction fondamentale est entre plantes à racines ou vasculaires et plantes sans racines ou non vasculaires; l'autre est relativement secondaire.

Divisions principales des Phanérogames : Dicotylédones. Monocotylédones, Gymnospermes. — Les Phanérogames, qui forment le groupe le plus important, se divisent à leur tour et, comme nous aurons souvent par la suite à citer ces divisions, il est nécessaire de les caractériser ici brièvement.

Toutes les Phanérogames, avons-nous dit, produisent des graines dans leurs fleurs. Le plus grand nombre ont les graines enveloppées dans chaque fleur par une cavité close. Les autres ne les ont pas enveloppées dans chaque fleur par une cavité close. Les premières sont dites *Angiospermes*, les autres *Gymnospermes*.

Chez certaines Angiospermes, la jeune plante renfermée dans la graine porte au premier nœud de sa tige deux feuilles opposées, appelées *cotylédons* : ce sont les *Dicotylédones*. Chez les autres, la jeune plante ne porte au premier nœud de sa tige qu'une seule feuille, un seul *cotylédon* ; ce sont les *Monocotylédones*.

Les Gymnospermes ne se prêtent pas à une division semblable. Chez elles la jeune plante porte au premier nœud de sa tige tantôt une seule feuille, tantôt deux, tantôt un plus grand nombre. Le nombre des cotylédons n'y étant pas constant, ce principe de division n'y est pas applicable.

En résumé, le groupe des Phanérogames se trouve ainsi partagé, par deux coupes successives, en trois divisions : les Gymnospermes, les Monocotylédones, les Dicotylédones, et l'on a :

Phanérogames	{	graines protégées — <i>Angiospermes</i>	{	deux premières feuilles — DICOTYLÉDONES	{	(Grand-Soleil, Pomme de terre, Carotte, Rosier, Renoncule.
		une première feuille — MONOCOTYLÉDONES..		{		
		graines nues — <i>Gymnospermes</i>	{		Pin, Cyprés, If.	

Par la manière même dont on les a tracées, on voit que ces trois divisions ne sont pas équivalentes. Les Gymnospermes diffèrent beaucoup plus des Monocotylédones et des Dicotylédones, que celles-ci ne diffèrent entre elles.

Origine de la forme. Hérité. — Quelle que soit sa forme, et quel que soit celui des groupes précédents auquel cette forme le rattache, le corps de la plante dérive toujours d'un corps antérieurement constitué, dont il n'est qu'une partie détachée. A son tour, il s'épare de sa masse, à un moment donné, certaines parties qui sont les points de départ d'autant de corps nouveaux, et ainsi de suite.

Il y a donc continuité corporelle entre les générations successives; en d'autres termes, le corps de la plante ne naît pas, il ne fait que se continuer. C'est cette continuité qui explique et exige le maintien des caractères acquis, ce qu'on appelle l'*Hérédité*.

Si le corps est ramifié, la partie qui se détache pour former un corps nouveau peut comprendre déjà tout un système de membres insérés les uns sur les autres, système tantôt homogène, tantôt plus ou moins profondément différencié. Mais elle peut aussi ne comprendre qu'un seul membre, ou seulement un fragment quelconque d'un membre. Ce fragment peut même être très petit. Il suffit souvent d'une parcelle ayant moins de un millième de millimètre, pour servir d'origine à un corps de très grande dimension, et y assurer la transmission héréditaire de tous les caractères du corps dont il provient.

Travail confondu. Travail divisé. — Plaçons-nous maintenant au point de vue physiologique, et considérons le corps de la plante en action sur le milieu extérieur. L'ensemble des actes qu'il y accomplit constitue son travail externe.

Simple ou ramifié, toutes les fois que le corps de la plante est homogène, il agit en tous les points de sa surface de la même manière sur le milieu extérieur; il exécute en tous ces points le même travail externe, et partout il l'accomplit tout entier. Le travail est confondu en chaque point. Pourtant, si le corps s'allonge en cylindre, une légère différence s'accuse déjà entre le mode d'action longitudinal et le mode d'action transversal, et s'il s'aplatit en même temps en ruban, il y a trois directions suivant lesquelles le travail externe n'est pas tout à fait le même.

Quand le corps est différencié, plus les trois ordres de différenciations distinguées plus haut sont variées et profondes, mieux aussi chaque membre ou partie de membre s'applique exclusivement à une tâche déterminée et différente, et c'est la somme de ces tâches spéciales qui représente désormais le travail total externe du corps. Le travail est de plus en plus divisé. C'est chez les plantes où la forme extérieure est le plus différenciée, que la division du travail externe est poussée au plus haut degré.

En sorte que ces deux notions, l'une morphologique, la différenciation de la forme, l'autre physiologique, la division du travail, se correspondent exactement et s'expliquent l'une par l'autre.

Critérium externe de perfection. — Si maintenant l'on admet, ce qui paraît évident, d'abord qu'une plante est d'autant plus parfaite que son travail total extérieur est mieux accompli, et ensuite que ce travail total extérieur est d'autant mieux accompli qu'il est plus divisé et que les diverses parties en sont plus spécialisées, il en résulte aussitôt qu'une plante est d'autant plus parfaite que sa

forme extérieure est plus différenciée. Et nous voilà munis d'un critérium morphologique à l'aide duquel nous déciderons aisément, dans chaque cas particulier, si une plante est plus ou moins parfaite qu'une autre plante. Appliquant ce critérium aux quatre groupes principaux où nous venons de voir se répartir tous les végétaux, nous sommes conduits à les ranger dans l'ordre suivant, qui exprime en montant le perfectionnement progressif de la forme extérieure : tout au bas les Thallophytes, après elles les Muscinées, puis les Cryptogames vasculaires, enfin tout en haut les Phanérogames. Ces dernières, à leur tour, auront en bas les Gymnospermes, au milieu les Monocotylédones, en haut les Dicotylédones.

Ce critérium de perfection est trop extérieur cependant, pour qu'on puisse compter qu'il suffira seul dans tous les cas particuliers, sans jamais se trouver en défaut. Mais nous saurons bientôt lui en adjoindre un autre, tiré de la profondeur même du corps, d'une valeur plus haute par conséquent et d'une application plus sûre.

§ 2

Forme intérieure ou structure, et travail interne.

Pénétrons maintenant au dedans du corps de la plante, pour en étudier d'abord la forme intérieure ou, comme on dit, la structure, et ensuite le travail interne qui s'accomplit dans cette structure.

Structure simple. Structure

divisée: cellules. — L'œuf des plantes est constitué par une masse continue et indivise. Pendant qu'il grandit pour former peu à peu le corps végétatif, cette continuité de substance s'y conserve quelquefois longtemps et se retrouve jusque dans l'état adulte. Il en est ainsi, par exemple, chez certaines Algues, non seulement parmi celles qui ont une forme simple comme les *Valonia*, ou bien une forme ramifiée mais homogène comme les *Udotea* et les *Vaucheria*, mais même parmi celles dont la forme ramifiée a subi une différenciation profonde comme les *Caulerpa* (fig. 1). La structure de ces plantes est simple.

Mais le plus souvent, à mesure qu'il grandit, l'œuf divise bientôt sa masse en un nombre de plus en plus consi-

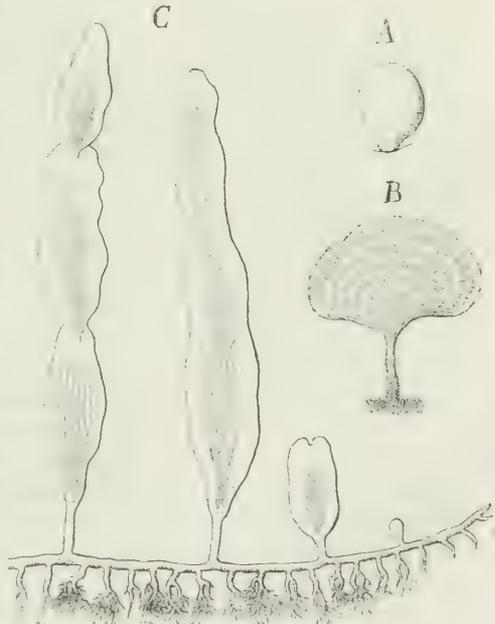


Fig. 1. — Trois Algues à structure simple, unicellulaires. — A, *Valonia utricularis*, forme simple. — B, *Udotea flabellata*, forme ramifiée peu différenciée; les ramifications se serrent en éventail. — C, *Caulerpa prolifera*, forme ramifiée, très différenciée. (D'après Reinke.)

dérable de parties toutes semblables au début. Il en résulte qu'une fois parvenu à l'état adulte, le corps se trouve composé d'un nombre souvent immense de petites masses distinctes, ordinairement invisibles à l'œil nu, juxtaposées et intimement unies comme les pierres d'un édifice. Sa structure est alors *divisée*. Les petites masses issues de la segmentation du corps sont ce qu'on appelle des *cellules*. Cette structure cellulaire se rencontre déjà dans le plus grand nombre des Thallophytes, même parmi celles où la forme du corps demeure simple. Elle existe seule dans les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Phanérogames et



Fig. 2. — Section longitudinale du sommet de la tige d'*Hippuris vulgaris*, montrant la structure divisée, multicellulaire (d'après de Bary).

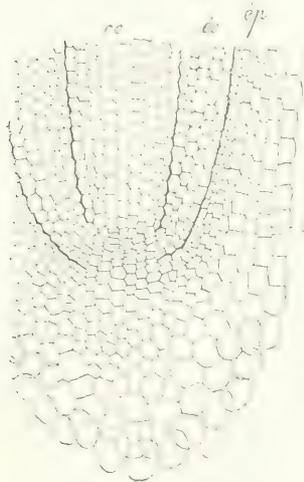


Fig. 5. — Section longitudinale du sommet de la racine de Capucine (*Trochæolum majus*), montrant la structure divisée, multicellulaire.

s'y révèle également dans la tige (fig. 2), dans la racine (fig. 5) et dans la feuille (fig. 4).

Chaque cellule possède les mêmes caractères généraux que l'œuf d'où elle dérive et que le corps tout entier quand il est simple. Aussi peut-on dire, par extension, que le corps tout entier d'un *Valonia*, d'un *Vaucheria*, d'un *Caulerpa*, etc., est aussi une simple cellule.

Alternance de ces deux modes de structure. — Dans le cours de son développement, tout végétal réalise tour à tour ces deux modes de structure. Il n'est plante si divisée qui ne commence par être simple; il n'est plante si simple qui ne finisse par se diviser. Seulement, c'est tantôt l'état de division qui dure peu, et tantôt l'état de simplicité. Pour exprimer cette différence, on dit souvent que la plante est *unicellulaire* dans le premier cas, *pluricellulaire* ou *multicellulaire* dans le second. Par ces mots, on veut simplement traduire la structure que possède le végétal à l'état moyen de son développement, état qui est aussi le plus durable et sous lequel on le rencontre le plus habituellement.

Le passage de la structure simple à la structure divisée se fait, avons-nous dit, par une segmentation répétée dont nous aurons plus tard à étudier le mécanisme. Le retour de la structure cellulaire à la structure simple s'opère par une dissociation des cellules, ou du moins de certaines d'entre elles. Séparée de l'ensemble et isolée dans le milieu extérieur, chacune de ces cellules mène désormais une existence indépendante, grandit, se segmente et produit en définitive un corps nouveau semblable à celui dont elle s'est détachée. A son tour, ce corps met en liberté certaines de ses cellules qui se comportent de la même manière, et les choses se poursuivent de la sorte indéfiniment.

Considérée par rapport à la plante ancienne qu'elle perpétue, la cellule détachée en est la cellule reproductrice; considérée par rapport à la plante nou-

velle qu'elle va produire, elle en est la cellule primordiale. De l'une à l'autre elle transmet, comme il a été dit plus haut, à travers les générations successives, les caractères et les propriétés acquises ; elle est le mécanisme de l'hérédité.

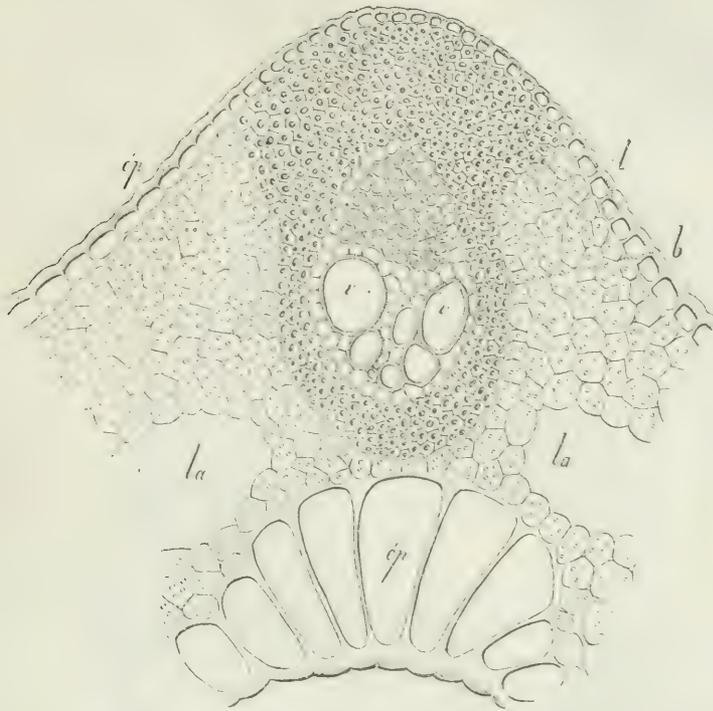


Fig. 4. — Section transversale de la région médiane d'une feuille de *Carex riparia*, montrant la structure divisée, multicellulaire et profondément différenciée.

Structure de la cellule. — Voyons maintenant d'un peu plus près ce que c'est qu'une cellule. En la prenant à l'état de jeunesse, telle qu'on la rencontre, par exemple, aux extrémités en voie de croissance des racines, des tiges et des feuilles (fig. 2 et 5), on la trouve partout formée des mêmes parties essentielles.

À la périphérie, une couche homogène, solide et élastique, fermée de toutes parts: la *membrane*. Au centre, un corps sphérique ou ovale: le *noyau*, renfermant souvent en son milieu un granule appelé *nucléole*. De la membrane au noyau s'étend une matière molle et non élastique, ordinairement granuleuse, qui forme entre les deux une couche épaisse et continue: c'est le *protoplasma* (fig. 5, A).

Le protoplasma contient souvent diverses productions en forme de grains ou de cristaux, issues de son activité propre; bornons-nous pour le moment à en signaler une seule. Ce sont des grains arrondis, de même nature que le protoplasma lui-même, mais qui, au lieu de rester incolores comme lui, se sont teints uniformément en vert, sous l'influence de la lumière, en produisant un principe colorant, la *chlorophylle*. Ce principe est associé dans le grain à une matière jaune la *xanthophylle*, qui se développe même à l'obscurité et se trouve seule dans

les plantes étiolées. Ces grains de protoplasma colorés par la chlorophylle sont appelés, dans le langage courant, des grains de chlorophylle. Ce sont eux qui donnent leur couleur aux parties vertes des plantes et notamment aux feuilles.

Le protoplasma et le noyau ont une composition chimique analogue, étant essentiellement formés tous les deux par divers principes azotés analogues à l'albumine, associés dans des proportions variées. Aussi est-ce surtout par leurs qualités physiques et notamment par leur solidité et leur réfringence, qu'ils se distinguent nettement sur la ligne de contact.

La membrane a une composition chimique beaucoup plus simple. Dépourvue d'azote, elle contient seulement du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène dans les proportions indiquées par la formule $C^5 H^{10} O^5$. Le corps ternaire qui la constitue s'appelle la *cellulose*. Le papier, la toile de lin ou de coton, sont faits de cellulose et donnent une idée de la résistance et des principales propriétés de la substance qui constitue la membrane cellulaire.

Suc cellulaire. — Au sortir de l'état de première jeunesse que nous venons de décrire, si la cellule grandit beaucoup et rapidement, comme c'est le cas le

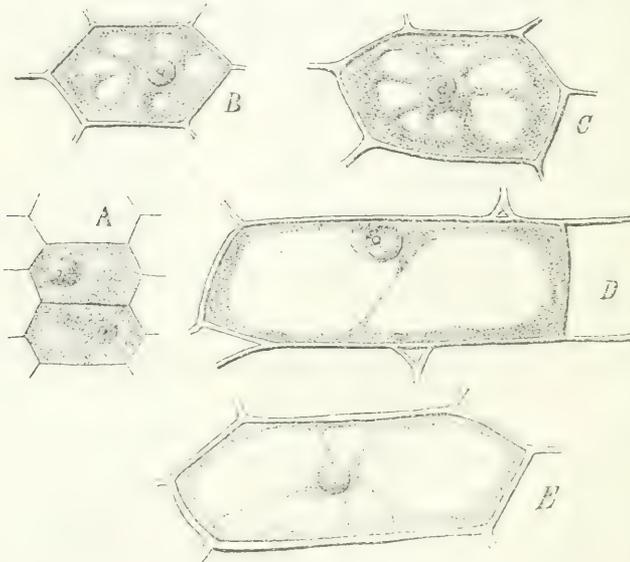


Fig. 5. — Etats successifs de la cellule. — A, avant l'introduction du suc cellulaire : membrane, protoplasma, noyau et nucléole. — B, C, apparition et développement du suc cellulaire : vacuoles. — E, fusion des vacuoles, commencement de rupture des bandelettes. — D, rupture presque complète des bandelettes, noyau ramené dans la couche pariétale du protoplasma. — A, B, C, D sont pris dans la racine de Haricot (*Phaseolus vulgaris*), E dans la feuille de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*).

plus ordinaire, le protoplasma ne peut, sans se déchirer, subir cet agrandissement. Il s'y fait donc, çà et là dans la zone moyenne, des solutions de continuité aussitôt remplies par un liquide clair (fig. 5, B). Elles sont sphériques et le liquide qui les occupe forme dans le protoplasma des gouttelettes transparentes qu'on nomme des *vacuoles*. La cause qui les a produites continuant d'agir, ces gouttelettes vont grandissant peu à peu (fig. 5, C), puis se touchent et

enfin se confondent en une masse liquide unique (fig. 5, E). Le protoplasma forme alors, pour quelque temps du moins, une couche externe continue qui tapisse la membrane, une couche interne également continue qui recouvre le noyau, et de l'une à l'autre des bandelettes rayonnantes, souvent rameuses, dessinant un réseau dont toutes les mailles sont occupées par le liquide.

Plus tard, la cellule continuant de grandir, les bandelettes étirées s'amincissent et se rompent. Alors de deux choses l'une. Ou bien elles se déchirent toutes à la fois et se rétractent mi-partie dans la couche pariétale, mi-partie dans la couche qui entoure le noyau ; celui-ci demeure en place au centre de la cellule et le protoplasma se trouve complètement séparé en deux couches. Ou bien, les bandelettes d'un côté se brisent d'abord ; celles du côté opposé, dépourvues de force antagoniste, se rétractent doucement tout entières et, entraînant le noyau avec la couche protoplasmique qui l'enveloppe, viennent le poser latéralement dans la couche pariétale où il dessine une proéminence (fig. 5, D). Après la rupture de toutes les bandelettes, le protoplasma, demeuré continu avec lui-même, ne forme alors tout entier qu'une seule couche qui est pariétale, et c'est toute la région centrale de la cellule qui est occupée par le liquide. Ce liquide, appelé dans tous les cas *suc cellulaire*, contient naturellement en dissolution tous les principes solubles du protoplasma qu'il baigne.

Mouvements du protoplasma. — A partir du moment où le suc cellulaire y devient abondant (fig. 5, C) le protoplasma entre en mouvement. Les bandelettes tendues à travers la cellule changent incessamment de forme et de position : les unes disparaissent pendant qu'il s'en forme de nouvelles. En même temps, les granules se meuvent le long des bandelettes et le long de la couche pariétale, comme l'indiquent les flèches de la figure 6. Plus tard, quand le suc cellulaire s'est rassemblé en une seule cavité centrale, les mouvements continuent dans la couche pariétale du protoplasma (fig. 5, D).

Quand la cellule, au sortir de son état de première jeunesse, grandit peu ou lentement, la phase de creusement que nous venons de décrire ne s'y montre pas ; le protoplasma y demeure plein et dépourvu des mouvements internes dont nous venons de parler.

Le protoplasma est le corps vivant de la cellule. — Des trois éléments constitutifs principaux d'une cellule jeune : membrane, protoplasma et noyau ; le suc cellulaire étant toujours d'origine postérieure et par conséquent de valeur subordonnée, quel est le plus essentiel ? Pour être en état de répondre à cette question, on peut suivre trois méthodes : la méthode historique, la méthode comparative et la méthode expérimentale. Elles conduisent au même résultat.

1^o *Méthode historique.* — Il s'agit de remonter le cours du développement de la cellule jeune jusqu'à sa naissance, puis de le redescendre jusqu'à sa mort.

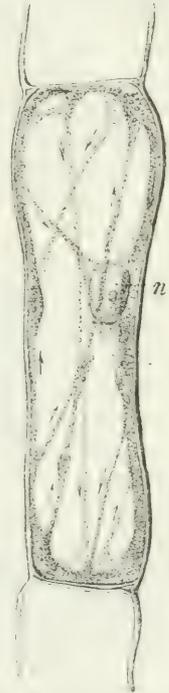


Fig. 6. — Ce n'île d'un poil de Chélideine (*Chelidonium majus*), grossie 600 fois. Les flèches indiquent le sens des mouvements du protoplasma dans les bandelettes et dans la couche pariétale ; n, noyau avec son nucléole (d'après Dippel).

En remontant, on voit la membrane s'amincir de plus en plus et finir par disparaître. A cet état d'extrême jeunesse, la cellule n'est donc formée que de deux éléments: le protoplasma et le noyau; elle est nue. Plus tôt encore, à son origine même, il arrive parfois que le noyau ne s'y retrouve plus; la cellule tout entière est alors constituée simplement par une masse homogène de protoplasma; elle est à la fois nue et sans noyau.

En redescendant le cours du développement de la cellule, soit que le protoplasma se creuse d'abord en se remplissant de suc cellulaire, soit qu'il demeure plein, ce qui n'est après tout qu'une chose secondaire en rapport avec l'énergie et la rapidité de la croissance, il se transforme peu à peu, s'use et enfin disparaît ainsi que le noyau. Tantôt les produits de transformation sont tous solubles et le protoplasma est remplacé peu à peu par un liquide clair tenant ces produits en dissolution; ce liquide, à son tour, peut être plus tard remplacé par de l'air, ou simplement expulsé par pression avec oblitération de la cavité. Tantôt certains d'entre eux sont insolubles, comme l'huile, l'oxalate de chaux, etc., et se déposent à l'état de gouttelettes et de cristaux dans la cavité cellulaire. Tantôt enfin le protoplasma, à mesure qu'il disparaît, se consacre à épaissir la membrane; celle-ci envahit peu à peu l'espace qu'il occupait et n'en laisse subsister parfois qu'un petit point, situé au centre ou refoulé à la périphérie.

Quand la cellule se réduit ainsi à une membrane persistante, pleine d'eau, d'air, d'huile, de cristaux, ou quand sa cavité s'oblitére par épaissement de sa membrane, elle conserve sa forme et son volume primitifs; elle les perd et devient méconnaissable, au contraire, quand sa cavité s'oblitére par compression. La membrane elle-même peut se dissoudre et disparaître totalement. De la cellule primitive il ne reste alors plus rien, aucune autre trace qu'une lacune, qui peut même être comblée plus tard par le développement des cellules voisines.

Quoi qu'il en soit du sort variable de la membrane et de la nature diverse de son contenu final, tant que la cellule possède encore une certaine quantité de protoplasma, elle est capable de croître, de produire de nouvelles combinaisons chimiques et de former, dans des conditions favorables, des cellules nouvelles: elle est vivante. Aussitôt que le protoplasma l'a abandonnée, au contraire, elle perd à la fois toutes ces propriétés: elle est morte. Si sa membrane est persistante, elle peut encore, il est vrai, par son cadavre, être utile à la plante, soit par les qualités physiques de cette membrane, par sa solidité comme dans le bois, ou son imperméabilité comme dans le liège, soit par sa cavité même, qui sert à renfermer et à transporter des liquides, comme dans les vaisseaux conducteurs.

Ainsi donc, dans le cours total du développement d'une cellule appelée à posséder une membrane, un protoplasma, un noyau et un suc cellulaire, c'est le protoplasma qui existe le premier dès l'origine et c'est de lui que dérivent successivement le noyau, la membrane et le suc cellulaire. Plus tard, lorsqu'en s'unissant et en se transformant peu à peu, il a totalement disparu, bien que pouvant encore posséder un noyau, une membrane et un suc cellulaire avec des contenus divers, qui la remplissent parfois totalement, bien que pouvant avoir conservé sa forme et sa grandeur primitives, la cellule est morte. La vie de la cellule est donc liée nécessairement à la présence actuelle du protoplasma. En d'autres ter-

mes, c'est le protoplasma qui est le corps vivant de la cellule et le siège nécessaire de son activité.

2^e *Méthode comparative.* — On arrive à faire la même réponse à la question posée plus haut, si au lieu de considérer les états successifs d'une seule et même cellule, on compare entre elles les cellules les plus différentes, considérées toutes à l'état de leur plein développement.

L'immense majorité possède à cet état, nous l'avons vu, quatre parties distinctes : la membrane, le protoplasma, le noyau et le suc cellulaire. Mais dans les plantes inférieures, chez beaucoup de Thallophytes, par exemple, on trouve fréquemment des cellules qui présentent une membrane, un protoplasma, un suc cellulaire, sans noyau ; d'autres n'ont que la membrane et le protoplasma, sans noyau ni suc cellulaire ; d'autres encore ont seulement le protoplasma et le noyau, sans membrane et sans suc cellulaire ; d'autres enfin, n'ayant jamais ni membrane, ni noyau, ni suc cellulaire, sont toujours réduites à une simple masse homogène de protoplasma (fig. 7). Cette masse protoplasmique peut être de forme



Fig. 7. — Cellules nues sans noyau. A, oosphère de *Fucus vesiculosus* ; B, zoospore d'*Ulothrix rorida* ; C, anthérozoïde de *Pteris aquilina* ; D, myxamibe de *Didymium leucopus* (A, B, C, d'après Thuret ; D, d'après Cienkowski).

régulière et déterminée : sphérique (A), ou ovale (B), ou allongée en ruban spirulé (C) ; elle peut être aussi de forme variable (D). Dans ce dernier cas, elle affecte parfois la forme d'un réseau mobile à mailles changeantes (fig 8), comparable au réseau protoplasmique de la cellule complète que montrent la figure 5, C, E et la figure 6.

Le protoplasma est donc le seul élément constitutif constant des cellules ; toutes les autres parties peuvent manquer, ensemble ou séparément.

5^e *Méthode expérimentale.* — Enfin la méthode expérimentale conduit à la même conclusion par une troisième voie.

Que l'on prenne, par exemple, la cellule tubulaire d'une Algue du genre *Vaucheria* ou d'un Champignon du genre

Mucor. Que l'on perce ou déchire la membrane en un point et qu'on fasse sortir dans l'eau par l'ouverture une portion de la masse protoplasmique interne. On

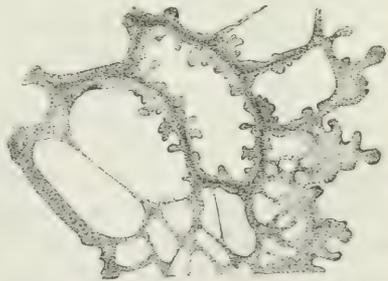


Fig. 8. — Cellule nue sans noyau, en forme de réseau mobile et changeant. Plasmode du *Didymium leucopus* (d'après Cienkowski).

verra celle-ci se contracter en boule, former un peu plus tard à sa périphérie une membrane nouvelle et devenir ainsi une cellule complète, capable de développement ultérieur (fig. 9). D'une façon générale, on peut tailler une cellule en morceaux; chaque fragment du corps protoplasmique suffit à régénérer l'ensemble et à former une cellule nouvelle.



Fig. 9. — Reconstitution d'une cellule par un fragment séparé du protoplasma d'une cellule préexistante. A gauche, protoplasma s'échappant d'un tube percé de *Vaucheria terrestris*: il se sépare en petites masses arrondies. A droite, une de ces masses a rassemblé ses grains de chlorophylle et s'est revêtue d'une membrane (d'après Sachs.)

Seul primitif, seul constant, suffisant seul, même fragmenté, à la reconstituer tout entière dans le milieu extérieur, le protoplasma est à tous ces titres l'élément fondamental de la cellule. Pour tout dire en un mot: la cellule c'est le protoplasma.

Structure homogène. Structure différenciée. — Quand la cellule se réduit à une masse de protoplasma, sa structure peut être dite homogène. Si le corps de la plante est

formé d'une pareille cellule, ou d'un grand nombre de pareilles cellules semblables entre elles, on dira de même que sa structure est homogène.

Quand il se fait de bonne heure, au sein du protoplasma un noyau pour lui servir de centre d'attraction, à sa surface une membrane pour le protéger et çà et là dans sa substance un liquide pour établir une communication facile entre ses points les plus éloignés, ce noyau, cette membrane, ce liquide, dérivés de l'activité du protoplasma, sont les premiers effets d'une spécialisation, d'une différenciation de plus en plus profonde opérée dans le corps protoplasmique d'abord homogène de la cellule. Une cellule complète, comme celle qui nous a servi de point de départ, est donc une cellule différenciée. Si le corps de la plante est formé d'une pareille cellule ou d'un nombre plus ou moins grand de pareilles cellules, toutes semblables entre elles, on dira de même que sa structure est différenciée.

Divers degrés de différenciation. — C'est là, en quelque sorte, une différenciation primaire. Très souvent les choses n'en restent pas là, et il s'opère dans le protoplasma, dans la membrane, dans le noyau, dans le suc cellulaire, des spécialisations nouvelles, une séparation en parties différentes, en un mot une différenciation qu'on peut appeler secondaire.

Cette différenciation secondaire peut produire deux effets différents et pour ainsi dire opposés. Tantôt elle porte à la fois sur le protoplasma, sur la membrane, sur le noyau, sur le suc cellulaire, qu'elle diversifie de plus en plus. Finalement, la cellule acquiert ainsi le plus haut degré de complication dont elle soit capable. Il en est ainsi, par exemple, chez certaines plantes unicellulaires, et notamment dans les Algues appartenant aux familles des Siphonées, des Desmidiées, des Diatomées, etc. Aussi l'étude de ces plantes est-elle très importante au point de vue de la Botanique générale. Qui les ignore ne peut se faire une idée exacte de tout ce qu'une seule cellule est capable de produire à la fois.

Tantôt, au contraire, la différenciation secondaire ne porte que sur l'une des quatre parties issues de la différenciation primaire; celle-là se développe seule

à l'exclusion des autres, qui demeurent homogènes. Suivant les cas, c'est le protoplasma, directement, ou par quelqu'une des formations granuleuses qu'il peut produire et accumuler en lui, comme les grains de chlorophylle par exemple, ou bien c'est la membrane, ou le noyau, ou le suc cellulaire qui se développe d'une manière prédominante et dans une direction déterminée. La structure définitive de la cellule est alors beaucoup moins compliquée que dans le premier cas.

Si le corps de la plante est multicellulaire, il arrive quelquefois que toutes les cellules subissent la même différenciation primaire et le même mode de différenciation secondaire. Elles sont alors et demeurent toutes semblables. Il en est ainsi par exemple dans une Conferve ou dans une Ulve. Le corps n'est pas plus différencié que s'il n'était formé que d'une seule de ces cellules.

Mais bien plus souvent, après avoir subi la même différenciation primaire, les diverses cellules du corps sont frappées très inégalement par la différenciation

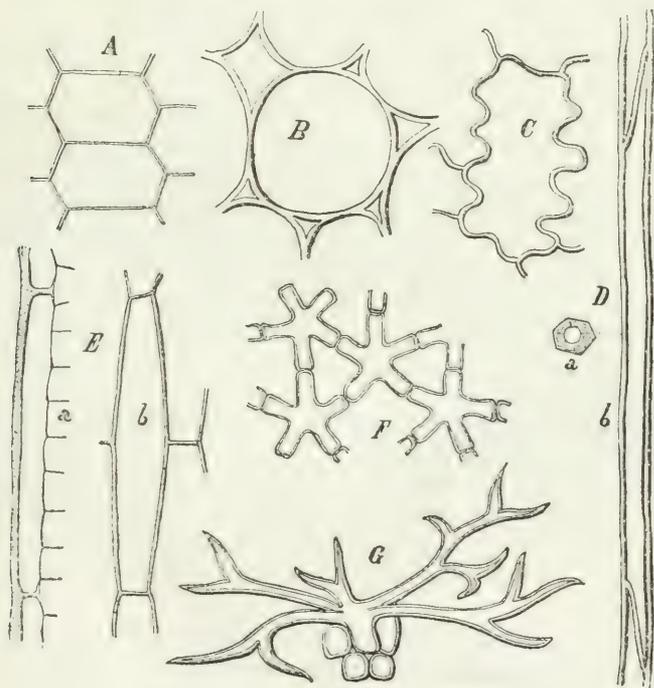


Fig. 10. — Diverses formes des cellules : A, polyédrique ; B, sphérique ; C, aplatie et sinueuse ; D, allongée et pointue aux deux bouts ; E, aplatie en table ; F, étoilée à cinq branches ; G, rameuse.

secondaire. Elles se développent dans des directions divergentes, deviennent de plus en plus dissemblables, en un mot se différencient de plus en plus profondément les unes par rapport aux autres. La structure du corps de la plante est alors différenciée à deux degrés : dans chaque cellule et entre les cellules. C'est chez les Phanérogames que cette différenciation entre cellules, cette spécialisa-

tion des cellules, atteint, en variété et en profondeur, son plus haut degré. Là, le corps adulte renferme le plus souvent des millions de cellules, et, suivant le point qu'on y considère, ces cellules offrent un grand nombre de formes et de structures différentes, un grand nombre de spécialisations (fig. 10). C'est ainsi que la figure 4 nous a montré, en des points très rapprochés d'une même feuille, jusqu'à six ou sept sortes de cellules spécialisées, de forme et de structure diverses.

Travail confondu. Travail divisé. — Plaçons-nous maintenant au point de vue physiologique et considérons l'ensemble des actes qui s'accomplissent dans chaque cellule et entre les diverses cellules, ce qu'on peut appeler le travail interne du corps.

Si le corps est composé de cellules homogènes et toutes semblables, en chaque point d'une cellule et dans chaque cellule du corps le travail sera le même et devra se trouver tout entier accompli. Si le corps est formé de cellules différenciées plus ou moins profondément chacune pour son compte, et pourtant toutes semblables, le travail exécuté par chaque cellule sera encore le même, mais il se trouvera divisé, distribué entre les diverses parties de la cellule. Chacune de ces parties remplira sa tâche spéciale, et c'est la résultante de ces tâches spéciales qui représentera le travail total de la cellule.

Enfin si le corps est formé de cellules différenciées plus ou moins fortement chacune pour son compte, et en même temps différenciées plus ou moins profondément les unes par rapport aux autres, le travail interne se trouvera également divisé à deux degrés. Chaque cellule accomplira une tâche spéciale en rapport avec sa forme et sa structure propre, et cette tâche à son tour se répartira entre les diverses parties qui la composent. Pour avoir le travail total interne du corps, il faudra sommer à deux degrés les travaux élémentaires. Là où la différenciation de structure est la plus variée et la plus profonde à la fois dans la cellule et entre les cellules, là aussi la division du travail interne atteint le plus de variété et de profondeur.

Ainsi, pour la structure comme la forme extérieure, différenciation progressive signifie division progressive du travail.

Critérium interne de perfection. — Pour la structure comme pour la forme, la division progressive du travail physiologique mesure le perfectionnement progressif de l'organisme. La différenciation de structure plus ou moins grande d'une plante nous livre donc un moyen de juger de sa perfection interne plus ou moins grande.

Ce critérium s'applique d'ailleurs de deux manières différentes. Si les deux plantes comparées ne sont formées que d'une seule cellule, ou de cellules toutes semblables, celle chez qui cette cellule ou chacune de ces cellules est le plus différenciée et le plus compliquée dans sa structure est aussi la plus parfaite. Et il arrivera qu'une plante formée d'une cellule unique, mais compliquée par une différenciation interne, sera déclarée beaucoup plus parfaite qu'une autre plante composée de cellules très nombreuses, mais peu différenciées chacune et toutes semblables. Si les deux plantes sont formées de nombreuses cellules dissemblables, c'est à celle qui offre entre ses cellules les différences les plus nombreuses et les plus profondes, et dans chacune d'elles la complication la plus grande, qu'appartient la perfection la plus haute.

Mais si l'une des plantes, formées, je suppose, du même nombre de cellules, a ses cellules très différenciées chacune pour son compte et très compliquées, mais toutes semblables, tandis que l'autre les a très différenciées entre elles, mais très simples, comment juger de leur perfection relative? Leur état n'étant pas comparable, on pourra se trouver fort embarrassé. Toute hésitation cessera cependant si, dans le second cas, les différences entre cellules sont si nombreuses et si grandes qu'elles ne puissent être obtenues en pareil nombre et avec une pareille intensité entre les diverses parties, toujours assez limitées, d'une seule et même cellule. Entre les deux modes de différenciation interne et de division du travail interne, le doute n'est donc permis qu'entre de certaines limites.

Indépendance et valeur relative des deux critères. — La différenciation de la forme extérieure et la division du travail externe nous ont déjà donné un critérium de perfection externe. La différenciation de la structure et la division du travail cellulaire viennent d'y ajouter un critérium de perfection interne. Ces deux critères sont indépendants, et pour estimer la perfection relative de deux plantes données, il faudra toujours puiser à la fois à ces deux sources de caractères, s'adresser à la fois au dehors et au dedans. On ne devra juger par le dehors que si toutes choses sont égales pour le dedans, et par le dedans que toutes choses égales pour le dehors.

En général, ces deux caractères s'accordent assez bien. La différenciation externe marche ordinairement de pair avec la différenciation interne, la division du travail extérieur avec la division du travail intérieur; mais cette correspondance n'est pas du tout nécessaire, et il peut y avoir contradiction. S'il arrive, par exemple, qu'une plante dont la forme est très différenciée et très compliquée, a une structure homogène avec des cellules toutes semblables et, chacune pour son compte, peu différenciées, pendant qu'une autre plante dont la forme est très simple, sphérique par exemple, possède une structure très hétérogène avec des cellules très différentes, comment jugera-t-on de la perfection relative de ces deux organismes? Il faudra, ce semble, attacher alors plus d'importance à l'intérieur qu'à l'extérieur et déclarer, malgré l'apparence, la seconde plante plus parfaite que la première.

II

PLAN D'EXPOSITION DE LA BOTANIQUE GÉNÉRALE.

Ces notions générales sur la forme et le travail externe, sur la structure et le travail interne, une fois bien comprises, on peut tracer le plan de l'étude détaillée qui doit faire l'objet de cette première Partie.

On procédera tout d'abord, comme il est naturel, du dehors au dedans, de ce qui se voit le mieux à ce qui s'aperçoit le plus difficilement. Ensuite on ira du général au particulier. L'exposition sera donc analytique.

Le premier Livre est consacré à l'étude de la forme extérieure du corps pris à l'état adulte, et des phénomènes qui s'accomplissent à cette époque entre la

plante et le milieu extérieur, en un mot à la Morphologie et à la Physiologie externes. On y considère d'abord le corps en général, en dehors de toute différenciation de la forme et de toute division du travail. Puis on en suit la différenciation progressive. Après quoi, l'on étudie successivement la racine, la tige, la feuille et la fleur, résultats principaux de cette différenciation. Chacun des six chapitres ainsi obtenus se subdivise en deux sections, l'une pour la Morphologie, l'autre pour la Physiologie.

Le second Livre traite de la structure du corps, supposé toujours à l'état adulte, et des phénomènes qui s'accomplissent dans cette structure, en un mot de la Morphologie et de la Physiologie internes. Chapitres et sections y correspondent exactement à ceux du premier Livre.

Le troisième Livre suit pas à pas la série des états que traversent avec le temps la forme et la structure du corps, depuis le germe jusqu'à l'état adulte, maintenant bien connu, et depuis l'état adulte jusqu'à la mort. On y cherche aussi à connaître et à comparer les phénomènes qui, à ces divers états, s'accomplissent soit à l'intérieur du corps, soit entre le corps et le milieu ambiant. En un mot on y expose la Morphologie et la Physiologie externes et internes du développement. Le premier chapitre est consacré au développement de la plante, le second au développement de la race.

C'est ainsi que la Botanique générale se trouvera exposée dans ses traits essentiels, la Morphologie et la Physiologie étant toujours rapprochées pour s'éclairer et s'expliquer l'une par l'autre.

LIVRE PREMIER

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE EXTERNES

Dans le cours de ce Livre, à moins que le contraire ne soit dit expressément, nous supposerons toujours la plante parvenue à cette phase de son existence où son corps, ayant acquis sa forme la plus parfaite et la plus stable, est devenu capable de produire des cellules reproductrices, phase que l'on est convenu d'appeler l'état adulte.

CHAPITRE PREMIER

LE CORPS DE LA PLANTE

Dans ce premier Chapitre nous nous proposons d'étudier dans leurs traits généraux, d'abord la forme extérieure du corps, en dehors de toute différenciation de ses membres, ensuite les fonctions extérieures qu'il accomplit, indépendamment de toute division de son travail. Tout ce que nous allons en dire s'appliquera donc aussi bien aux plantes les plus simples et les plus homogènes où le travail est le plus confondu, qu'aux plantes les plus compliquées et les plus différenciées où le travail est le plus divisé, aussi bien aux Thallophytes les plus humbles qu'aux Phanérogames les plus parfaites. Aussi nos exemples pourront-ils être pris indifféremment dans l'une ou l'autre des grandes divisions du règne végétal.

Ce chapitre se subdivise en deux sections, l'une pour la Morphologie générale, l'autre pour la Physiologie générale.

SECTION I

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU CORPS

Forme en activité et forme en repos.— Le corps de la plante adulte se présente à nous sous deux états différents. Dans l'un, il produit sans cesse des parties nouvelles qui modifient à la fois sa forme et sa dimension, il croît ; c'est la période

d'activité, l'état de vie manifestée. Dans l'autre, il se conserve sans aucun changement, il ne croit pas : c'est la période de repos, l'état de vie latente. Avec des durées inégales, qui dépendent des conditions extérieures, ces deux phases se succèdent régulièrement dans le cours de la vie végétale, et la plante passe ainsi tour à tour du repos à l'activité, et de l'activité au repos.

Dans ce qui va suivre, à moins que le contraire ne soit formellement exprimé, la plante adulte sera toujours supposée en pleine possession de son activité, en pleine voie de croissance. Pour étudier la forme générale de son corps, nous aurons donc à considérer, non seulement son état actuel, mais aussi la série des phases qu'elle vient de traverser pour l'acquies et qu'elle va traverser pour le perdre, en un mot son développement prochain. Il nous faudra sans cesse faire entrer le temps dans nos études et nous occuper de rattacher le présent au passé le plus rapproché, et à l'avenir le plus prochain.

Aussi allons-nous entrer en matière en constatant tout d'abord l'existence même de ce développement prochain, de cette croissance, et en cherchant comment elle détermine la forme générale du corps.

§ 1.

Croissance.

Toute plante, considérée à l'état de vie active, forme sans cesse et ajoute à son corps des parties nouvelles : elle croit. Au printemps cette croissance est si forte et si rapide qu'elle frappe tous les regards ; plus tard, pour être souvent plus cachée et plus lente, elle n'est pas moins certaine. Ainsi les Sapins, les Chênes, les Hêtres, et bien d'autres arbres de nos forêts, ne poussent pas de nouvelles branches et n'épanouissent pas de nouvelles feuilles pendant les mois les plus chauds de l'été. Ils croissent pourtant. Dans l'air, la tige et les branches, dans la terre, les racines augmentent notablement d'épaisseur. Les bourgeons grossissent et au centre s'y forment peu à peu les feuilles et les fleurs qui s'épanouiront au printemps prochain. Ainsi encore les Jacinthes, les Fritillaires et les autres Liliacées analogues, une fois que les fruits ont atteint leur grosseur définitive, ne subissent plus aucun changement dans la portion aérienne de leur corps. Leur croissance continue pourtant, mais tout entière souterraine désormais, et s'accuse par la formation des nouveaux bulbes, qui se développeront l'année suivante.

Accroissement. Vitesse de croissance.— L'augmentation de volume acquise pendant un temps donné, sans tenir compte du volume des parties qui peuvent avoir disparu pendant le même temps, est ce qu'on appelle l'*accroissement* du corps, son accroissement absolu, pendant ce temps ; rapportée à l'unité de temps, elle mesure la *vitesse de croissance*.

L'augmentation de volume du corps entier n'est pourtant pas une conséquence nécessaire de la croissance. Il arrive, en effet, que tandis qu'il se forme des parties nouvelles certaines parties anciennes meurent et disparaissent. Si le gain est supérieur à la perte, la différence, c'est-à-dire l'accroissement relatif, est positive, le volume du corps augmente. C'est le cas ordinaire. Si le gain

est égal à la perte, l'accroissement relatif est nul, le volume reste sans changement. Enfin si le gain est inférieur à la perte, l'accroissement relatif est négatif, le corps diminue de volume, tout en croissant.

A mesure qu'il croît et augmente de volume, le corps de la plante augmente généralement de poids. Mais cette augmentation de poids n'est nullement nécessaire. Un Oignon, par exemple, ou un Amaryllis, dont le bulbe pousse sa tige feuillée dans l'air sec d'une chambre, peut perdre le quart de son poids pendant que le volume de son corps a augmenté considérablement, pendant que sa première feuille, par exemple, a décuplé de longueur. Souvent aussi l'augmentation de poids ne porte que sur la quantité d'eau, et la substance sèche du corps diminue notablement de poids pendant la croissance la plus active. Il en est ainsi dans toutes les graines qui germent; la croissance rapide qui suit la germination s'opère, en effet, aux dépens des matériaux solides accumulés dans la graine et elle est toujours accompagnée de la perte d'une partie de ces matériaux.

Ainsi, le corps de la plante peut croître sans augmenter ni de volume ni de poids, bien plus, en diminuant à la fois de volume et de poids. Cependant, en général, la croissance est accompagnée d'une augmentation proportionnelle de ces deux quantités.

Diverses directions de croissance. — Il n'y a peut-être aucune plante qui, à toute époque de son existence, croisse également dans toutes les directions, c'est-à-dire dont le corps soit et demeure sphérique. Presque toujours, la croissance est plus forte dans une certaine direction que dans toutes les autres. Le corps s'allonge alors dans cette direction et prend deux extrémités. Ces deux extrémités peuvent être semblables et continuer l'une et l'autre à croître librement et également : il y a deux sommets, comme on le voit, dans le corps filamenteux et simple des Oscillaires ou des Bactéries. Mais en général, l'une des extrémités cesse bientôt de croître, se fixe le plus souvent et devient la *base* du corps; l'autre, où la croissance se poursuit librement, en forme le *sommet*. La direction de plus grande croissance, qui joint soit les deux extrémités semblables, soit la base au sommet, est la *direction longitudinale* du corps. Toute section menée dans le corps parallèlement à cette direction est une *section longitudinale*. Toute section perpendiculaire à cette direction est une *section transversale*.

Il arrive parfois que la croissance longitudinale se trouve, pour un certain temps du moins, dépassée par la croissance transversale; le corps s'aplatit alors de la base au sommet, mais ce n'est là qu'un phénomène accidentel, dont la tige des *Isoetes* fournit un exemple. Dans toute section transversale du corps, il y a un point autour duquel le contour externe et l'organisation interne sont disposés de façon que ce point doit être regardé comme le *centre organique* de la section transversale. Toute ligne menée de ce centre organique à un point de la périphérie est un rayon. Le centre organique de la section transversale ne coïncide pas nécessairement avec son centre de figure, et de fait il arrive assez fréquemment que cette coïncidence n'a pas lieu.

Si l'on imagine maintenant les centres organiques de toutes les sections transversales du corps reliés ensemble par une ligne, cette ligne sera l'*axe longitudinal* ou l'*axe de croissance* du corps. Cet axe peut être droit ou courbe; il peut être courbe au voisinage du sommet, pour se redresser plus bas, ou inversement. Tout

plan qui coupe le corps suivant son axe est une *section longitudinale axile*. Si l'axe est recourbé dans un plan, ce plan de courbure détermine la seule section longitudinale axile que l'on puisse mener dans le corps. Si l'axe est droit, il devient possible de mener dans le corps un nombre indéfini de sections longitudinales axiles.

Dans toutes les directions perpendiculaires à l'axe, la croissance peut avoir la même intensité; elle est dite alors simplement *transversale*, et le corps est cylindrique, comme dans la plupart des tiges et des racines. Si la croissance transversale a, suivant les divers rayons, une valeur inégale, atteignant sa plus grande intensité dans une certaine direction et sa plus petite dans la direction perpendiculaire, le corps est aplati en lame ou en ruban, comme dans la plupart des feuilles, et l'on y distingue la croissance transversale *en largeur*, de la croissance transversale *en épaisseur*. Le rapport d'intensité entre la croissance en largeur, ou en épaisseur, et la croissance en longueur change souvent au cours du développement. Suivant qu'il augmente ou diminue, le corps s'élargit ou s'effile; s'il augmente et diminue tour à tour périodiquement, le corps, alternativement renflé et étranglé, devient noueux. Parfois même, quand l'allongement a pris fin, la croissance en largeur continue; le corps s'aplatit alors en forme de plateau, qui peut même se relever tout autour du sommet, de manière à placer celui-ci au fond d'une cavité.

Chez quelques végétaux le corps n'a pas d'axe longitudinal. La croissance y est intense et la même dans toutes les directions d'un plan; elle est beaucoup plus faible dans la direction perpendiculaire. Les plantes douces ainsi d'un *plan de croissance* sont en assez petit nombre et ne se rencontrent que dans les Algues les plus simples (Volvocinées, Ulvacées, Hydrodictyées, Coléochætées, etc.).

Croissance terminale et intercalaire. Croissance indéfinie et définie. — La croissance longitudinale peut s'opérer de deux manières. Tantôt c'est au sommet que toutes les formations nouvelles naissent et s'échelonnent en se superposant : la croissance est *terminale*. Tantôt c'est tout le long du corps, ou du moins dans une certaine partie de son étendue, que des parties nouvelles se forment et s'intercalent aux parties anciennes : la croissance est *intercalaire*. Ces deux modes peuvent coïncider et ajouter leurs effets, dans une proportion variable selon les cas, pour former l'accroissement total du corps. C'est ce qui arrive quand les nouvelles parties formées au sommet subissent plus tard en certains de leurs points une croissance locale.

Terminale ou intercalaire, la croissance peut être illimitée ou limitée. Dans le premier cas, tous les segments transverses qui se superposent peu à peu sont ordinairement semblables de tous points et ne font que se répéter indéfiniment. Dans le second, les segments successifs sont souvent dissemblables et vont d'ordinaire en se réduisant peu à peu.

Age relatif des parties. — Quand la croissance est exclusivement terminale, les parties du corps vont se superposant régulièrement par rang d'âge décroissant de la base au sommet. Toute section transversale plus rapprochée du sommet est plus jeune que toute section transversale plus éloignée. La formation est *basifuge*. C'est un cas très fréquent.

Quand la croissance est exclusivement intercalaire, elle peut s'opérer également

dans tous les points du corps à la fois, ou se localiser dans une certaine zone transversale. Dans le premier cas, toutes les parties sont nécessairement de même âge, leur formation est *simultanée*. C'est ainsi par exemple que toutes les cellules qui composent le corps d'une Oscillariée, d'une Bactériacée ou d'une Conjuguée sont et demeurent indéfiniment du même âge. Dans le second cas, les parties sont d'âge différent, d'autant plus jeunes qu'on s'approche davantage de la zone de croissance; leur formation est *successive*. Suivant que la zone où se localise la croissance intercalaire est située vers le sommet, ou vers la base, ou quelque part vers le milieu du corps, la formation des parties est *basifuge*, *basipète*, ou *mixte* c'est-à-dire basipète dans la région supérieure et basifuge dans la région inférieure.

Enfin quand la croissance est à la fois terminale et intercalaire, ce qui est très fréquent, les deux effets se superposent. Le sommet produit d'abord des parties en ordre basifuge, puis dans ces parties s'en intercalent de nouvelles qui se forment suivant le mode simultané ou suivant l'un des trois modes successifs que nous venons de caractériser.

Symétrie de croissance. — Pendant qu'il poursuit ainsi sa croissance longitudinale, le corps peut disposer sa conformation transversale de plusieurs manières différentes. Imaginons un plan passant par l'axe et divisant en deux moitiés le corps ou la portion du corps que l'on considère. Si ces deux moitiés sont conformées exactement de la même manière, mais en sens inverse, de chaque côté du plan, comme la moitié droite et la moitié gauche du corps de l'homme, de manière à ce que l'une soit l'image de l'autre dans un miroir, elles sont dites *symétriques* et le plan qui les sépare est un *plan de symétrie*.

S'il n'existe qu'un seul plan divisant de la sorte le corps en deux moitiés symétriques, le corps est dit symétrique par rapport à un plan, ou *bilatéral*. Un plan dirigé suivant l'axe perpendiculairement au plan de symétrie partage le corps en deux moitiés diversement conformées : une moitié *dorsale* et une moitié *ventrale*. Ce que l'on exprime souvent en disant que le corps est *dorsiventral*. Il en est nécessairement ainsi toutes les fois que l'axe est courbe.

Si plusieurs plans passant par l'axe de croissance partagent cette propriété, le corps est dit symétrique par rapport à une ligne droite qui est son axe de croissance, ou *multilatéral*.

Quand le corps est symétrique par rapport à un plan, toutes ses sections transversales sont symétriques par rapport à une ligne diamétrale, qui est la trace du plan sur la section. Quand il est symétrique par rapport à un axe, toutes les sections transversales sont symétriques par rapport à un point, qui est leur centre organique.

Inégalité de croissance. Nutation. Torsion. — Que le corps soit symétrique par rapport à un axe ou par rapport à un plan, sa croissance peut s'opérer de la même manière le long de toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa périphérie. Elle peut être la même aussi le long de ces lignes périphériques et le long de l'axe ou du plan de symétrie. Quand il en est ainsi, le corps croît en ligne droite et les côtes de sa surface suivent de la base au sommet la même direction rectiligne.

Mais souvent les choses se passent autrement sous l'un ou l'autre de ces deux

points de vue, et même sous tous les deux à la fois. Si l'allongement est inégal aux divers points de la circonférence, le corps se penche et devient convexe du côté du plus grand allongement actuel; il y a, comme on dit, *nutation*. Si la croissance est plus grande le long de la surface que suivant l'axe, le corps se tord autour de l'axe; il y a *torsion*. Si ces deux inégalités coexistent et superposent leurs effets, le corps se courbe et se tord en même temps; il y a à la fois nutation et torsion. La nutation et la torsion provoquent, dans les diverses parties de la plante en voie de croissance, des mouvements temporaires, dus à des causes internes, qu'il faudra toujours distinguer avec soin des mouvements déterminés dans ces mêmes parties par les agents extérieurs. Les premiers sont du ressort de la Morphologie, les seconds du domaine de la Physiologie.

Nutation révolutive (1). **Nutation dans un plan : hyponastie, épina-**
stie (2). — C'est ainsi que la plupart des corps multilatéraux, la plupart des tiges dressées, par exemple, impriment à leur sommet un mouvement circulaire ou elliptique, parce que la ligne de plus fort allongement s'y déplace progressivement tout autour de l'axe de croissance. A un moment donné, je suppose, c'est le côté nord qui s'accroît le plus vite, puis le côté ouest, puis le côté sud, puis enfin le côté est, après quoi la supériorité passe de nouveau au côté nord pour suivre la même évolution. La nutation est dite *tournante* ou *révolutive*. En raison de l'allongement continu du corps, son sommet va s'élevant constamment pendant la nutation et par conséquent ne décrit pas son mouvement révolutif dans un plan, mais bien suivant une hélice ascendante.

Dans la plupart des corps bilatéraux, dans les feuilles, par exemple, les deux moitiés grandissent de la même manière, mais la face dorsale croît tour à tour plus ou moins fortement que la face ventrale: d'où une nutation dans le plan de symétrie. Tant que la face dorsale croît plus fortement, le corps est concave sur sa face ventrale: il est dit *hyponastique*. Quand plus tard il s'allonge davantage sur sa face ventrale, pour se redresser d'abord et parfois devenir concave sur sa face dorsale, il est dit *épinastique*. L'épinastie et l'hyponastie contribuent, avec les forces dirigeantes du milieu extérieur que nous étudierons plus loin, à donner aux corps bilatéraux la position qu'ils affectent dans l'espace.

La nutation et la torsion se manifestent déjà chez les Thallophytes, mais elles se présentent plus fréquemment et on les a surtout étudiées dans les plantes vasculaires et principalement chez les Phanérogames. Nous y reviendrons plus tard avec détails en traitant de la tige et de la feuille.

Mesure de l'accroissement dans des conditions extérieures constantes. — Il est nécessaire de pouvoir mesurer l'accroissement, notamment l'accroissement longitudinal du corps de la plante ou d'une partie quelconque de son corps, soit dans des conditions extérieures constantes pour voir comment la vitesse de croissance varie avec l'âge, ce qui est du ressort de la Morphologie, soit dans des conditions d'où l'on retranche tour à tour l'un des éléments, pour voir comment, à un moment donné, la vitesse de croissance est influencée par cet élément, ce qui est du domaine de la Physiologie.

(1) Dutrochet: *Des mouvements révolutifs spontanés* (Comptes rendus, XVII, p. 989, 1845).

(2) H. de Vries: *Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 223, 1872).

Mesure directe à l'aide de repères. — Si la croissance est rapide, on peut déjà faire les mesures avec quelque précision, en traçant des points de repère sur le corps et en mesurant à des intervalles égaux l'écartement de ces points de repère. Cette mesure peut être faite par application directe d'une règle divisée. On obtient plus de précision en se servant d'une lunette horizontale munie de deux fils croisés et mobile le long d'une règle divisée verticale.

Mais si la croissance est lente et s'il est nécessaire d'en suivre les progrès à de courts intervalles de temps, d'heure en heure par exemple, il faut recourir à des méthodes plus précises.

Auxanomètres. — Les appareils employés sont appelés *auxanomètres* (1). On en a réalisé de plusieurs sortes. Ils ont ceci de commun, qu'au sommet de la plante ou de la partie de plante à étudier, on ajuste un fil de soie mince et

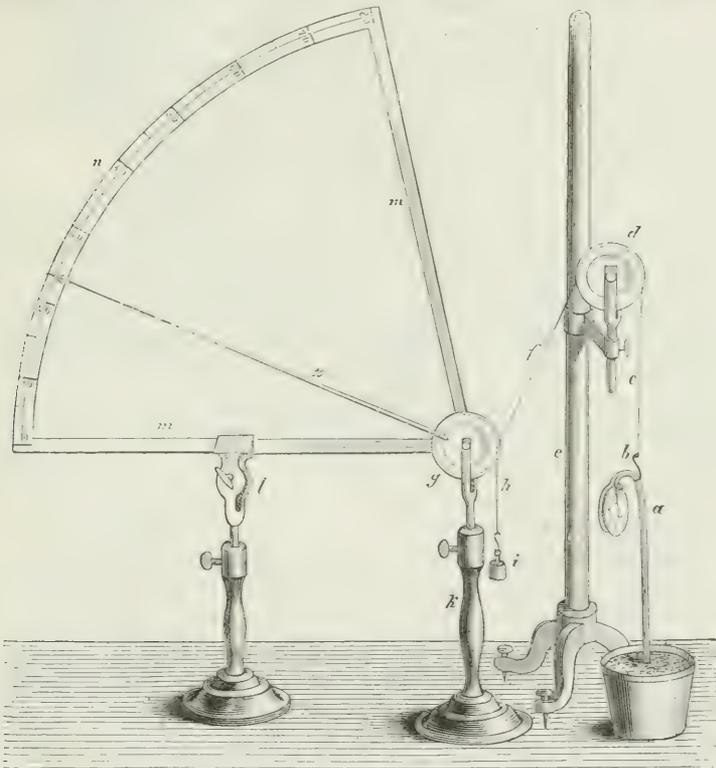


Fig. 41. — Auxanomètre indicateur (Sachs).

solide, qui s'élève verticalement, s'enroule sur une poulie très mobile et met en mouvement un stylet indicateur ou traceur.

Dans la disposition la plus simple, l'extrémité libre du fil de soie est tendue par un poids de quelques grammes et porte une aiguille horizontale, dont la

(1) J. Sachs : *Traité de Botanique*, édition française, p. 976, 1874, et *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 99, 1872.

pointe descend le long d'une règle verticale divisée en millimètres, à mesure que l'autre bout du fil, attaché à la plante, est soulevé par son allongement. La croissance est mesurée ici en vraie grandeur.

Auranomètre indicateur. — Le second appareil agrandit l'allongement et le rend plus facile à mesurer (fig. 41). Attaché en *b* à la plante *a*, le fil *cf* passe sur la poulie *d*, et est assujéti par une petite pointe à une seconde poulie *g*. Dans la direction du rayon de cette seconde poulie est fixée une longue aiguille *z*, dont la pointe se déplace sur un arc *mn*, divisé en degrés. Le moment de rotation de l'aiguille est équilibré par un petit contre-poids *i*, qui cherche à tourner la poulie en sens contraire et dont l'excès de force sert à tendre le fil *cf*. Ceci posé, si le corps s'allonge au-dessous du petit crochet *b*, le poids *i* descend, une égale portion du fil *cf* s'enroule sur la poulie *g*, et la pointe de l'aiguille s'élève le long de l'arc gradué. Si l'aiguille est dix fois plus longue que le rayon de la poulie, le déplacement de sa pointe sera dix fois plus grand que l'accroissement du corps. Cet instrument permet par conséquent d'apprécier même de très faibles allongements. Il partage toutefois avec le précédent l'inconvénient d'exiger la présence de l'observateur à des moments très précis, ce qui rend les observations, surtout les observations nocturnes, très difficiles.

Auranomètre enregistreur. — Cet inconvénient est évité par l'*auranomètre enregistreur* (fig. 42). C'est une forme simplifiée de l'appareil précédent. Le fil attaché à la plante *f* met, en effet, directement en mouvement la poulie qui porte l'aiguille *z*; pour cela, il y est fixé en *r* par une pointe. La tension du fil, déjà obtenue par le moment de rotation de l'aiguille, est encore augmentée par le contre-poids *g*. Par cette disposition, la pointe de l'aiguille descend progressivement à mesure que le corps s'allonge au-dessous du point d'attache du fil.

Un mouvement d'horlogerie *D* met en rotation lente un cylindre de zinc *C* assujéti excentriquement à un axe vertical *a*. A l'aide du pendule *l*, ce mouvement peut être réglé de manière que le cylindre fasse exactement un tour par heure. Sur le côté du plus grand rayon, on colle au cylindre une bande de papier couverte de noir de fumée *pp*.

Les choses étant convenablement disposées, la pointe de l'aiguille touche le papier noirci et y trace une ligne blanche *s* en glissant à sa surface par suite du mouvement de rotation du cylindre. La rotation continuant, l'aiguille arrive, à cause de la situation excentrique de l'axe, à ne plus toucher la surface du cylindre, et sa pointe demeure libre jusqu'à ce que la rotation ramenant le papier en contact avec elle, elle y trace un nouveau trait blanc, qui est situé au-dessous du premier si la plante s'est accrue dans l'intervalle. Il suffit de mesurer les écartements des lignes, ainsi successivement tracées d'heure en heure, pour obtenir une série de valeurs proportionnelles aux accroissements horaires de la plante.

Cet appareil a le double avantage d'agrandir les accroissements et de les inscrire en l'absence de l'observateur.

Pour mettre la plante à l'obscurité, même après qu'elle est fixée à l'appareil, on la couvre d'un récipient de tôle *B*, formé de deux moitiés longitudinales reliées par une charnière. En *E*, on voit le thermomètre *t* installé à côté de la plante dans un récipient semblable.

Auxanomètre enregistreur à tracé continu. — Si dans l'appareil précédent le cylindre, totalement recouvert de papier enfumé, était disposé de manière à tourner lentement autour de son axe de figure, la pointe de l'aiguille le touchant

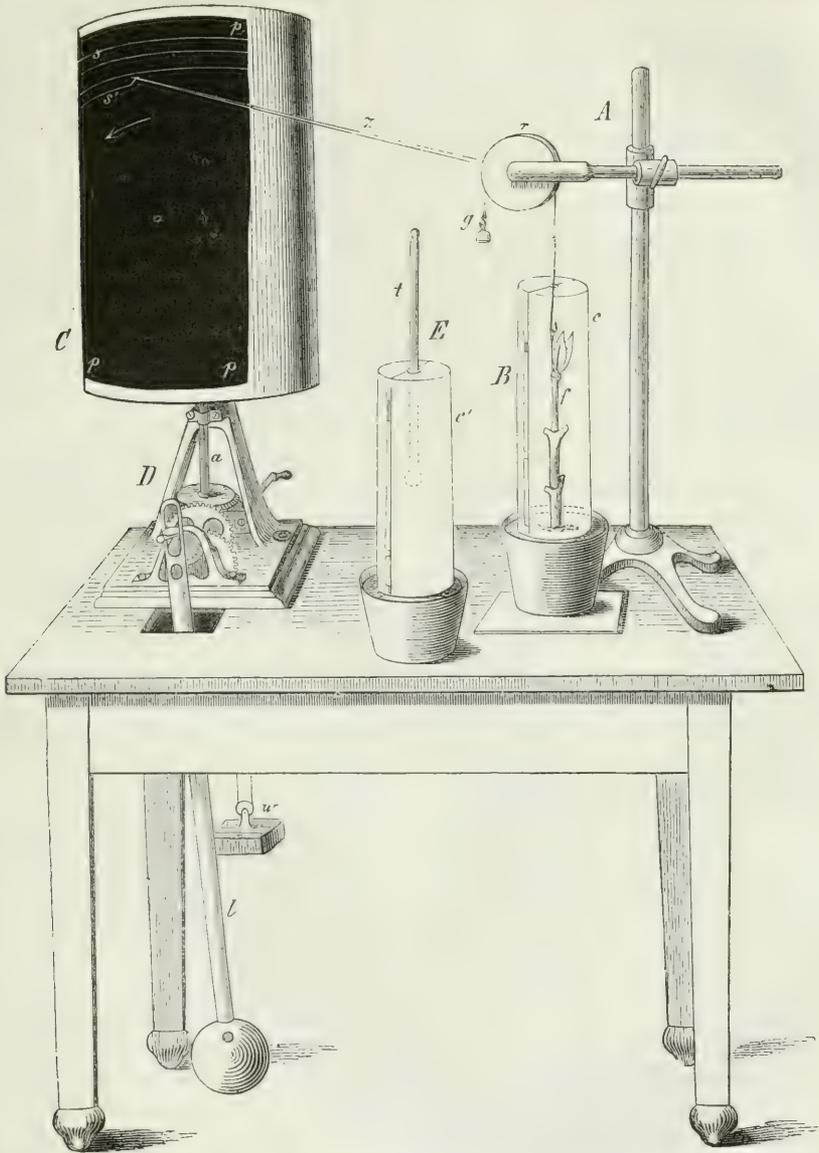


Fig. 12. — Auxanomètre enregistreur à tracé discontinu (Sachs).

toujours y tracerait une courbe continue. A l'aide de cette courbe, qui représente le mouvement de croissance, il est facile de déterminer ensuite les accroissements horaires. Mais pour qu'une pareille courbe représente le mouvement sans trop de

déformation, il est nécessaire de raccourcir le plus possible le stylet écrivant. On y parvient par la disposition suivante (1).

Un cylindre enfumé est animé, autour d'un axe horizontal, d'un mouvement plus ou moins rapide suivant le besoin (fig. 15). Un petit chariot, guidé dans une glissière, porte un style court, dont la pointe touche le cylindre. Le fil attaché à la plante passe autour d'une poulie mobile avant de se fixer en avant du chariot. En arrière du chariot est attaché un autre fil passant sur une poulie et portant un contre-poids. A mesure que la plante

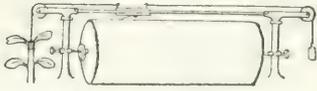


Fig. 15. — Auxanomètre enregistreur à tracé continu (d'après Marey).

croît, le contre-poids s'abaisse et le chariot recule, pendant que son stylet décrit sur le papier enfumé la courbe du mouvement.

Périodicité de la croissance dans des conditions extérieures constantes.

— Les mesures d'accroissement pratiquées ainsi, soit directement à l'aide de points de repère, soit au moyen des divers auxanomètres, sur des plantes ou parties de plante quelconques, unicellulaires ou pluricellulaires, simples ou ramifiées, homogènes ou différenciées, ont conduit à cette loi générale que, dans des conditions extérieures parfaitement constantes, la vitesse de croissance est une fonction périodique du temps. Bornons-nous à considérer la croissance en longueur.

Périodicité de la croissance partielle. — Sur une plante quelconque, prise en pleine voie d'allongement et maintenue dans des conditions extérieures aussi

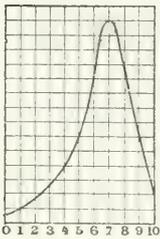


Fig. 14. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 5^{mm},5, prise dans le second entrenœud d'une tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). Les nombres indiquent des jours.

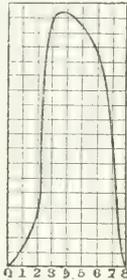


Fig. 15. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 1^{mm}, prise dans la racine de la Fève (*Faba vulgaris*).— Les nombres indiquent des jours.

favorables et aussi constantes que possible, marquons par deux traits une zone transversale située au voisinage même du sommet, et mesurons la longueur de cette zone à des intervalles de temps égaux, jusqu'à ce que la croissance y ait pris fin. Sur les temps pris comme abscisses, dressons des ordonnées proportionnelles aux accroissements successifs de la zone, et joignons tous les sommets par un trait continu. La courbe ainsi obtenue exprime la marche de la croissance de la zone considérée, en fonction du temps. A partir de l'axe des abscisses, elle monte d'abord lentement, puis de plus en plus vite jusqu'à un certain point; elle redescend ensuite, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, de manière à rencontrer de nouveau l'axe des abscisses (fig. 14 et 15) (2). En d'autres termes, nulle au début la vitesse de croissance augmente d'abord avec le temps, passe par un maximum, puis décroît jusqu'à redevenir nulle.

(1) Marey : *La méthode graphique dans les sciences expérimentales*, p. 171.

(2) Ces deux courbes ont été construites d'après les résultats numériques obtenus par M. Sachs (*Traité de Botanique*, édition française, p. 966 et 967, 1874).

Au lieu de chercher comment la vitesse de croissance varie avec le temps dans une même région, on peut se demander comment elle varie au même instant dans les différentes régions du corps avec leur distance au sommet, lieu de formation des parties nouvelles. A cet effet, on marque sur le corps, à partir du sommet, un certain nombre de traits équidistants et l'on mesure de nouveau après un certain temps chacun de ces intervalles. Avec les distances au sommet comme abscisses et les accroissements ainsi obtenus comme ordonnées, on construit une courbe qui exprime les variations de la vitesse de croissance partielle le long du corps, en fonction de la distance au sommet. Cette courbe des accroissements simultanés des diverses zones transversales a la même forme que celle des accroissements successifs de l'une quelconque d'entre elles (fig. 16 et 17) (1).

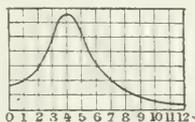


Fig. 16. — Courbe des accroissements simultanés le long du second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*), partagé en douze tranches de 5^{mm},5. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches, comptées de haut en bas.

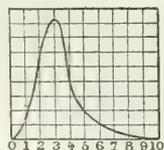


Fig. 17. — Courbe des accroissements simultanés le long de la racine de la Fève (*Faba vulgaris*), partagée en tranches d'un millimètre. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches, comptées à partir du sommet.

On voit donc que la vitesse de croissance partielle, qui est une fonction périodique du temps, est aussi une fonction périodique de la distance au sommet. Il est facile de comprendre que le premier résultat entraîne le second. En effet, à mesure qu'on s'éloigne du sommet, les diverses zones transversales sont de plus en plus âgées, et se trouvent par conséquent, à un moment donné, dans des phases de plus en plus avancées de leur croissance respective. Les premières qu'on rencontre sont dans la phase ascendante de leur courbe; puis il en vient une qui passe à ce moment même par sa vitesse de croissance maximum; les suivantes sont dans leur phase descendante, et enfin une zone plus éloignée encore cesse de croître à ce moment même. Il doit donc y avoir à tout instant, dans un corps supposé simple et pourvu de croissance terminale, un endroit où la vitesse de croissance atteint, en ce moment, son maximum: ce que l'observation confirme, comme on vient de le voir.

Tout ce qui précède reste vrai, quelle que soit la longueur de la zone transversale considérée, qu'elle renferme plusieurs cellules ou une seule cellule, ou seulement une portion de cellule. La loi s'applique donc à toute partie, si petite qu'on voudra, du corps en voie de croissance. C'est une loi élémentaire.

Périodicité de l'intensité de croissance partielle. — La longueur qu'une zone transversale, prise au voisinage du sommet, se trouve avoir acquise au moment où sa croissance prend fin, mesure ce qu'on peut appeler l'intensité de croissance de cette zone. De deux zones égales au début, si l'une acquiert une longueur définitive dix fois, vingt fois plus grande que l'autre, on dira que l'intensité de croissance de la première est dix fois, vingt fois plus grande que celle de la seconde.

(1) Comme les précédentes, ces deux courbes ont été construites d'après les résultats numériques obtenus par M. Sachs (*loc. cit.*, p. 968 et 969).

Ceci posé, dans une plante ou partie de plante quelconque, complètement développée et maintenue dans des conditions extérieures constantes, mesurons les longueurs définitives des diverses zones, égales au début, qui se superposent pour la former. Avec les distances à la base prises comme abscisses et ces longueurs comme ordonnées, construisons une courbe; elle représentera la marche de l'intensité de croissance partielle du corps en fonction de la distance à la base. Comme la courbe des accroissements partiels successifs, cette courbe des intensités de croissance partielle monte d'abord jusqu'à un certain point, où l'intensité de croissance partielle présente un maximum, puis elle redescend vers l'axe des abscisses. Si la croissance partielle du corps est limitée, la courbe rencontre l'axe des abscisses en un point; si elle est illimitée, la courbe s'en rapproche seulement de plus en plus, sans l'atteindre jamais.

L'intensité de croissance partielle est donc une fonction périodique de la distance à la base, c'est-à-dire comme on l'a vu plus haut de l'âge ou du temps. La chose est d'ailleurs évidente, si l'on réfléchit que l'intensité de croissance d'une zone n'est pas autre chose que l'aire de la courbe des accroissements infiniment petits successifs de cette zone, en d'autres termes l'intégrale de la fonction périodique du temps que cette courbe représente.

Un simple coup d'œil jeté sur une tige quelconque entièrement développée suffit déjà pour s'assurer de la périodicité de l'intensité de croissance partielle. Les divers entre-nœuds foliaires qui la composent, en effet, bien qu'ayant eu tous à un certain moment la même longueur, ont finalement acquis des longueurs très différentes. Vers la base, les premiers entre-nœuds formés sont courts, les suivants sont de plus en plus longs; puis vient un entre-nœud qui est le plus long de tous, à partir duquel on rencontre, en s'avancant vers le sommet, des entre-nœuds de plus en plus courts.

Si, pour chacune des zones transversales du corps, on a tracé la courbe de ses accroissements successifs, en comparant toutes ces courbes, de la base au sommet du corps, on les voit devenir d'abord de plus en plus larges et de plus en plus hautes, de manière à circonscrire des surfaces de plus en plus grandes; on arrive ainsi à une courbe, la plus large et la plus haute de toutes, dont l'aire est maximum; puis les courbes vont se rétrécissant et s'abaissant de plus en plus en limitant des surfaces de plus en plus petites. En prenant les distances à la base comme abscisses et les aires comme ordonnées, on peut tracer une courbe unique, la courbe des aires, qui n'est autre que la courbe des intensités de croissance.

Périodicité de la croissance totale. — Au lieu des accroissements successifs d'une zone isolée, que l'on mesure à des intervalles égaux les accroissements successifs du corps tout entier de la plante. La courbe construite avec les temps comme abscisses et ces accroissements totaux comme ordonnées, représentera la marche de la croissance totale du corps. Cette courbe a la même forme que celle de la croissance partielle. Elle monte jusqu'à un certain point, puis redescend. La vitesse de croissance totale augmente d'abord peu à peu, passe à un moment donné par un maximum, puis diminue progressivement. Si la croissance du corps est limitée, la courbe redescend jusqu'à rencontrer la ligne des abscisses; si elle est illimitée, elle s'en rapproche seulement de plus en plus.

Tout aussi bien que la croissance partielle, la croissance totale est donc une fonction périodique du temps.

Ce résultat pouvait se prévoir, car il est la conséquence directe des deux précédents. En effet, on a vu que dans les zones transversales successives qui composent le corps, la durée et la vitesse maxima de croissance augmentent d'abord, passent par un maximum, puis diminuent de nouveau. Il en résulte qu'au début les mesures du corps n'accusent que la somme d'un petit nombre de faibles allongements partiels, que plus tard elles donnent la somme d'allongements partiels plus nombreux et plus grands, enfin que plus tard encore elles apprécient de nouveau la somme d'un nombre de plus en plus petit d'allongements partiels de plus en plus faibles. En d'autres termes, la courbe de croissance totale n'est pas autre chose que la courbe des aires de croissance partielle, c'est-à-dire la courbe des intensités de croissance partielle.

Périodicité de l'intensité de croissance totale. — Appelons *intensité de croissance totale* la faculté qu'a le corps de la plante d'acquiescer en définitive une dimension déterminée, quand il est soumis à des conditions extérieures constantes. De deux corps de même race, si l'un devient deux fois plus grand que l'autre, nous dirons que l'intensité de croissance totale du premier est double de celle du second.

Ceci posé, il y a lieu de chercher comment, dans une série de plantes issues les unes des autres, l'intensité de croissance totale varie avec le temps. Le petit nombre de faits observés jusqu'ici dans cette direction montre déjà que cette intensité va d'abord en augmentant jusqu'à un certain moment, où elle atteint son maximum; après quoi, elle va décroissant progressivement. La courbe construite avec les temps comme abscisses et les dimensions définitives des corps successifs comme ordonnées, a la même forme, d'abord ascendante, puis descendante, que celle des intensités de croissance partielle.

L'intensité de croissance totale est donc aussi une fonction périodique du temps (1).

L'étude des variations de la croissance dans des conditions extérieures constantes, en un mot l'étude morphologique de la croissance à ses divers degrés, est un vaste sujet encore à peine exploré aujourd'hui. Le peu qui vient d'en être dit suffira pour mettre l'élève au courant des points de vue généraux et des méthodes d'observation.

(1) La chose se comprend d'ailleurs si l'on réfléchit que l'intensité de croissance totale d'une plante n'est pas autre chose que l'aire de sa courbe de croissance totale, ce qu'on peut appeler pour abrégé son aire totale, en d'autres termes l'intégrale double de la fonction périodique du temps.

Enfin si l'on considère l'ensemble des plantes issues ainsi les unes des autres, ce qu'on appelle la *race*, on verra facilement que la courbe des intensités de croissance totale n'est pas autre chose que la courbe de croissance de la race, et que l'aire de cette courbe, c'est-à-dire l'intégrale triple de la fonction périodique du temps, représente ce qu'on peut appeler l'intensité de croissance de la race. Nous aurons à revenir sur ce point dans le Livre III.

§ 2.

Ramification.

La croissance longitudinale se poursuit parfois indéfiniment et exclusivement dans sa direction originelle. Le corps est alors et demeure toujours simple, formé d'une seule partie. La chose ne se présente guère que dans un certain nombre de Thallophytes, par exemple chez les Oscillariées et les Bactériacées, chez les Conjuguées et les Edogoniées.

Dans la grande majorité des cas, quand le corps a cru pendant un certain temps et pendant qu'il continue de croître dans la direction primitive, il se fait à son sommet ou sur ses flancs de nouveaux centres de croissance. En chacun de ces points il se forme une partie nouvelle, qui proémine au-dessus de la surface et s'allonge de plus en plus dans une certaine direction divergente. Le contour général du corps se trouve alors découpé par des angles de plus en plus profonds : il est ramifié. La partie ancienne est le tronc, les parties nouvelles sont les membres. Chaque membre a une base où il s'attache au tronc, un sommet par où il croît pendant un temps plus ou moins long, une direction longitudinale qui joint la base au sommet, des directions transversales perpendiculaires à la première, une croissance soumise à la loi de périodicité, etc. En un mot, toutes les définitions générales que nous avons données tout à l'heure pour le tronc s'appliquent de la même manière ou d'une manière différente à chacun de ses membres.

Divers degrés de ramification. — Chaque membre issu du tronc peut croître continuellement et exclusivement dans sa direction primitive, être et demeurer simple. Mais il arrive le plus souvent que de nouveaux centres de croissance se forment sur les flancs ou au sommet du membre primaire, qui à son tour se ramifie. Les membres secondaires ainsi formés peuvent rester indivis, ou se ramifier de nouveau en membres tertiaires, et ainsi de suite. Par cette formation progressive de membres d'ordre de plus en plus élevé, implantés les uns sur les autres et tous ensemble sur le tronc primitif, le corps de la plante acquiert une forme, une architecture de plus en plus compliquée. En même temps, sa surface en contact avec le milieu extérieur se trouve multipliée à l'infini.

Parfois tous les membres, et à tous les degrés, se ramifient avec la même abondance : ils ont la même capacité de ramification. Mais souvent certains d'entre eux se ramifient plus ou moins que d'autres ; ils ont des capacités de ramification fort inégales. Il arrive même que certains ne se ramifient pas du tout, pendant que d'autres se ramifient abondamment. Nous aurons à revenir bientôt sur ce point.

Divers modes de ramification. — Quel que soit le degré où elle se manifeste, la ramification s'opère de deux manières différentes, suivant que les membres nouveaux prennent naissance soit sur les flancs, soit au sommet du tronc ou du membre d'ordre inférieur qui les porte.

Si le tronc, poursuivant au sommet sa croissance longitudinale, produit laté-

ralement, à quelque distance au-dessous de l'extrémité, des excroissances qui au moment de leur apparition sont plus petites que la partie du tronc située au-dessus d'elles, la ramification est dite *latérale*. Si le tronc, cessant tout à coup de croître au sommet, forme côte à côte, sur sa surface terminale, deux ou plusieurs excroissances qui s'allongent bientôt en divergeant, la ramification est *terminale*. Il semble alors que le tronc se divise simplement au sommet, pour se continuer directement dans ses membres. Dans le cas particulier de deux membres nouveaux, qui est aussi le plus ordinaire, on appelle souvent la ramification terminale une *dichotomie* ou une *bifurcation* : s'il y a trois membres nouveaux, c'est une *trichotomie* ou une *trifurcation* : s'il y en a davantage, c'est une *polytomie* ou une *multifurcation*.

La ramification latérale étant de beaucoup le mode le plus répandu, il est inutile d'en citer des exemples. La ramification terminale est beaucoup plus rare. On la rencontre pourtant assez fréquemment chez les Thallophytes, notamment dans les Algues (*Dictyota dichotoma*, etc.), et chez les Muscinées, notamment dans les Hépatiques inférieures (*Metzgeria furcata*, etc.). Parmi les Cryptogames vasculaires, elle se montre dans les feuilles de certaines Fougères, mais surtout elle est si fréquente dans la classe des Lycopodiacées que certains auteurs ont dénommé cette classe : les *Dichotomes*. On ne la rencontre que par exception chez les Phanérogames.

Ces deux modes de ramification peuvent se manifester côte à côte dans un même corps ramifié. Mais comme le mode terminal est déjà rare par lui-même, il est plus rare encore qu'il s'introduise à l'état d'accident à l'intérieur d'un système ramifié suivant le mode latéral. On en voit un exemple dans les Fougères citées plus haut, où les feuilles se ramifient par dichotomie, tandis que la ramification des racines est latérale.

Il est d'ailleurs évident que ces deux modes ne diffèrent pas l'un de l'autre par essence, mais seulement par degrés.

Age relatif des membres de même ordre. — Dans la ramification terminale, les membres nés côte à côte au sommet sont tous nécessairement de même âge. Dans la ramification latérale, au contraire, les membres de même ordre naissent presque toujours successivement au voisinage de l'extrémité en voie de croissance. Mais trois cas peuvent se présenter.

Tantôt le tronc croît indéfiniment au sommet sans avoir de croissance intercalaire, ou du moins sans produire de nouveaux membres sur les parties formées par cette croissance. Tous les membres naissent alors de la base au sommet : la ramification latérale est, comme on dit, *basifuge*. Tout membre plus voisin du sommet est alors plus jeune que tout membre plus éloigné et si l'on compte les membres de bas en haut on les énumère nécessairement par rang d'âge décroissant. Si plusieurs membres se forment à la même distance du sommet, insérant leurs bases sur le pourtour de la même section transversale du tronc, ces membres ont généralement le même âge. Pourtant ils peuvent aussi être d'âge différent, comme on le voit dans les Characées, par exemple. De telle sorte qu'il n'est pas toujours vrai de dire que tout membre plus jeune est plus rapproché du sommet que tout membre plus âgé.

Tantôt le tronc arrête bientôt sa croissance terminale, sans s'être encore ramifié.

Il continue à s'allonger par croissance intercalaire et ce sont les parties nouvelles ainsi formées qui produisent les membres latéraux. Comme elles les produisent dans l'ordre où elles-mêmes se sont constituées, en se reportant à la page 24, on voit que la formation de ces membres peut être simultanée ou successive. Dans le premier cas, ils sont tous de même âge. Dans le second, ils sont d'autant plus âgés qu'on s'éloigne davantage de la zone de croissance intercalaire du tronc; et, suivant la position terminale, basilaire ou médiane de cette zone, leur formation est *basifuge*, comme dans les folioles du *Robinia* et du *Mahonia*, *basipète* comme dans celles du Rosier et du Marronnier d'Inde, ou *mixte*, c'est-à-dire basifuge dans la moitié supérieure et basipète dans la moitié inférieure, comme dans celles de la Centaurée et du Sumac.

Tantôt enfin le tronc n'arrête sa croissance terminale qu'après avoir produit un certain nombre de membres dans l'ordre basifuge. La croissance intercalaire continue ensuite l'allongement du tronc, et si les parties nouvelles se ramifient, il s'intercale entre les membres anciens un certain nombre de membres nouveaux, suivant l'un des quatre modes que nous venons de signaler.

Ces divers modes de succession des membres de même ordre peuvent se présenter à la fois à l'intérieur d'un même corps ramifié. Basifuge dans une certaine région, la ramification latérale pourra être basipète dans une autre, et mixte dans une troisième, suivant la manière dont s'opère la croissance terminale ou intercalaire de ces régions.

Ramification multiple.—Nous avons supposé jusqu'ici que chaque centre de croissance qui produit un membre est et demeure simple. Il en est ainsi dans la ramification des Thallophytes et dans un grand nombre de plantes vasculaires comme les Fougères, les Lycopodiées, etc. Mais il arrive souvent qu'immédiatement au-dessus du point où s'est formé un membre, il s'en produit bientôt un second et quelquefois même il en apparaît d'autres encore au-dessus ou à côté du second. Les membres sont alors insérés par groupes, par faisceaux sur le tronc; la ramification peut être dite *multiple*. Il en est fréquemment ainsi, par exemple, chez les Mousses et les Phanérogames, où la tige, au-dessus d'un premier membre qui est une feuille, en produit un second et parfois plusieurs autres superposés ou collatéraux, qui sont autant de branches semblables ou différenciées. Dans l'étude des rapports de position, chaque groupe de membres ne compte que pour un seul.

Ramification normale, ramification adventive.—Liée à la croissance terminale et intercalaire du tronc et des membres, s'opérant par conséquent et se répétant régulièrement un grand nombre de fois en des points toujours déterminés du corps, la ramification dont nous venons de parler donne à la plante sa conformation générale, son architecture. C'est la ramification *normale*.

Souvent aussi on voit se former, sur des parties âgées du corps, loin des sommets, en des points où depuis longtemps a cessé la croissance intercalaire, de nouvelles protubérances qui s'allongent en autant de membres nouveaux. Ces membres surnuméraires, intercalés çà et là sans régularité aux membres normaux, viennent en des points quelconques et sans ordre déterminé, sous l'influence de certaines conditions internes et externes que nous étudierons plus tard. On les dit *adventifs*; ils sont le résultat d'une ramification *adventive*.

Loin de contribuer à l'architecture de la plante, ils la troublent plutôt et pour en retrouver les lois il est nécessaire de ne pas tenir compte de ces parties surajoutées. Mais autant leur rôle est insignifiant au point de vue morphologique, autant il est important au point de vue physiologique, comme on le verra plus tard.

Ramification exogène, ramification endogène. — Le plus souvent la croissance transversale exubérante et localisée qui détermine la production des membres porte sur la région périphérique du corps à l'endroit considéré. La surface est continue avec elle-même dans toute l'étendue du système ramifié; du tronc elle passe sans interruption aux membres primaires, de ceux-ci aux membres tertiaires, et ainsi de suite. On dit alors la ramification *exogène*. Il en est ainsi, par exemple, dans toute l'étendue du corps des Thallophytes; chez beaucoup d'entre eux, où le thalle n'a que l'épaisseur d'une cellule, il ne saurait même en être autrement. La ramification est exogène aussi dans le système entier des tiges et des feuilles chez les Mousses et chez toutes les plantes vasculaires.

Il arrive pourtant assez souvent que le nouveau centre de croissance se forme dans la profondeur du corps, à une distance plus ou moins grande de sa surface. Le membre est d'abord caché tout entier dans la partie où il se produit et à la périphérie de laquelle il détermine une protubérance de plus en plus marquée. Cette protubérance se perce enfin au sommet pour laisser passer le membre, qui s'allonge au dehors en conservant parfois autour de sa base comme une petite collerette formée par la couche périphérique déchirée. La ramification est alors *endogène*, comme on le voit, par exemple, dans la racine des plantes vasculaires.

§ 5.

Développements divers de la ramification normale.

Laissons de côté les membres adventifs, qui ne comptent pas dans l'architecture de la plante, et, sans nous préoccuper de savoir si l'origine des membres est endogène ou exogène, suivons attentivement le développement d'un corps abondamment ramifié, afin de nous rendre compte des diverses modifications qu'il peut subir avant de revêtir sa forme définitive. Que la ramification soit terminale ou latérale, ces modifications sont parfois assez profondes pour rendre la véritable nature du système méconnaissable à qui n'en a point suivi pas à pas le développement progressif.

Développements divers de la ramification terminale. — Dans une dichotomie ou une trichotomie, les membres nés côte à côte au sommet sont égaux à l'origine. Il n'est pas rare que cette égalité parfaite se maintienne par la suite non seulement dans chaque fourche, mais encore dans toutes les fourches successives qui vont se superposant pour former le système définitif. La dichotomie est alors *égale* (fig. 18, A). Le corps du *Psilotum* en offre un bel exemple.

Il arrive fréquemment aussi qu'à la première partition et à toutes les parti-

tions suivantes, l'un des membres de la dichotomie se développe beaucoup plus puissamment et se ramifie plus abondamment que l'autre; elle est *inéga-*

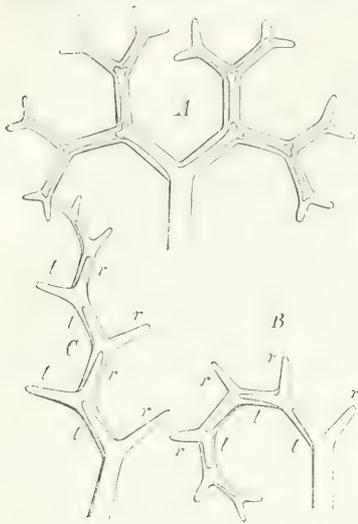


Fig. 18. — Figure théorique montrant les divers modes de développement d'une dichotomie. A, une dichotomie égale; B, une dichotomie sympodique scorpioïde; C, une dichotomie sympodique hélicoïde. Sachs.

(fig. 18, B et C). Les segments successifs les plus vigoureux forment alors en apparence un tronc unique et continu, bien qu'articulé, sur lequel les segments successifs les plus faibles paraissent insérés, à chaque articulation, comme autant de membres latéraux échelonnés. On donne à l'ensemble formé par la superposition des membres les plus puissants le nom de *sympode*, et la dichotomie est dite *sympodique*.

Si c'est alternativement le membre de droite et celui de gauche qui à chaque bifurcation se développe plus puissamment et se ramifie plus abondamment que l'autre, le sympode est articulé, coudé alternativement en sens contraire et sa direction générale est droite, comme dans la tige des Sélaginelles; il est dit *hélicoïde* (fig. 18, C). Si c'est toujours le membre du même côté qui devient le plus vigoureux et se ramifie le plus, le sympode, toujours articulé et coudé dans le même sens, se recourbe en spirale,

comme dans la feuille de l'*Adiantum pedatum*, par exemple; il est dit *scorpioïde* (fig. 18, B).

Développements divers de la ramification latérale. — Dans un corps ramifié suivant le mode latéral, appelons *neud* chaque disque transversal du tronc où s'attache un membre, et *entre-neud* l'intervalle de tronc compris entre les insertions de deux membres consécutifs.

Grappe et ses modifications. — Il arrive souvent que les choses se poursuivent comme elles ont commencé. Le tronc continue de croître avec plus de vigueur que ses membres, de manière à conserver sur eux toute l'avance qu'il avait à l'origine. Chaque membre primaire se comporte de même vis-à-vis des membres secondaires qu'il produit, ceux-ci par rapport aux membres tertiaires qu'ils forment, et ainsi de suite. Cela est très net par exemple dans la tige de la plupart des Conifères (*Pinus*, *Araucaria*, etc.) Une pareille ramification latérale, complètement, régulièrement développée, est appelée en général une *grappe*. La grappe est simple, si le tronc ne porte qu'un seul degré de membres; elle est composée, s'il porte plusieurs degrés de membres ramifiés de la même manière.

Simple ou composée, la grappe peut, suivant la longueur *i* des intervalles qui séparent les membres et la longueur *m* des membres eux-mêmes, revêtir quatre formes différentes.

Si *i* et *m* sont tous deux assez longs, le système a une forme ovale plus ou moins allongée; c'est une grappe proprement dite. Si *i* est long et *m* très court, le système est très effilé; c'est un *épi*. L'épi est l'exagération de la prédominance du

tronc sur les membres. Si i est très court et m long, le système a une forme sphérique, tous les membres ayant même longueur; c'est une *ombelle*. L'ombelle est, au contraire, la réduction du tronc, qui ne se développe que juste autant que ses membres latéraux. Enfin si i est très court et m aussi très court, tous ces membres courts, ramassés presque en un même point du tronc, forment ce qu'on appelle un *capitule*.

Cyme et ses modifications. — S'il arrive qu'un certain nombre de membres, formés à peu de distance du sommet et plus faibles que le tronc à l'origine, commencent de bonne heure à croître vigoureusement et par la suite se ramifient abondamment pendant que le tronc croît à peine au-dessus d'eux et cesse bientôt de s'allonger, un pareil système, où le sommet du tronc est débordé par les membres latéraux, est appelé en général une *cyme*.

Suivant qu'il y a un seul membre prédominant ou plusieurs, la cyme prend deux formes différentes. Si deux, trois membres ou davantage, nés au voisinage

du sommet, se développent dans diverses directions divergentes beaucoup plus vigoureusement que l'extrémité du tronc, qui cesse bientôt de s'allonger au-dessus d'eux, et si la chose se répète ensuite au sommet de chacun de ces membres, il se forme une fausse dichotomie (fig. 19), une fausse trichotomie, une fausse polytomie. La cyme est dite *dichotome* ou *bipare* (fig. 20, C), *trichotome* ou *tripare*, *polytome* ou *multiparte*. Il est clair que la cyme multiparte ressemble à certains égards à une ombelle; aussi la nomme-t-on quelquefois cyme *ombelliforme*. Ces sortes de cymes se présentent fréquemment dans les inflorescences des Phanérogames. Le Lilas et le Gui nous offrent dans leur tige un exemple de cymes bipares.

Si un seul membre croît plus vigoureusement et se ramifie plus abondamment que le tronc qui le porte et qui cesse bientôt de s'allonger au-dessus de lui, la cyme est dite *unipare*. La chose se répétant de même au sommet de chaque membre, les membres les plus vigoureux issus successivement l'un de l'autre paraissent former tous ensemble un tronc continu, sur les flancs duquel les extrémités grêles de chacun d'eux paraissent régulièrement échelonnées. En un mot se fait un *sympode*, et la cyme unipare s'appelle aussi une cyme *sympodique*.

La cyme sympodique peut affecter deux formes différentes. Si à chaque degré nouveau de ramification le membre dominant est situé alternativement à droite et à gauche du tronc primitif, le sympode alternativement articulé à droite et à gauche oscille autour d'une direction rectiligne (fig. 20, A), ou même est tout à fait droit (fig. 20, B); la cyme unipare est dite *hélicoïde*. Si le membre dominant

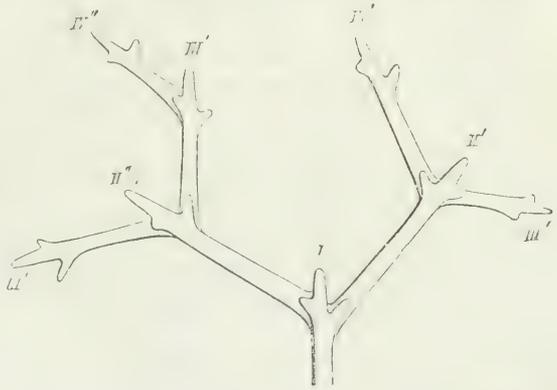


Fig. 19. — Figure théorique d'une fausse dichotomie; les chiffres romains indiquent l'ordre de succession (Sachs).

se trouve chaque fois situé du même côté du tronc, le sympode présentant toutes ses articulations du côté opposé et portant sur ce côté tous les sommets grêles

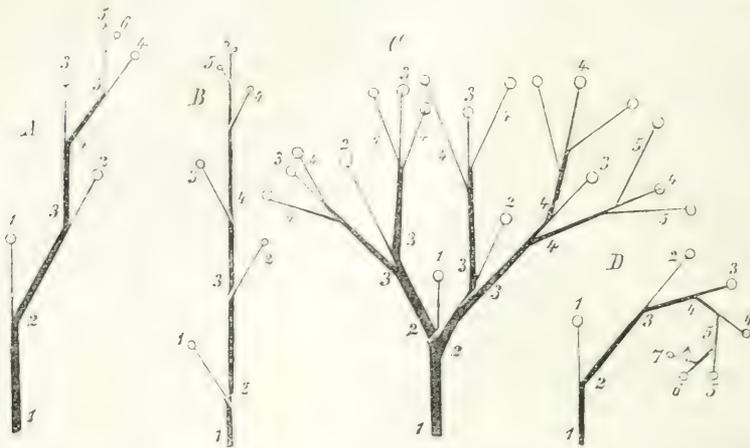


Fig. 20.— Figures théoriques de cymes: A et B, cyme unipaire hélioïde; D, cyme unipaire scorpioïde; C, cyme bipaire. Les chiffres indiquent l'ordre de génération des membres successifs (Sachs).

des membres, se recourbe en spirale du côté des membres dominants: la cyme unipaire est dite *scorpioïde* (fig. 20, D).

Comme exemple de cyme sympodique hélioïde, on peut citer la tige de beaucoup de nos arbres: le Tilleul, l'Orme, le Charme, le Coudrier, le Prunier, etc. Le sommet de la tige et des branches y avorte plus ou moins complètement, pendant que la branche d'ordre inférieur la plus rapprochée se développe très vigoureusement de manière à paraître bientôt le prolongement de la branche mère. On peut citer encore beaucoup de tiges souterraines, comme celle du Secou de Salomon (*Polygonatum vulgare*). Cette tige est composée des portions inférieures, relativement courtes et grosses, de toutes les branches qui se sont développées successivement chaque année, et dont la partie supérieure dressée dans l'air est morte après la floraison.

Coexistence de ces divers développements dans le corps ramifié de la même plante. — La même plante, qu'elle soit ramifiée suivant l'un ou l'autre type, peut présenter dans son corps, suivant les régions, les diverses modifications du type qui lui est propre. Ainsi la ramification terminale peut commencer par une dichotomie égale et, après un certain nombre de partitions, se continuer par une dichotomie sympodique hélioïde ou scorpioïde. Ainsi encore, une ramification latérale peut commencer en grappe proprement dite, et se poursuivre en épi, ou en ombelle, ou en capitule; ou bien commencer en cyme multipaire qui devient peu à peu tripaire, puis bipaire et enfin unipaire hélioïde ou scorpioïde, au fur et à mesure que les membres s'élèvent dans l'ordre des générations (inflorescence des Euphorbes, des Borraginées, etc.); ou bien commencer en grappe et se poursuivre en cyme inflorescence du Marronnier d'Inde). Dans ce dernier cas, où se trouvent combinés les deux modes principaux de la ramification terminale, on dit souvent que la ramification est mixte.

Elle est mixte à bien plus forte raison, quand se trouvent associés dans le corps de la même plante les divers modes de la ramification terminale aux divers modes de la ramification latérale. Ainsi, la tige des Sélaginelles forme d'abord sur ses flancs, par une ramification latérale en grappe et même en épi, une série de membres bientôt arrêtés dans leur croissance, qui sont des feuilles, puis elle se divise par ramification terminale en dichotomie sympodique.

Transformation artificielle de ces divers développements l'un dans l'autre. — Que dans une polytomie en voie de développement on vienne à couper tous les membres moins deux, on obtient une dichotomie. Que dans une dichotomie on sectionne l'un des membres à chaque bifurcation, on la transforme en une dichotomie sympodique et, suivant qu'on fera la section alternativement de côté et d'autre ou toujours du même côté, le sympode obtenu sera hélicoïde ou scorpioïde.

Que dans une grappe en développement, après qu'elle a produit quelques membres, on coupe le sommet du tronc, les membres déjà formés en acquerront une vigueur plus grande, se ramifieront plus abondamment et l'on aura une cyme. La cyme sera multipare s'il y a ou si on laisse subsister plusieurs membres autour du sommet tronqué, bipare s'il n'y en a que deux, unipare s'il n'y en a qu'un seul.

La transformation inverse de la cyme en grappe peut aussi se faire aisément. Si l'on sectionne de bonne heure les sommets des membres d'une cyme bipare, par exemple, de manière à les empêcher de se ramifier, le sommet du tronc, recevant une nourriture plus abondante, continue de croître au lieu d'avorter et forme sur ses flancs de nouveaux membres. En traitant ceux-ci comme les premiers, on obtient en définitive une grappe de ce qui normalement aurait été une cyme.

On peut donc modifier à volonté la forme d'un système ramifié.

§ 4.

Disposition des membres.

Après les relations de grandeur, les relations de position. La disposition des membres primaires sur le tronc, ou des membres d'un degré quelconque sur ceux du degré précédent, dépend de trois éléments : 1^o de la distance longitudinale de deux membres consécutifs : segment compris entre deux bifurcations s'il s'agit d'une dichotomie, entre-nœud si c'est une ramification latérale ; 2^o de la distance transversale de deux membres consécutifs, qu'on appelle la *divergence* de ces membres ; 3^o enfin de l'angle que fait le membre avec la portion supérieure du tronc qui le porte, qu'on appelle l'*inclinaison*. Ce sont ces trois éléments que nous allons considérer tour à tour.

Pour le faire avec précision, quelques définitions sont nécessaires. Supposons la surface du tronc prolongée à travers la base de tous ses membres, la section déterminée ainsi dans chacun d'eux est sa *surface d'insertion*. Un point de

cette surface est le centre organique de la base et peut être appelé *point d'insertion* : il peut ne pas coïncider avec le centre géométrique de la surface. Le plan qui contient à la fois l'axe de croissance du tronc et celui du membre, et qui divise ce dernier en deux moitiés, passe par le point d'insertion et s'appelle le plan *médian* du membre considéré.

Dans le cas de ramification multiple, on ne compte que pour un chaque groupe de membres.

Distance longitudinale des membres : entre-nœuds.—Considérons d'abord la ramification latérale.

Suivant le système ramifié ou la portion de système ramifié que l'on considère, la distance longitudinale des membres, c'est-à-dire la distance de leurs points d'insertion, comptée suivant l'axe du tronc, offre deux cas à distinguer. Tantôt tout membre est séparé de celui qui le précède et de celui qui le suit par une distance longitudinale plus ou moins considérable; il n'y a jamais qu'un seul membre à chaque nœud; c'est la disposition *isolée*. Tantôt il y a plusieurs membres insérés tout autour du tronc exactement à la même hauteur, c'est-à-dire sur le pourtour de la même section transversale, au même nœud. Puis, après un certain entre-nœud, on retrouve un nouveau groupe semblable, et ainsi de suite. Chacun des groupes de membres, ainsi étagés, s'appelle un *verticille*, et la disposition est dite *verticillée*. Le verticille est *simultané* si tous les membres y naissent en même temps, ce qui est le cas le plus ordinaire. Il est *successif* quand les divers membres y apparaissent l'un après l'autre sur le pourtour de la section transversale, comme on le voit, par exemple, dans les *Chara*.

La distance longitudinale des membres isolés ou verticillés conserve quelquefois sensiblement la même valeur dans toute l'étendue du système ramifié, tantôt très courte, ce qui rapproche les membres, tantôt très longue, ce qui les écarte. Mais il arrive aussi qu'elle change brusquement et périodiquement de valeur d'un point à un autre. Après un entre-nœud long, par exemple, et deux membres très écartés, vient un entre-nœud très court et deux membres très rapprochés, puis un nouvel entre-nœud long, et ainsi de suite. Ou bien, après un entre-nœud long viennent successivement deux entre-nœuds courts, puis un nouvel entre-nœud long, et ainsi de suite. Dans ce cas d'entre-nœuds alternativement condensés et dilatés, si la disposition est isolée, il est clair qu'elle paraîtra verticillée; si elle est verticillée déjà, le nombre des membres de chaque verticille paraîtra doublé. On appelle *faux* verticille un ensemble de membres isolés, ainsi condensés de manière à ressembler à un *vrai* verticille.

C'est la croissance intercalaire qui allonge de la sorte, peu ou beaucoup, également ou inégalement les entre-nœuds, et qui les amène à leur état définitif.

Ces deux modifications de la disposition isolée, avec entre-nœuds courts et entre-nœuds longs, peuvent se rencontrer dans les régions différentes du même corps ramifié. On peut aussi rencontrer dans la même plante la disposition isolée et la disposition verticillée. Chez les dicotylédones, par exemple, la tige commence toujours par un verticille; elle passe souvent ensuite à la disposition isolée, pour revenir plus tard ordinairement à de nouveaux verticilles.

Considérons maintenant la ramification terminale ou dichotomie.

Ici, la disposition des membres est toujours et nécessairement verticillée, avec

cette différence, que le tronc ne se prolonge pas du tout au-dessus de chaque verticille de membres. Suivant l'énergie ou la faiblesse de leur croissance intercalaire, les segments qui séparent les différents verticilles sont tous longs, ou tous courts, ou alternativement longs et courts. Dans ce dernier cas, le nombre des membres de chaque verticille paraît doublé; une dichotomie, par exemple, prend l'aspect d'une tétratomie. Enfin, si les segments s'allongent très inégalement dans les membres jumeaux, la dichotomie se déforme, comme on l'a vu plus haut, et devient sympodique.

Distance transversale des membres : divergence (1). -- Considérons d'abord la ramification latérale et étudions tour à tour chacune des deux dispositions isolée et verticillée qu'elle présente.

Divergence dans la disposition isolée. — Il est rare de voir deux membres isolés successifs superposés l'un à l'autre, de manière que leurs plans médians coïncident. On en trouve des exemples dans les Thallophytes, notamment chez l'*Antithamnion cruciatum* (fig. 21, A), où les membres de dernier ordre sont disposés en une seule rangée longitudinale à la surface de chacun des membres précédents.

Ordinairement deux membres successifs sont; séparés l'un de l'autre par une certaine distance angulaire transversale; qu'on appelle leur *divergence*. La divergence est la distance des points d'insertion des deux membres, projetée sur la circonférence qui passe par l'un d'eux et estimée en degrés; en d'autres termes, c'est la valeur de l'angle dièdre formé par les plans médians des deux membres. Le

plus souvent la divergence se maintient constante dans une assez grande étendue du système ramifié: quelquefois elle prend brusquement des valeurs très différentes, qui se succèdent périodiquement. Nous observons ici la même différence que pour la distance longitudinale.

(1) C'est dans le cas particulier de l'arrangement des feuilles sur la tige, que l'étude de la disposition des membres latéraux a été faite tout d'abord, avec beaucoup de précision et presque en même temps en Allemagne par Schimper et Braun : *Flora*, 1855, p. 145, 757, 748, et en France par les frères L. et A. Bravais : *Ann. des sciences nat.*, 1857, VII. Les résultats ainsi acquis sont indépendants de la différenciation spéciale des membres qui ont servi à les obtenir: ils s'appliquent tout aussi bien aux diverses ramifications d'un thalle homogène, qu'aux diverses parties profondément différenciées d'une plante vasculaire. C'est pourquoi nous en faisons ici un exposé général.

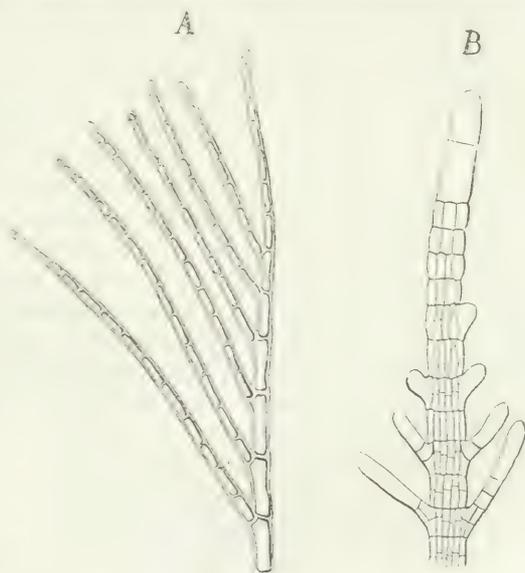


Fig. 21. — Exemples de membres superposés sans divergence. A, portion du thalle de l'*Antithamnion cruciatum*; membres isolés en superposition (d'après Reinke). B, portion du thalle de *Chatopsis plumosa*; verticilles binaires superposés (d'après Magnus).

Divergence constante. — Considérons d'abord le cas le plus général, celui où la divergence se maintient assez longtemps constante. Et comme il y a deux manières de compter la distance transversale de deux membres : du côté où elle est la plus courte, ou du côté où elle est la plus longue, nous conviendrons de suivre le plus court chemin qui sera toujours inférieur à 180° .

On remarque tout d'abord que cette divergence d est une fraction rationnelle de la circonférence et peut se mettre sous la forme $d = \frac{p}{n}$ circ., p et n étant des nombres entiers, p pouvant être égal à 1, n étant au moins égal à 2. Il en résulte qu'après avoir compté un certain nombre n de membres à partir d'un membre pris comme point de départ, on en trouve un, le $n + 1^r$, qui est exactement superposé au premier, c'est-à-dire dont le plan médian coïncide avec celui du premier, et pour atteindre ce membre superposé, on fait p fois le tour du tronc. Les membres se superposent donc régulièrement de n en n ; en d'autres termes, ils sont disposés sur le tronc, considéré comme de forme cylindrique ou conique, suivant n génératrices de ce cylindre ou de ce cône. L'ensemble formé par ces n membres, qui va se répétant ensuite indéfiniment sur le tronc tant que la divergence y conserve sa valeur primitive, s'appelle un *cycle* de membres. Un cycle est entièrement déterminé quand on connaît la valeur de sa divergence. Si la divergence est nulle, le cycle ne comprend qu'un membre.

Valeurs particulières de la divergence. — Voici maintenant les valeurs particulières de la divergence et les cycles correspondants qui sont le plus habituellement réalisés dans le corps de la plante.

$p = 1, n = 2, d = \frac{1}{2}$. C'est la plus grande divergence. Les membres successifs sont écartés transversalement d'une demi-circonférence et se superposent de deux en deux. Ils sont donc disposés sur le tronc en deux séries longitudinales diamétralement opposées, le long desquelles ils alternent régulièrement. Le cycle comprend deux membres et un tour. C'est ce qu'on appelle souvent la disposition *distique*.

$p = 1, n = 3, d = \frac{1}{3}$. L'écart transversal de deux membres successifs est de 120° ; ils se superposent de trois en trois. Ils sont tous disposés sur trois séries longitudinales. C'est la disposition *tristique*.

$p = 1, n = 4, d = \frac{1}{4}$. L'écart transversal de deux membres successifs est de 90° . Ils se superposent de quatre en quatre et sont disposés en quatre séries longitudinales. C'est la disposition *tétrastique*.

Ces trois dispositions sont assez fréquentes, mais on rencontre aussi çà et là les divergences plus petites $\frac{1}{5}, \frac{1}{6}, \frac{1}{7}$, etc.

Toutes les autres divergences sont comprises par séries entre les précédentes. Il y a une série de valeurs, et c'est de beaucoup la plus répandue, comprise entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$; c'est la série des plus grandes divergences. Une autre série moins fréquente est comprise entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$, une autre plus rare entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$, et elles sont d'autant plus rares qu'elles deviennent plus petites.

Séries entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$. — Considérons d'abord les plus grandes divergences, qui sont aussi les plus fréquemment réalisées.

Les deux premiers termes de la série, en suivant l'ordre décroissant des valeurs, sont $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$. Voici les autres :

$p = 2, n = 5, d = \frac{2}{5}$. L'écart transversal est de 144° , plus petit que $\frac{1}{2}$, plus

grand que $\frac{1}{3}$, moyenne arithmétique $\frac{1+\frac{1}{3}}{2+\frac{1}{3}}$ entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$. Les membres se superposent de 5 en 5, et sont tous disposés en cinq rangées longitudinales. Le cycle comprend cinq membres en deux tours. C'est la disposition appelée souvent *quinconciale*.

$p=5, n=8, d=\frac{3}{8}$. L'écart transversal est de 155° , plus petit que $\frac{2}{3}$, plus grand que $\frac{1}{3}$, moyenne arithmétique $\frac{1+\frac{2}{3}}{3+\frac{2}{3}}$ entre $\frac{2}{3}$ et $\frac{1}{3}$. Les membres se superposent de 8 en 8 et sont tous disposés en 8 rangées longitudinales. Le cycle comprend 8 membres en 5 tours. On désigne simplement cette disposition par sa divergence $\frac{3}{8}$, et l'on fait de même pour toutes les suivantes.

$p=5, n=15, d=\frac{5}{13}$. L'écart transversal mesure un peu plus de $158^\circ, 27'$, plus petit que $\frac{2}{3}$, mais plus grand que $\frac{3}{8}$, moyenne arithmétique $\frac{2+\frac{3}{8}}{3+\frac{3}{8}}$ entre $\frac{2}{3}$ et $\frac{3}{8}$. Les membres se superposent de 15 en 15 et sont disposés en 15 rangées longitudinales. Le cycle comprend 15 membres en 5 tours.

On trouve encore $\frac{8}{21}$, moyenne arithmétique entre $\frac{3}{8}$ et $\frac{5}{13}$; $\frac{13}{34}$, moyenne entre $\frac{5}{13}$ et $\frac{8}{21}$, et une suite d'autres divergences formées de la même manière, qui deviennent d'autant plus rares que les dénominateurs sont plus compliqués.

On obtient ainsi la série de valeurs :

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \frac{13}{34}, \frac{21}{55}, \text{ etc.}$$

dans laquelle une divergence quelconque à partir de la troisième est la moyenne arithmétique entre les deux précédentes. C'est ce qu'on peut appeler la série normale. Ces valeurs sont les réduites successives de la fraction continue $\frac{1}{2 - \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}$.

En suivant toutes ces divergences dans l'ordre indiqué, on oscille entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ du côté de $\frac{1}{3}$, c'est-à-dire dans l'intervalle compris entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{2}{5}$, chaque terme étant alternativement plus petit et plus grand que le précédent. Mais les oscillations diminuent rapidement d'amplitude et les divergences diffèrent de moins en moins à mesure que les dénominateurs augmentent. Déjà $\frac{5}{13}$ et $\frac{8}{21}$ diffèrent seulement de 1° ; $\frac{13}{34}$ et $\frac{21}{55}$ diffèrent seulement de $6'$. Elles tendent en définitive vers une limite qu'un calcul très simple fait connaître (1).

L'espace compris entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ comprend deux parties. L'une de ces parties, voisine de $\frac{1}{3}$, entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{2}{5}$, étant occupée par la série précédente, il est facile de prévoir que l'autre, voisine de $\frac{1}{2}$, entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{2}{5}$, sera occupée par une série semblable et complémentaire. Ces nouvelles divergences, commençant aussi par $\frac{2}{5}$, moyennes arithmétiques successives entre $\frac{2}{5}$ et $\frac{1}{2}$, ont le même numérateur que les précédentes avec un moindre dénominateur et sont toutes plus grandes, par conséquent, que les précédentes. En voici la série :

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{2}, \frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12}, \frac{8}{19}, \frac{13}{31}, \text{ etc.}$$

Ce sont les réduites successives de la fraction continue $\frac{1}{3 - \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}$.

(1) Cette limite, valeur de la fraction continue $\frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}$ est donnée par l'équation

$x^2 - 5x + 4 = 0$, dont les racines sont : $x = \frac{5 \pm \sqrt{5}}{2}$. La plus petite racine : $\frac{5 - \sqrt{5}}{2}$ est la limite cherchée.

Certains termes de cette série, $\frac{3}{7}$ et $\frac{5}{12}$ par exemple, sont assez fréquemment réalisés. Elle tend comme la précédente vers une limite (1).

Séries entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$. — En prenant les moyennes arithmétiques entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$, on trouve, entre ces deux divergences, deux séries de valeurs commençant toutes deux par $\frac{2}{7}$, l'une oscillant du côté de la plus grande divergence entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{2}{7}$, l'autre du côté de la plus petite entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{2}{7}$. Ces deux séries sont :

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}, \frac{8}{29}, \frac{13}{47}, \text{ etc.},$$

réduites successives de la fraction continue $\frac{1}{3+\frac{1}{1+\frac{1}{1+}}}$

et $\frac{1}{4}, \frac{1}{3}, \frac{2}{7}, \frac{3}{10}, \frac{5}{17}, \frac{8}{27}, \frac{13}{43}, \text{ etc.},$

réduites successives de la fraction continue $\frac{1}{4-\frac{1}{1+\frac{1}{1+}}}$.

Chacune d'elles tend vers une limite, et ces deux limites sont données ici encore par une seule et même équation du second degré.

Séries entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$. — Le même procédé donne entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$ deux séries complémentaires :

$$\frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{2}{9}, \frac{3}{14}, \frac{5}{23}, \frac{8}{37}, \text{ etc.}, \text{ réduites de la fraction } \frac{1}{4+\frac{1}{1+\frac{1}{1+}}};$$

$$\frac{1}{5}, \frac{1}{4}, \frac{2}{9}, \frac{3}{13}, \frac{5}{22}, \frac{8}{35}, \text{ etc.}, \text{ réduites de la fraction } \frac{1}{5-\frac{1}{1+\frac{1}{1+}}}.$$

Et il en serait de même entre $\frac{1}{5}$ et $\frac{1}{6}$, entre $\frac{1}{6}$ et $\frac{1}{7}$, etc. (2).

Sauf la série normale, qu'on peut appeler la série des plus petites parmi les plus grandes divergences, les autres séries ne sont réalisées que rarement dans le corps de la plante et ça et là seulement par quelqu'un de leurs termes.

Vu leur mode de formation, on peut désigner simplement ces diverses séries par leurs deux premiers termes. Elles s'écrivent alors ainsi :

$$\left(\frac{1}{2}, \frac{1}{3}\right) \text{ et } \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{2}\right), \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{4}\right) \text{ et } \left(\frac{1}{4}, \frac{1}{3}\right), \left(\frac{1}{4}, \frac{1}{5}\right) \text{ et } \left(\frac{1}{5}, \frac{1}{4}\right), \text{ etc.}$$

Pour apercevoir d'un coup d'œil l'ensemble de ces séries de valeurs ainsi que les limites où elles tendent, le mieux est de les disposer toutes sur un demi-cylindre développé, en réunissant les termes d'une même série par une ligne brisée dont les inflexions vont s'effaçant de plus en plus. L'élève fera facilement cette construction.

Variations de la divergence constante dans les diverses régions d'un corps ramifié. — La divergence, toujours supposée constante dans une région

(1) Cette limite, donnée par la même équation que la première, est la plus grande des racines de cette équation : $\frac{5+\sqrt{5}}{2}$.

(2) Toutes ces doubles séries de valeurs sont données par la même fraction continue

$$\frac{1}{n \pm \frac{1}{1+\frac{1}{1+}}}$$

où n prend toutes les valeurs à partir de 2 avec le signe +, à partir de 5 avec le signe —.

Toutes les limites vers lesquelles elles tendent sont données à la fois par l'équation $(n^2 - n - 1)x^2 - (2n - 1)x + 1 = 0$, dont les racines sont : $x = \frac{2n-1 \pm \sqrt{5}}{2(n^2-n-1)}$.

Pour chaque valeur de n à partir de 2, on a deux racines qui sont les limites des deux séries comprises respectivement entre les divergences $\frac{1}{n}$ et $\frac{1}{n+1}$.

assez étendue du corps, peut varier d'une région à l'autre, soit le long d'un même tronc ou d'un même membre, soit quand on passe du tronc aux membres ou de l'un de ceux-ci à des membres d'ordre supérieur. Ces variations ont lieu d'ordinaire par le passage brusque d'une divergence à une autre de la même série, habituellement à celle qui la précède ou à celle qui la suit.

Ainsi, par exemple, le long d'un même membre on peut observer d'abord la divergence $\frac{2}{5}$, puis brusquement $\frac{3}{8}$, celle-ci à son tour peut passer à $\frac{5}{13}$, après quoi les choses peuvent revenir à $\frac{3}{8}$ et à $\frac{2}{5}$; le passage peut avoir lieu aussi en sautant une divergence, de $\frac{2}{5}$ par exemple de suite à $\frac{5}{13}$. Ces changements de divergence se voient notamment dans la tige des Cactées où ils sont rendus frappants par une circonstance particulière. Ici, en effet, la tige charnue présente autant de côtes saillantes qu'il y a de génératrices d'insertion, 8 par exemple dans la disposition $\frac{3}{8}$. A un certain niveau on voit 5 de ces côtes se bifurquer de manière à en former 15, et la disposition passer aussitôt à $\frac{5}{13}$. Ces changements sont aussi très nets dans la fleur des Renonculacées, comme on le verra plus tard.

Ainsi encore, la divergence peut être de $\frac{2}{5}$ sur un membre et passer à $\frac{1}{2}$ sur les membres secondaires qu'il porte, comme on le voit dans beaucoup de nos arbres, dans le Chêne, le Châtaignier, etc.

Divergence périodiquement variable. — Au lieu de demeurer constante, la divergence présente quelquefois d'un entre-nœud à l'autre une brusque et périodique variation. La chose est rare, mais mérite cependant d'être signalée. La tige de divers Aloès, par exemple, commence à se ramifier suivant une divergence constante $\frac{1}{2}$, en disposition distique; puis tout à coup la divergence s'amointrit, pour revenir à $\frac{1}{2}$ à l'entre-nœud suivant, et bientôt un régime nouveau s'établit, où les divergences se succèdent ainsi : $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, etc.

La tige des *Monstera* présente une disposition plus singulière encore. Si l'on suit la série des feuilles successives en se dirigeant toujours du même côté, on rencontre les divergences $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$; en d'autres termes, toutes les feuilles sont situées en 2 séries longitudinales rapprochées à $\frac{2}{5}$ de circonférence, sur le côté supérieur de la tige rampante. Pour avoir une divergence constante $\frac{2}{5}$, il faudrait, d'une feuille à l'autre, marcher en zigzag à la face supérieure de la tige.

Divergence dans la disposition verticillée. — Quand les membres sont insérés plusieurs à la fois à la même hauteur tout autour du tronc, leur disposition est dite verticillée. Dans chaque verticille les membres sont toujours équidistants; la divergence à l'intérieur du verticille est donc $\frac{1}{m}$ circ., m étant le nombre des membres du verticille. D'un verticille au suivant, le nombre des membres reste constant, au moins dans une assez grande étendue du corps.

Il peut arriver que les verticilles successifs superposent leurs membres, qui sont alors tous disposés en m rangées longitudinales. La chose est rare; la divergence est alors nulle d'un verticille à l'autre. On trouve de ces verticilles superposés chez quelques Thallophytes, dans le *Chetopsis plumosa* par exemple (fig. 21, B); on en rencontre aussi dans la fleur des Phanérogames.

En général, il y a entre l'un des membres d'un verticille pris comme point de départ et le membre du verticille suivant qui est le plus rapproché de lui, une certaine divergence, qui est une fraction $\frac{p}{n}$ de la circonférence. Les membres, et par suite les verticilles, se superposent alors de n en n . Si m et n sont des nom-

bres premiers, il n'y aura pas d'autres superpositions dans l'intervalle et les membres seront disposés le long du tronc sur $m \times n$ rangées longitudinales. Par exemple, s'il y a deux membres à chaque verticille et que la divergence d'un verticille à l'autre soit $\frac{1}{3}$ ou $\frac{2}{3}$, les membres ne se superposeront que 5 en 5 ou de 5 en 5, et seront sur 6 ou 10 rangées longitudinales.

On peut d'ailleurs répéter pour ces divergences $\frac{1}{3}$ tout ce qui a été dit plus haut pour les divergences des feuilles isolées. Elles appartiennent le plus souvent aussi à la série normale $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \frac{2}{4}$, etc., ou à la série voisine $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{5}$, etc.

Vraies et fausses superpositions. — Mais si, comme il arrive très fréquemment, n se trouve être un multiple de m , outre ce que nous appellerons la vraie superposition des verticilles de n en n , il y aura, dans l'intervalle, de fausses superpositions, c'est-à-dire des superpositions où les membres qui ne se correspondent pas dans la série des divergences se trouvent placés au-dessus les uns des autres. Par suite, le nombre des séries longitudinales qui renferment tous les membres se trouvera réduit d'autant.

Alternance des verticilles. Disposition opposée décussée. — Prenons pour exemple le cas de beaucoup le plus fréquent, considéré presque toujours comme la règle générale de la disposition verticillée, celui où $n=2m$ avec $p=1$, c'est-à-dire où la divergence d'un verticille à l'autre égale la moitié de la divergence à l'intérieur du verticille. Il y a alors une vraie superposition de $2m$ en $2m$, et une fausse superposition de 2 en 2. Deux vraies superpositions seront donc toujours séparées par m fausses superpositions, et tous les membres seront sur $2m$ rangées. On dit alors que les verticilles *alternent*. Supposons par exemple $m=5$, comme dans la tige du Laurier-Rose; il y a une vraie superposition des verticilles de 6 en 6, et une fausse superposition de 2 en 2. Après chaque vraie superposition, il y en a donc deux fausses. Les membres, qui sont ici les feuilles, sont situés sur 6 rangées longitudinales.

Le cas très fréquent où $m=2$ avec $n=2m$ et $p=1$, c'est-à-dire où les membres sont diamétralement opposés par paire à chaque nœud, avec une divergence $\frac{1}{2}$, et où ces paires se croisent régulièrement de 2 en 2, est habituellement distingué des autres sous le nom de disposition *opposée décussée*.

Distinction des vraies et des fausses superpositions. — Quoi qu'il en soit, si le verticille est simultané, tous les membres étant pareils, il sera bien difficile de distinguer à quelque signe extérieur les vraies des fausses superpositions. Mais si le verticille est successif, comme dans la tige des Caryophyllées, par exemple, ou des Rubiacées, ou des Characées, la distinction devient des plus faciles. La vraie superposition a lieu quand la feuille en avance d'un verticille vient se placer au-dessus de la feuille en avance du verticille dont on est parti. Toutes les superpositions qui peuvent avoir lieu dans l'intervalle entre des feuilles dissemblables sont de fausses superpositions, qui ne doivent pas être assimilées aux premières, et qui ont pour résultat de réduire le nombre des séries longitudinales à $2m$, quel que soit m .

Si $n=5m$, tous les verticilles se superposent vraiment de $5m$ en $5m$, faussement de 5 en 5, et les membres sont sur $5m$ séries longitudinales. Si $n=4m$, ils se superposent vraiment de $4m$ en $4m$, faussement de 4 en 4, et ainsi de suite.

Alternance de vraies et de fausses superpositions. — Le cas où $m=n$ mérite

une attention particulière. Bien qu'ils aient seulement de n en n une vraie superposition, comme il s'y fait à chaque entre-nœud une fausse superposition, tous les verticilles sont en réalité superposés, et tous les membres sont sur m rangées. Si en outre les verticilles sont simultanés, il sera difficile de distinguer ce cas de la disposition signalée tout à l'heure, où la divergence est nulle et où il s'y fait à chaque étage une vraie superposition. Si les verticilles sont successifs, cette distinction sera facile, au contraire, et il ne sera pas permis d'assimiler les fausses superpositions aux vraies, qui n'ont lieu qu'à des intervalles réguliers. Ainsi, par exemple, si $m = n = 2$, c'est-à-dire si les membres sont disposés par paires avec une divergence $\frac{1}{2}$ dans l'ordre distique, ils se superposent sur 2 rangs, mais avec une alternance régulière de vraies et de fausses superpositions.

La disposition verticillée est soumise aux mêmes règles que la disposition isolée. — En somme, et c'est ce qu'il faut bien comprendre, la disposition verticillée est soumise aux mêmes règles que la disposition isolée. Seulement, au lieu d'une seule série de membres se succédant avec une divergence déterminée, il y a ici autant de séries semblables que de membres au verticille. En outre, il arrive ordinairement que cette première différence retentit sur la valeur même de la divergence dans chaque série, en la ramenant chaque fois à être la moitié de la divergence d'une série à l'autre, ce qui détermine l'alternance régulière des verticilles.

Divergence de passage. — Que la disposition soit isolée ou verticillée, quand on passe du tronc aux membres, ou de ceux-ci aux membres de degré supérieur, la succession des divergences se maintient dans ses traits généraux. Tantôt la divergence du tronc se continue purement et simplement sur le membre ; tantôt, au contraire, elle change brusquement au passage, pour reprendre aussitôt sur le membre sa valeur première. Il y a, comme on dit, une divergence de passage.

Ainsi, par exemple, dans la disposition distique, si le premier membre secondaire naît sur le membre primaire à 180° de la région inférieure du tronc, la divergence $\frac{1}{2}$ se continue purement et simplement, et tous les membres du système ramifié ont leurs axes dans le même plan ; c'est ce qu'on appelle souvent un système distique *longitudinal*. Si au contraire le premier membre secondaire s'attache à 90° du tronc, les autres se succédant ensuite à 180° du premier, il y a une divergence de passage de $\frac{1}{4}$: les membres secondaires ont leurs axes dans un plan perpendiculaire au plan des axes des membres primaires ; le système distique est dit *transversal*.

Il arrive aussi qu'après le changement au passage, la divergence ne reprend pas la valeur qu'elle avait sur le tronc, mais se fixe à quelque autre terme de la série normale. Ainsi par exemple, de $\frac{2}{3}$ sur la tige du Châtaignier et du Chêne, on passe à $\frac{1}{2}$ sur les branches.

Homodromic. Antidromic. — Dans ce passage des membres d'une génération à ceux de la génération supérieure, si les divergences se comptent dans le même sens, il y a, comme on dit, *homodromie*. Si elles changent de sens, si, par exemple, disposées vers la droite sur le tronc, elles se succèdent vers la gauche sur les membres primaires, on dit qu'il y a *antidromie*. Cette antidromie se reproduit à chaque passage d'un degré à l'autre dans toute l'étendue du système ramifié.

Divergence dans la ramification terminale. — Dans la ramification terminale les membres, toujours verticillés, sont équidistants, et par conséquent leur divergence dans le verticille est $\frac{1}{m}$, m étant le nombre des membres de la polytomie. La divergence est $\frac{1}{2}$ dans la dichotomie.

D'une fourche à l'autre, tantôt les verticilles se superposent et les membres sont sur m rangées; la divergence est nulle. Dans la dichotomie, tous les membres ont alors leurs axes dans le même plan; on en voit un exemple dans la tige des Sélaginelles.

Tantôt au contraire il y a une divergence, qui est ordinairement de $\frac{1}{2} m$ et les membres sont alors disposés sur $2m$ rangées. Dans la dichotomie, la divergence étant $\frac{1}{2}$, la bifurcation s'opère alternativement dans des plans rectangulaires, comme on le voit dans la tige du *Psilotum*, ou dans la racine des Sélaginelles.

Mode de représentation de la disposition des membres. — Les deux éléments que nous venons d'étudier, la distance longitudinale et la distance transversale des membres, ou mieux de leurs centres d'insertion, déterminent entièrement la position de ces membres sur le tronc qui les porte. Pour représenter aux yeux cette disposition on a employé plusieurs procédés, plusieurs constructions graphiques, que nous avons à faire connaître maintenant.

Projection verticale de la disposition sur un cylindre développé. —

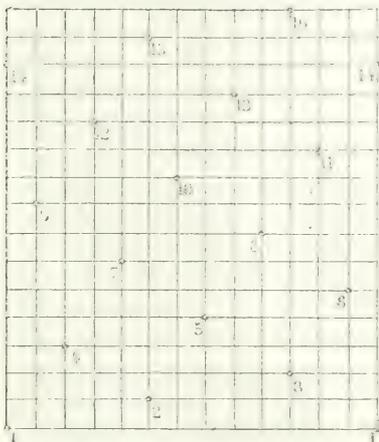


Fig. 22. — Disposition isolée $\frac{5}{5}$, sur un cylindre développé.

Tout d'abord on peut, supposant le tronc cylindrique, fendre ce cylindre suivant une génératrice, le développer et représenter par des points sur la surface plane ainsi obtenue les centres d'insertion des membres. Chaque intervalle entre deux lignes horizontales est un entre-nœud; chaque ligne verticale est une rangée de membres, il y en a autant que d'unités dans le dénominateur de la divergence. On numérote ensuite les membres à partir de 1, et de gauche à

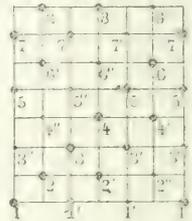


Fig. 25. — Disposition verticillée par 5 avec divergence $\frac{1}{5}$, sur un cylindre développé. Le verticille est successif; on voit qu'après une vraie superposition, il y en a deux fausses.

droite ou de droite à gauche suivant l'ordre où ils se succèdent sur le tronc. Il y en a un sur chaque ligne horizontale, si la disposition est isolée, plusieurs si la disposition est verticillée, et d'un étage à l'autre ils sont séparés par autant de lignes verticales qu'il y a d'unités au numérateur de la divergence.

Avec la disposition isolée $\frac{5}{3}$, on obtient ainsi la figure 22. La disposition verticillée par 5 avec divergence $\frac{1}{5}$ donne de même la figure 25. Le verticille y étant supposé successif, on a marqué les membres par des points de trois grosseurs différentes; les fausses superpositions se distinguent alors très nettement des vraies.

Projection horizontale de la disposition. Diagramme. — Au lieu de re-

présenter le tronc par un cylindre qu'on développe, on peut le supposer co-

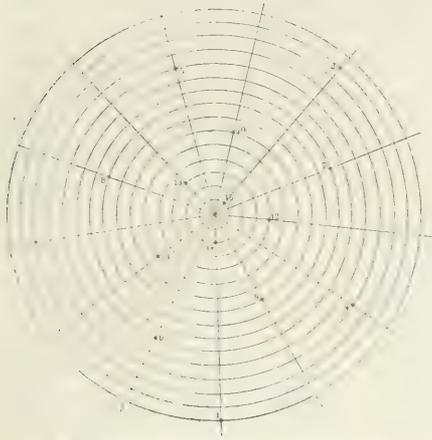


Fig. 24. — Diagramme de la disposition isolée $\frac{5}{13}$.

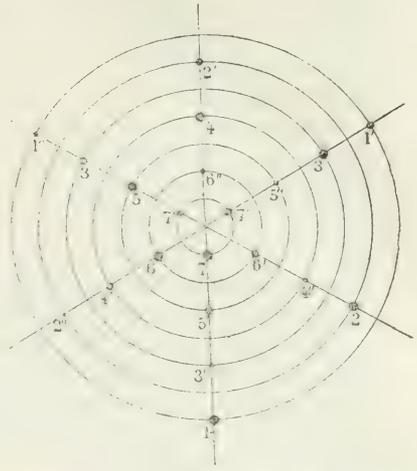


Fig. 25. — Diagramme de la disposition verticillée par 3 avec divergence $\frac{1}{5}$. Le verticille est successif; on voit que chaque vraie superposition (7 sur 1) est précédée de deux fausses superpositions (5' sur 1 et 5' sur 3').

nique et en figurer la projection horizontale. Les niveaux d'insertion sont

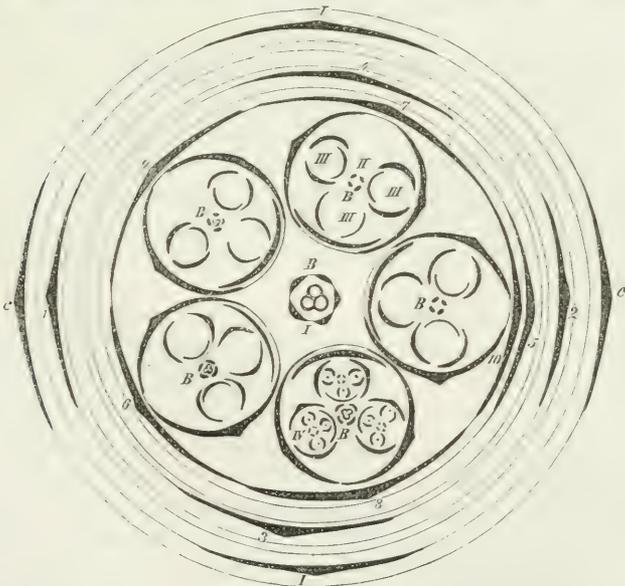


Fig. 26. — Diagramme d'un petit plant d'*Euphorbia helioscopia* ; c, c, les cotylédons ; I, I, les premières feuilles ordinaires ; 1, 2... 10, les feuilles suivantes, 6 à 10 formant un verticille quinaire. Au centre, on voit en BI la fleur terminale de la tige ; BII, fleur terminale d'un des cinq rameaux de premier ordre ; III, feuilles des rameaux de second ordre ; IV, fleur terminale d'un rameau de second ordre et feuilles des rameaux de troisième ordre (Sachs).

représentés alors par une série de cercles concentriques, et les séries longitudi-

nales par autant de rayons. Ce genre de projection horizontale s'appelle un *diagramme*. La figure 24 donne le diagramme de la disposition $\frac{5}{13}$. La figure 25 donne le diagramme de la disposition verticillée par 5 avec divergence $\frac{1}{4}$ et vraie superposition de 6 en 6.

On peut représenter dans un pareil diagramme non seulement la disposition des membres sur le tronc, mais la disposition relative de toutes les parties d'un vaste système ramifié. Ainsi la figure 26 donne le diagramme de la disposition des feuilles dans une plante entière de Réveille-matin (*Euphorbia helioscopia*). A cause de leur forme aplatie, les feuilles y sont marquées, non par des points, mais par des arcs de cercle.

Construction spiralee. — Aussi bien dans la projection verticale que dans le diagramme de la disposition isolée, on peut faciliter la vision nette des rapports de position par une hypothèse que nous nous sommes gardés de faire intervenir jusqu'ici, mais qui est utile dans certains cas.

Supposons, dans la représentation verticale, les divers points d'insertion reliés ensemble, nous aurons une série de lignes obliques parallèles (fig. 27). Ces lignes sont le développement d'une hélice tracée sur le cylindre et qui comprend tous les membres, tournant à droite ou à gauche suivant que le membre

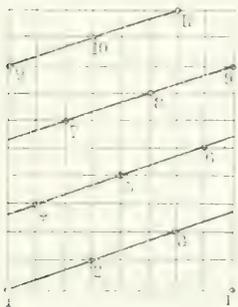


Fig. 27. — Disposition isolée $\frac{5}{8}$ sur un cylindre développé. Les membres sont reliés par une hélice qui monte vers la droite.

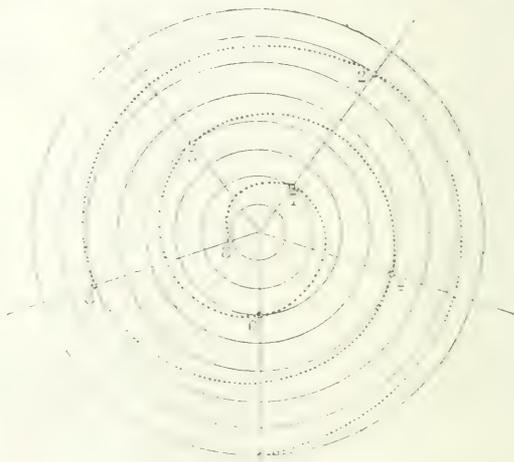


Fig. 28. — Diagramme de la disposition isolée $\frac{5}{8}$. Les membres sont reliés par une spirale qui monte vers la droite.

le plus rapproché du point de départ est à droite ou à gauche de lui. La figure 22 devient alors la figure 27.

Sur le diagramme, on obtient ainsi une spirale d'Archimède, qui est la projection horizontale de l'hélice supposée tracée sur un cône. La figure 24 devient alors la figure 28. A cette spirale, à cette hélice qui comprend tous les membres dans la disposition isolée, on donne souvent le nom de spirale fondamentale ou génératrice, d'hélice principale.

Dans la disposition verticillée, chaque membre du verticille dont on part est le point d'origine d'une pareille hélice ou spirale, et pour comprendre tous les membres il faut construire ici m spirales parallèles à pas concoi-

dants. La figure 25 devient alors la figure 29 et la figure 25 se transforme dans la figure 50.

Remarquons tout de suite que cette construction spiralée n'est pas toujours utile, ni possible. Dans la disposition $\frac{1}{2}$, par exemple, la spirale peut être menée aussi bien vers la droite que vers la gauche; elle est par conséquent dépourvue de signification; on pourrait tout aussi bien imaginer qu'elle change de sens à chaque nœud. La spirale est tout à

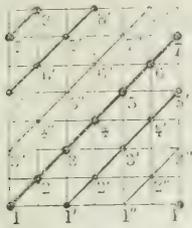


Fig. 29. — Disposition verticillée par 5, sur un cylindre développé. Les membres sont reliés par trois hélices parallèles.

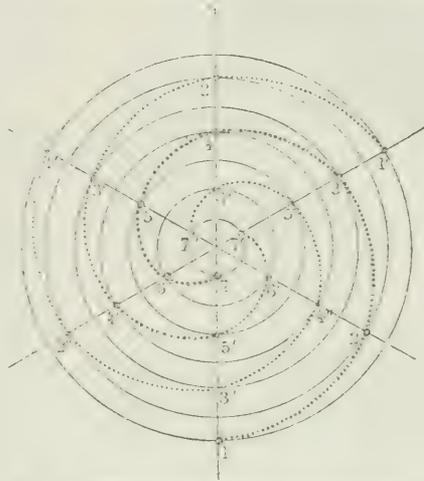


Fig. 50. — Diagramme de la disposition verticillée par 5 avec divergence $\frac{1}{5}$. Le verticille est successif, et tous les membres sont reliés par 5 spirales différentes qui montent vers la droite.

fait impossible quand le tronc porte deux séries de membres rapprochés sur sa face dorsale, tandis que la face ventrale en est dépourvue (tige des *Marsilia*, *Monstera*, etc.). En suivant la marche des plus courts chemins, c'est par une ligne en zigzag, et non par une spirale que les membres sont ici réunis.

Il ne faut donc pas attacher à cette spirale une importance autre que celle d'un mode de représentation utile dans un grand nombre de cas, et surtout il faut bien se garder de croire que le développement des membres ait jamais la moindre relation avec elle.

Spirales secondaires. — Quand la construction spiralée est applicable, et que la disposition est isolée, si les entre-nœuds sont très courts, la spirale fondamentale ne s'aperçoit pas directement, et il est difficile d'assigner aux membres le numéro d'ordre qui leur appartient. Mais, en revanche, on voit alors nettement des spirales plus relevées que la spirale générale, et qui tournent les unes vers la droite, les autres vers la gauche. Ce sont des spirales secondaires; elles joignent le membre dont on part au membre le plus rapproché de la verticale d'un côté et de l'autre (fig. 51).

Si l'on compte le nombre des spirales secondaires dans un sens et dans l'autre, en les ajoutant, on obtient le nombre des lignes verticales, et par conséquent le dénominateur de la divergence; le plus petit des deux nombres en est le numérateur. La spirale fondamentale tourne alternativement dans le sens du petit nombre et dans le sens du grand nombre des spirales secondaires.

Ainsi, par exemple, dans la disposition $\frac{2}{5}$ à droite, il y a 5 spirales secon-

droites à droite et 2 spirales secondaires à gauche; le sens de la spirale générale est celui du plus grand nombre. Dans la disposition $\frac{3}{8}$ à droite, il y a encore 5 spirales secondaires à droite, mais il y en a 5 à gauche; la spirale commune est de même sens que le petit nombre de spirales secondaires. Il en est de même pour $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, etc.

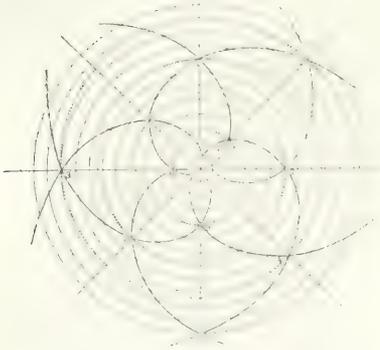


Fig. 51. — Diagramme de la disposition isolée $\frac{3}{8}$, montrant la spirale générale en pointillé et les spirales secondaires en trait plein. Il y a trois spirales secondaires vers la droite, cinq vers la gauche, et la spirale générale monte vers la droite.

Cette manière de déterminer la divergence par le nombre des spirales secondaires des deux sens n'est applicable qu'à la série normale et à sa conjuguée. Elle ne s'applique pas ou du moins ne s'applique qu'au dénominateur et non au numérateur de la divergence pour les séries comprises entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$, entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$, etc. (1).

Quand on passe du tronc aux membres qu'il porte, s'il y a homodromie, la spirale fondamentale du tronc s'enroule dans le même sens sur les membres. S'il y a antidromie, la spirale change de sens à chaque passage, de la droite par exemple

montant vers la gauche, pour revenir à droite au passage suivant et ainsi de suite.

Inclinaison des membres. — Nous ne nous sommes occupés jusqu'ici que de l'insertion des membres sur le tronc et des deux éléments qui déterminent les rapports d'insertion, savoir l'entre-nœud et la divergence, sans nous préoccuper de la direction que prennent les membres en se développant. En l'absence de toute cause extérieure de déviation, cette direction est droite comme celle du tronc lui-même, et l'axe de croissance du membre se maintient dans le plan qui passe par l'axe de croissance du tronc et par le point d'insertion, c'est-à-dire dans le plan médian du membre considéré. Mais il fait dans ce plan avec l'axe du tronc un certain angle, qui est l'inclinaison du membre. Cette inclinaison a dans chaque cas particulier une valeur déterminée, et cette valeur contribue beaucoup à donner au corps ramifié de la plante la forme et l'aspect, le *port*, comme on dit, qui lui est propre.

Inclinaison dans la ramification terminale. — Dans la ramification terminale complète, l'inclinaison des branches de la dichotomie sur le prolongement idéal de l'axe de croissance du tronc peut être de 45° , alors les deux membres jumeaux divergent à angle droit; si elle est inférieure à 45° , l'angle de bifurcation est aigu, et il peut l'être à divers degrés; si elle est supérieure à 45° , l'angle de bifurcation est obtus, et il peut l'être plus ou moins. Mais dans chaque cas particulier l'angle de dichotomie a une valeur déterminée. Si l'une des branches se développe davantage, en rendant la dichotomie sympodique, son inclinaison sur l'axe de croissance du tronc va diminuant d'autant; elle

(1) Ainsi, par exemple, $\frac{7}{2}$ a 5 spires secondaires dans un sens et 4 dans l'autre, $\frac{5}{11}$ a 4 spires secondaires dans un sens et 7 dans l'autre, etc.

tend à se placer dans la direction de cet axe, à usurper, comme on dit, le prolongement du tronc; mais rarement elle y réussit complètement, et les segments les plus vigoureux font ordinairement de certains angles qui s'ajoutent si le sympode est scorpioïde, ou se contrarient s'il est hélicoïde.

Inclinaison dans la ramification latérale. — Dans la ramification latérale complète, dans la grappe et ses diverses modifications, ainsi que dans la cyme multipare et bipare, l'inclinaison du membre sur l'axe de croissance du tronc offre également une certaine constance dans chaque cas particulier. Elle peut être de 90°, et les membres sont insérés à angle droit sur le tronc, horizontalement dirigés si le tronc est vertical. Ordinairement elle est plus petite, et les membres relevés font avec le prolongement du tronc un angle plus ou moins aigu. Parfois elle est plus grande, et les membres pendants font avec le prolongement supérieur du tronc un angle plus ou moins obtus. Enfin elle peut être nulle et les membres s'appliquent en montant contre le prolongement du tronc qui les porte. La ramification forme alors un ensemble compact en forme de lame ou de massif, comme on en voit chez certains Thallophytes (fig. 1, B). Il serait désirable qu'on pût déterminer avec précision la valeur de cette inclinaison dans des conditions extérieures constantes, pour un certain nombre des cas les plus importants, ce qui n'a pas été fait jusqu'ici.

Quand la ramification latérale, devenant sympodique, donne lieu à une cyme nupare, les causes morphologiques qui déterminent l'inclinaison dans le cas précédent, n'ayant plus pour balancer leurs effets la résistance du prolongement du tronc comme dans la grappe, ou celle des autres membres dominants comme dans la cyme bipare ou multipare, les choses se modifient profondément. L'inclinaison diminue beaucoup et le membre dominant tend à se mettre dans le prolongement même du tronc avorté, usurpant ainsi cette direction, au point de produire un sympode presque rectiligne et qu'il est facile de confondre, surtout s'il est hélicoïde, avec un tronc continu.

On peut produire artificiellement le même résultat, en coupant dans une grappe le tronc au-dessus du point d'insertion d'un membre latéral. Ce membre, pour les mêmes raisons que tout à l'heure, va cesser de croître dans la direction précédente, diminuer son inclinaison et venir se placer dans le prolongement du tronc.

Causes morphologiques qui déterminent la disposition des membres. — La disposition isolée ou verticillée, telle qu'elle s'établit au début entre les membres qui naissent autour du sommet en ordre basifuge, telle qu'elle se modifie plus tard à la suite de l'interposition de membres nouveaux dus à la croissance intercalaire, est déterminée suivant les cas par des causes diverses d'ordre morphologique, dont nous allons examiner les principales.

Influence de la conformation définitive du tronc. — Toutes les fois qu'un membre naît sur le tronc à une distance du sommet assez grande pour que le tronc ait acquis avant de le produire sa structure définitive, la place de ce membre est déterminée directement par cette structure. Si, en outre, les membres naissent à une assez grande distance l'un de l'autre pour ne pas influencer leurs positions réciproques, la conformation interne sera la seule cause déterminante de la disposition primitive, et notamment de la divergence.

Il en est ainsi, par exemple, comme nous le verrons plus tard, dans les racines des plantes vasculaires, dont la divergence est nécessairement déterminée par la structure du tronc qui les porte, déjà achevée au moment où elles s'y forment. Il en est de même dans la ramification latérale du corps tout entier chez beaucoup de Thallophytes.

Influence du mode de croissance au sommet.—Si les membres se forment au sommet, ou au voisinage même du sommet, il peut se faire que leur disposition soit déjà déterminée par la manière même dont la croissance terminale s'effectue. Ainsi nous savons déjà que si le sommet cesse de s'accroître comme tel, en formant sur lui deux ou trois centres nouveaux de croissance, la ramification est terminale, tandis que s'il continue à croître, elle est latérale. Quand elle est terminale, c'est le nombre des centres qui détermine immédiatement le nombre des membres de la polytomie. Quand elle est latérale, c'est quelquefois le mode même de croissance qui impose aux membres leur position.

C'est parce que le sommet se termine par une cellule unique en forme de coin, se tronquant alternativement parallèlement à ses deux grandes faces, que les feuilles d'une Mousse, le *Fissidens*, sont disposées sur la tige en deux rangs suivant l'ordre distique. C'est parce que cette cellule a trois faces, que la disposition des feuilles d'une autre Mousse, le *Fontinalis*, est $\frac{1}{3}$. C'est parce que la cellule terminale à trois faces du *Marsilia* ne produit de feuilles qu'en correspondance avec ses deux segments dorsaux, et n'en forme pas sur le segment ventral, que les feuilles de cette plante sont disposées en deux séries rapprochées à $\frac{1}{3}$ de distance sur la face dorsale, etc., etc.

Influence des membres déjà formés sur ceux qui se forment.—Les membres se forment souvent très près du sommet, sans que le mode de croissance terminale puisse jeter la moindre lumière sur leur disposition. Ne pouvant alors invoquer ni la structure définitive du tronc, qui n'est pas encore acquise, ni le mode de croissance terminale, on est conduit à chercher dans l'action réciproque des membres la raison mécanique de leur disposition. C'est le cas, par exemple, dans les Phanérogames.

Cette règle mécanique est très simple : le nouveau membre naît au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les membres anciens les plus récemment formés (1).

Applicable surtout aux Phanérogames, elle explique facilement l'alternance ordinaire des verticilles, l'intercalation des verticilles en nombre double entre deux verticilles alternes déjà formés, la disposition $\frac{1}{2}$ si les membres s'attachent par une très large base, etc. Mais il ne faut pas oublier qu'elle indique seulement l'une des causes et non la cause unique de la disposition.

Si le tronc dilate tout à coup son sommet, l'insertion du membre conservant sa largeur, on comprend qu'il y aura place pour un plus grand nombre de membres et que la disposition changera en se compliquant. C'est ce qui arrive, par exemple, pour les feuilles dans les Palmiers et dans beaucoup de Dicotylédones,

(1) M. Hofmeister, à qui est due cette règle, a fait l'étude la plus approfondie de la disposition des membres latéraux et notamment des feuilles, en cherchant à la ramener aux causes mécaniques qui la déterminent. Je ne puis ici que renvoyer le lecteur à son ouvrage. Hofmeister: *Allgemeine Morphologie*, 1868, p. 482.

à mesure que la tige devient plus vigoureuse. Si, au contraire, le tronc amincit son sommet, c'est l'inverse qui a lieu. Le même résultat se produit encore si, le sommet conservant son diamètre, c'est la largeur d'insertion des membres qui diminue tout à coup ou progressivement. La divergence se complique alors, comme on le voit dans la disposition des fleurs des Aroïdées et des Trèfles, comparée à la disposition des branches sur la tige. Si le membre élargissait son insertion, c'est l'inverse qui aurait lieu.

Causes qui altèrent les rapports primitifs de position et en déterminent de nouveaux. — Quand la formation des membres a lieu au voisinage du sommet, leur disposition primitive est souvent altérée et transformée plus tard, soit par la croissance longitudinale intercalaire du tronc, soit par son accroissement transversal. Aussi quand on passe d'une région dépourvue de croissance intercalaire et à entre-nœuds très courts, à une région douée d'une croissance intercalaire active et d'entre-nœuds longs, voit-on la divergence changer, comme les Crassulacées, les *Aloe*, les *Agave* en donnent des exemples. Ailleurs la divergence primitive se trouve altérée, parce que le tronc s'accroît en épaisseur plus fortement d'un côté que de l'autre.

La torsion du tronc pendant sa croissance intercalaire amène aussi des changements profonds dans la disposition primitive. Par là des membres, disposés d'abord en séries longitudinales, sont déplacés de telle sorte que les séries longitudinales paraissent enroulées en spirale autour du tronc. Il en est ainsi dans les racines des Fougères, dans la disposition des feuilles sur la tige du *Fontinalis antipyretica*: mais l'exemple le plus frappant est offert par la tige du *Pandanus utilis*. Dans le bourgeon terminal de cette plante, les feuilles se disposent en trois séries verticales, selon la divergence $\frac{1}{3}$; mais la tige éprouve pendant sa croissance une torsion si forte autour de son axe que les trois séries verticales se transforment en trois spirales assez surbaissées qui s'enroulent autour d'elle.

Si les membres sont disposés au sommet de manière à se toucher les uns les autres, ce qui arrive surtout quand leur divergence est compliquée, chacun d'eux en grandissant exerce sur ses voisins de droite et de gauche une pression qui se transmet obliquement le long des lignes de contact. Cette pression déplace les membres, et c'est elle qui leur assigne leur position définitive.

Si l'on se souvient que déjà entre $\frac{5}{13}$ et $\frac{8}{21}$ la différence est seulement d'un peu plus de 1°, qu'entre $\frac{5}{13}$ et $\frac{1}{3}$ elle n'est que de 6', on comprendra qu'il suffit de déplacements à peine appréciables, produits par cette pression sur les lignes de contact, pour transformer une divergence en une autre, c'est-à-dire pour faire apparaître un système tout différent de spirales secondaires, ou même pour transformer une disposition irrégulière en une disposition régulière (1).

Les mêmes causes peuvent produire des dispositions différentes, et des causes différentes amener la même disposition. — L'influence propre

(1) M. Schwendener a fait une étude approfondie du mécanisme de ces déplacements des membres par pression au contact. Je ne puis ici que renvoyer le lecteur à ses divers mémoires. Schwendener: *Ueber die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck* (Verhandl. der naturf. Gesellsch. in Basel, VI, 1875). — *Mechanische Theorie der Blattstellungen*, Leipzig, 1878. — *Ueber Spiralstellungen bei Florideen* (Monatsberichte der k. Akademie der Wiss. zu Berlin, 1880, p. 527). — *Ueber der durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven* (Monatsberichte, Berlin 1880 p. 408).

des diverses causes que nous venons de passer en revue devra être constatée dans chaque cas particulier. Mais il est important de remarquer que, suivant les plantes considérées, la même disposition des membres peut être amenée par les causes ou les combinaisons de causes les plus diverses, tandis que la même cause pourra conduire aux dispositions les plus différentes (1).

Le mécanisme de croissance qui détermine la formation en deux séries et la disposition distique $\frac{1}{2}$ des membres dans un *Vaucheria* ou un *Mucor*, plantes unicellulaires, dans une Confèrve ou un *Penicillium*, plantes formées d'une série de cellules, dans un *Fissidens* dont la tige massive croit par une seule cellule terminale, enfin dans une Graminée dont la tige massive croit par toutes les cellules de son extrémité, est certainement tout à fait différent dans ces divers cas.

Le mécanisme de croissance du tronc est au contraire le même et s'opère par les divisions d'une cellule terminale à trois faces : dans les *Fontinalis* qui disposent leurs membres suivant $\frac{1}{3}$, dans les *Polytrichum* et *Sphagnum* qui les disposent suivant une des divergences $\frac{2}{3}$, $\frac{1}{2}$, etc., dans les *Equisetum* qui les placent en verticilles alternes, enfin dans les *Marsilia* qui les posent seulement en deux séries sur la face dorsale de leur tige rampante.

On voit donc que, dans la recherche des causes morphologiques de la disposition des membres, il faut toujours tenir compte du caractère particulier de la plante qui est le siège du phénomène, en d'autres termes du groupe naturel auquel elle appartient. La même cause entraîne des effets différents suivant qu'elle agit dans une Mousse, dans une Fougère, dans une Rhizocarpee. De ce fait que la plante considérée appartient à l'une de ces trois classes, il résulte qu'elle possède une certaine somme de propriétés particulières qui devra toujours, dans la question que nous étudions ici et dans toutes les autres questions, entrer comme telle en ligne de compte. On se trouve toujours, en définitive, en face de données complexes qui dépendent du passé : d'où l'impossibilité d'expliquer un phénomène morphologique quelconque autrement que par voie historique.

§ 5.

Accidents de la surface.

Outre la localisation de croissance qui, frappant le corps dans son épaisseur, y détermine la formation de membres latéraux et par suite sa ramification, il en est une autre toute superficielle, qui provoque seulement à la surface du corps soit des inégalités en creux ou en relief, soit des perforations, en un mot ce que nous nommerons des *accidents* de la surface.

Nature diverse des accidents de la surface. — Si le corps n'est formé que d'une cellule ou d'une file de cellules, ces accidents se réduisent à bien peu de chose; ce sont quelques crêtes ou quelques pointes saillantes à la surface de la membrane, ou au contraire quelques dépressions dans son épaisseur, et voilà tout. Tout accident plus profond en creux ou en relief y provoque une vraie ramification, et il n'y a pas ici d'ouverture possible.

(1) Sachs : *Traité de Botanique*, Ed. française, p. 245, 1874.

Mais si le corps est massif, la croissance peut se localiser de diverses manières sur certains points isolés, sur certaines cellules de la surface. Ou bien la cellule prend une croissance exagérée perpendiculairement à la surface générale, sur laquelle elle forme un accident en relief qu'on appelle un *poil*. Ou bien, au contraire, elle cesse de croître perpendiculairement quand toutes ses voisines d'alentour continuent leur développement, en formant autour d'elle un rebord de lent en plus saillant; il en résulte un accident en creux, une *crypte*. Ou bien encore la cellule superficielle, cessant de croître sans s'exhausser ni s'enfoncer, se divise en deux moitiés qui se séparent et s'arrondissent de manière à laisser entre elles une ouverture en forme de boutonnière, une sorte de bouche dont elles sont les deux lèvres. Une pareille bouche est ce qu'on appelle un *stomate*, et par elle le milieu extérieur trouve accès dans l'intérieur du corps de la plante.

Quelques mots sur chacun de ces accidents.

Poils. — Tout ce qui naît de la croissance vers l'extérieur d'une des cellules superficielles du corps est un poil. La plupart des plantes ont leur surface hérissée d'un grand nombre de poils, aussi bien si le corps est simple que s'il est rameux, et dans ce dernier cas toutes les parties peuvent en former, qu'elles soient semblables ou différenciées. Quand une partie du corps en est couverte, on la dit *velue*; quand elle en est dépourvue, on la dit *glabre* ou *nue*.

Rien de plus varié d'ailleurs que la forme des poils (fig. 52). Simples, étoilés ou rameux, filiformes, écailleux ou massifs, isolés ou groupés en bouquet, dressés perpendiculairement ou réfléchis parallèlement à la surface qu'ils couvrent, on les rencontre tantôt d'une seule sorte sur de grands espaces, comme nous le verrons plus tard sur les racines, tantôt de plusieurs sortes entremêlées en des points très rapprochés, comme sur un grand nombre de feuilles.

Ici, ils sont éphémères; ils couvrent la surface des parties jeunes et tombent sans laisser de trace quand elles sont développées. Là, ils persistent aussi longtemps que la partie qu'ils revêtent. Nous ne faisons en ce moment qu'en signaler l'existence, devant y revenir plus tard avec détails.

Émergences. — Quand la protubérance, au lieu de provenir de la croissance d'une seule cellule superficielle, procède du développement local d'un certain nombre des cellules sous-jacentes, qui forment une bosse recouverte par les cellules superficielles, elle prend le nom d'*émergence*. Tels sont, par exemple, les *aiguillons* des Rosiers et des Ronces; telles sont aussi les verrues ou piquants qui hérissent la surface d'un grand nombre de fruits, comme ceux du Ricin, de l'Aigremoine, etc.

Émergences pilifères. — Parfois ces deux sortes d'accidents en relief se

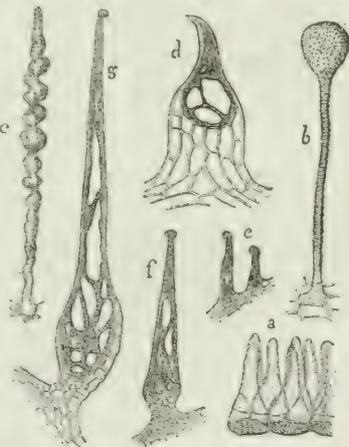


Fig. 52. — Diverses formes de poils simples : a, de la corolle du *Primula sinensis*; b, de la corolle de l'*Antirrhinum majus*; c, de la corolle du *Viola alluaica*; d, de la tige du *Rubia tinctorum*; e, f, g divers états du développement d'un poil d'ortie (*Urtica dioica*). (D'après Kny.)

continuent et se superposent. Il se fait une émergence, au sommet de laquelle une cellule superficielle se prolonge en poil. C'est ce qu'on observe, par exemple, dans l'Ortie et dans la Garance (fig. 52, *d* et *g*) où le poil enfonce sa base élargie dans l'émergence qui le supporte, ainsi que dans la Fraxinelle où le poil est terminal.

Cryptes. — Les cryptes sont des accidents en creux qui ont généralement la forme d'une bouteille à col étroit. On les trouve abondamment développées dans

tout le corps des *Fucus*, dans les feuilles du Laurier-Rose (fig. 53), dans celles des *Banksia*, etc. Ils s'allongent quelquefois en forme de sillons.

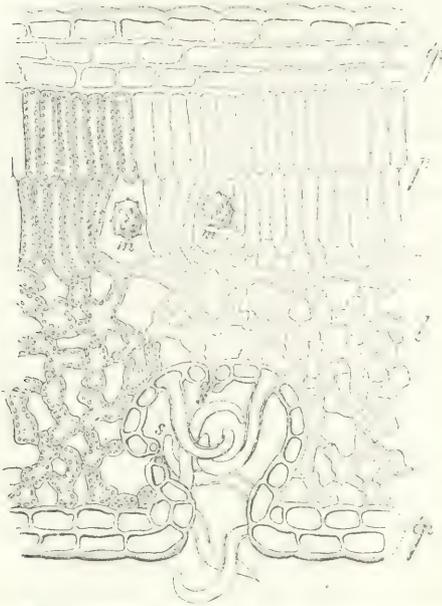


Fig. 53 — Section transversale de la feuille du Laurier-Rose (*Nerium Oleander*) passant par une des cryptes pilifères et stomatifères de la face inférieure. Les grains de chlorophylle ne sont marqués que dans la moitié gauche de la figure.

Cryptes pilifères. — Parfois lisse, leur paroi interne développe souvent certaines de ses cellules en autant de poils qui y demeurent renfermés comme dans le Laurier-Rose, ou qui s'échappent en pinceau par l'ostiole, comme dans les *Fucus*. Ou bien encore le fond de la crypte se relève en un seul poil massif qui remplit la cavité tout entière, comme dans le chapeau mâle des *Marchantia*. La crypte est alors pilifère.

Stomates. — Un stomate résulte de la division en deux d'une cellule périphérique, avec écartement ultérieur des deux moitiés au milieu de la face de contact, ce qui donne lieu à une ouverture en forme de boutonnière (fig. 54). Par ces ouvertures, les espaces vides que le

corps renferme entre ses cellules communiquent directement avec le milieu extérieur.

On rencontre les stomates pressés en grand nombre sur les parties aériennes du corps de la plante, et notamment sur les feuilles, où ils sont visibles à la loupe et parfois à l'œil nu, comme autant de petits points blancs. Les espaces intercellulaires du corps renfermant principalement des gaz, c'est à faire communiquer les gaz internes avec l'atmosphère extérieure que les stomates sont essentiellement destinés. Il était nécessaire et il suffit, pour le moment, de savoir que la surface de la plante aérienne est ainsi perforée, ouverte de toutes parts, et que son corps est directement accessible à l'air jusque dans ses profondeurs. Nous aurons à revenir plus tard sur les stomates, en traitant de la structure de la plante.

Émergences et cryptes stomatifères. — Les stomates sont généralement disposés sur les régions planes de la surface du corps. On en trouve cependant qui

sont portés chacun au sommet d'une émergence, comme dans le fruit du *Canna*. On en rencontre aussi qui sont enfoncés et localisés dans des cryptes, sur la pari

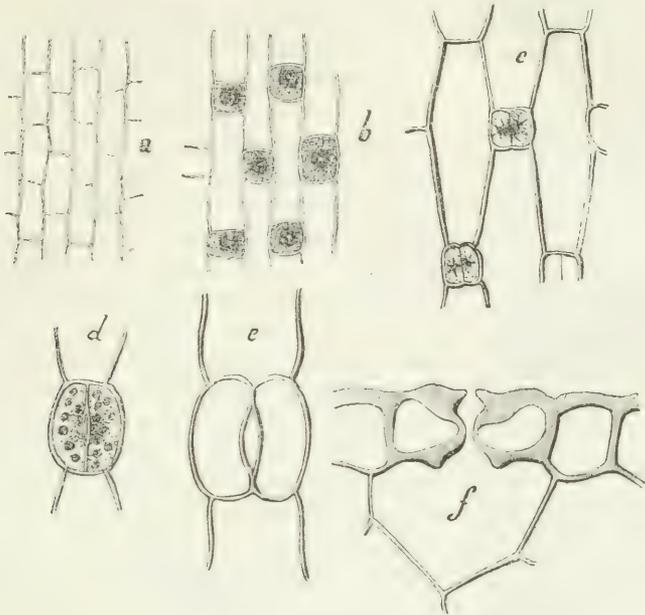


Fig. 54. — Stomates de la feuille de jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). *a, b, c, d*, développement des stomates aux dépens de certaines cellules périphériques ; *e*, stomate achevé, vu de face ; *f*, stomate achevé, vu en section transversale.

desquelles ils sont entremêlés à la base des poils, comme dans le Laurier-Rose (fig. 55). Ce sont alors des émergences et des cryptes stomatifères.

Revêtement cireux (1). — À l'étude morphologique des accidents de la surface se rattache assez intimement celle des dépôts qui s'y produisent par l'effet de causes internes.

Chez un très grand nombre de plantes, les parties aériennes du corps végétatif produisent dans leurs cellules périphériques et émettent au dehors à travers les membranes une matière cireuse, insoluble dans l'alcool à froid, soluble dans l'alcool à chaud, fusible au-dessous de 100°. Cette substance recouvre ordinairement la surface d'un revêtement continu, qui la protège et l'empêche d'être mouillée par l'eau. C'est cet enduit qui donne aux tiges et aux feuilles la couleur glauque qu'on leur connaît bien dans le Chou, l'Avoine, le Ricin, et tant d'autres plantes. C'est encore lui qui forme sur les fruits ce qu'on appelle la fleur ou la pruine (Raisin, Prune, etc.). Il est quelquefois assez épais pour donner lieu à une exploitation industrielle ; il en est ainsi, par exemple, sur les fruits du *Myrica cerifera* de l'Amérique du Nord et sur les feuilles de certains Palmiers, comme le *Copernicia cerifera* du Brésil et le *Ceroxylon andicola* du Pérou. La croûte de cire se renouvelle quand on l'a enlevée. Sur les fruits mûrs

(1) De Bary : *Ueber die Wachstüberzüge der Epidermis* (Botanische Zeitung, 1871, p. 428).

du *Benincasa cerifera* appelés Concombres cireux, elle reparait même longtemps après la maturité. Pure ou mélangée à la cire d'abeilles, cette cire végétale sert à fabriquer des bougies.

Étudié dans sa structure, ce revêtement cireux se rattache à quatre types. Ici, ce sont des granules isolés ou qui se touchent l'un l'autre en une seule couche :

c'est le cas le plus fréquent (Iris, Tulipe, Oignon, Capucine, Œillet, Pin, etc.). Là, ce sont encore des grains ou de courts bâtonnets, mais superposés en plusieurs couches ou en petits amas irréguliers (Eucalyptus, Seigle, Ricin, etc.). Ailleurs ce sont de longs et minces bâtonnets, dressés perpendiculairement à la surface, arqués ou même recourbés en boucle au sommet (diverses Musacées, Cannacées, Graminées, *Benincasa cerifera*, *Cotyledon orbicularis*, etc.) (fig. 55). Tantôt ces bâtonnets recouvrent uniformément toute la surface, à l'exception des stomates (*Strelitzia*, *Saccharum*, etc.) (fig. 55, A); tantôt ils hérissent seulement certaines cellules périphériques et forment çà et là des touffes isolées (*Coffea Lacryma*, *Sorghum* divers, etc.). Souvent, enfin, c'est une couche membraneuse continue qui revêt toute la surface, interrompue seulement au-dessus des stomates (fig. 56, c). Suivant son épaisseur, cette couche a l'aspect d'un vernis homogène, dur et cassant (Joubarbe, Euphorbes cactiformes, Thuia, etc.), ou d'un mince feuillet brillant (Cierge, If, Pourpier, etc.), ou d'une véritable croûte plus ou moins épaisse, stratifiée et striée (*Myrica*, Palmiers cérifères, etc.).

Qu'il soit en forme de granules, de bâtonnets ou de croûte, ce dépôt cireux possède une structure cristalline et se montre biréfringent. Il n'est amorphe que quand il forme un vernis rigide (1).

Revêtement gras. — Chez quelques plantes ce revêtement cireux est remplacé par une couche farineuse blanche ou jaune d'or, formée de granules ou de petites écailles de matière grasse, soluble dans l'alcool à froid. Cet enduit gras joue le même rôle protecteur que le revêtement cireux et empêche comme lui les feuilles d'être mouillées par l'eau. On en voit de beaux exemples dans les Primevères

(*Primula farinosa*, *marginata*, etc.), et dans certaines Fougères à feuilles argentées ou dorées (*Gymnogramme*, *Pteris*, etc.). Ce dépôt farineux possède aussi une structure cristalline.

(1) Wiesner : *Ueber die krystallinische Beschaffenheit der geformten Wachsuberzüge pflanzlicher Oberhäute* (Botanische Zeitung, 1876, p. 225).



Fig. 55. — Revêtement cireux en bâtonnets. A, section transversale de la face inférieure de la feuille du *Strelitzia ovata*; c, couche des bâtonnets, interrompue au pourtour des stomates; B, section transversale de la périphérie du fruit du *Benincasa cerifera*, montrant les bâtonnets accolés en faisceaux striés transversalement. (D'après de Bary.)

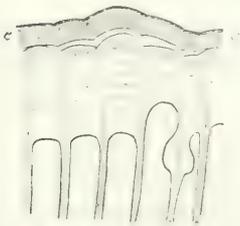


Fig. 56. — Revêtement cireux en forme de croûte continue. Section transversale de la périphérie de la feuille du *Kops-tokia cerifera*. La couche cireuse c se montre décollée d'avec les cellules externes. (D'après de Bary.)

§ 6.

Altération de la forme d'un corps ramifié par soudure, concrescence et avortement.

Les divers membres successifs d'un corps ramifié sont insérés les uns sur les autres et tous sur le tronc qui les porte, dans l'ordre même où ils sont nés les uns des autres et du tronc. Mais il arrive assez souvent qu'ils contractent par la suite soit de nouveaux points d'union là où ils étaient d'abord libres, soit une union plus intime et plus prolongée au voisinage de leur insertion primitive.

Distinction entre soudure et concrescence. — Si deux membres, d'abord séparés, viennent à se toucher en quelque point et à s'y établir en parfaite continuité l'un avec l'autre, on dit qu'ils se *soudent* en ce point, qu'il y a *soudure* entre eux. Si deux membres issus du même tronc en des points très rapprochés sont plus tard soulevés par une croissance intercalaire portant sur leur base commune à la périphérie du tronc, il se fait une pièce unique qui leur appartient à tous les deux, où ils sont intimement unis, et dont la longueur dépend de l'activité et de la durée de cette croissance intercalaire commune. Ce n'est pas là une soudure, mais bien une communauté de croissance, ce qu'on peut appeler pour abrégé une *concrescence*. Étudions successivement ces deux cas.

Soudure. — La soudure entre parties primitivement séparées peut avoir lieu de plusieurs manières; elle est, suivant les cas, plus ou moins intime.

Si le corps de la plante se réduit à une masse continue de protoplasma, dépourvue aussi bien de cloisons intérieures que de membrane externe, comme dans le vaste groupe des Myxomycètes, l'union de deux membres qui se rencontrent soit par leurs sommets, soit par un point quelconque de leur surface, a lieu presque toujours par fusion des deux protoplasmas en un seul. Elle est tout aussi intime, si le corps est pourvu d'une membrane de cellulose avec des cloisons internes comme dans les Champignons ordinaires, ou sans cloisons internes comme dans les Mucorinées, pourvu qu'au point de contact la membrane de cellulose se résorbe dans les deux membres pour permettre aux protoplasmas de communiquer et de se mélanger directement.

Dans l'un et l'autre cas, et toutes les fois qu'il y a ainsi abouchement direct des deux corps l'un dans l'autre, on dit que la soudure a lieu par *anastomose*, que les deux corps sont *anastomosés* au point considéré. Quand ces anastomoses sont très nombreuses, le système ramifié se trouve transformé en un réseau continu.

Souvent les membranes cellulaires persistent tout entières aux points de contact des deux membres, et c'est seulement par osmose que les cellules des deux parties communiquent ensemble. Leur union n'en est pas moins très intime et très solide, car on les déchire plutôt que de les séparer. Si les membres sont pluricellulaires, le lien qui s'établit entre eux par les cellules de contact est en définitive de même nature qu'entre les diverses cellules qui composent chacun d'eux, et par conséquent les deux corps n'en font qu'un. Dans le thalle des

Champignons et des Algues, on voit souvent un grand nombre de membres successifs se souder ainsi dans toute leur longueur, soit en demeurant droits de manière à former des cordons plus ou moins épais, soit en se recourbant sur eux-mêmes, en se pelotonnant de manière à constituer des masses tuberculeuses souvent de grand volume qui sont ou des réservoirs nutritifs, ou des fructifications. Dans certaines parties du corps des Phanérogames il s'établit aussi de pareilles unions. Ne voit-on pas souvent, sur les Hêtres de nos forêts, des branches se souder entre elles ou se réunir par une soudure à la tige dont elles émanent, de manière que si l'on vient à les couper au-dessous du point de contact, elles continuent de vivre, nourries désormais par la branche à laquelle elles sont soudées? Ce sont, comme on dit souvent, des greffes naturelles par approche.

Toutes les unions de cette sorte peuvent être dites des soudures par *juctaposition*, pour être distinguées des soudures par anastomose.

Concrescence. — Quand deux membres, distincts à partir d'un certain point, sont insérés sur le tronc qui les porte par une partie commune, il faut distinguer trois cas, suivant la nature de cette partie commune, qui appartient soit tout entière au tronc, soit tout entière aux membres, soit mi-partie au tronc et aux membres.

Si les membres, nés indépendamment en des points voisins, sont soulevés plus tard par une croissance intercalaire transversale du tronc, s'opérant au-dessous de leurs insertions, ou s'ils naissent au bord d'une pareille proéminence transversale du tronc, la partie commune appartient tout entière à ce dernier, dont elle est un nœud développé transversalement et parfois relevé en coupe. Les membres ne sont pas concrescents; c'est seulement le tronc qui est accrescent au-dessous d'eux.

Si les membres, nés encore indépendamment en des points voisins, de manière à ce que leurs insertions se touchent, sont plus tard frappés ensemble d'une croissance intercalaire sur cette base commune à la périphérie du tronc, ils deviennent concrescents dans la mesure même de la longueur de la partie basilaire ainsi développée, qui leur appartient en commun, dans laquelle leurs parties inférieures sont confondues dès l'origine, sont *connées*, comme on dit quelquefois. Cette concrescence se produit fréquemment entre racines nées en des points voisins sur la même tige (*Orchis*, etc.); elle a lieu surtout entre feuilles rapprochées, soit latéralement dans chaque verticille ou chaque cycle (*Lonicera*, *Equisetum*, etc.), soit de bas en haut entre verticilles ou cycles différents, comme on en voit de nombreux exemples dans la fleur des Phanérogames.

Enfin les deux choses peuvent arriver à la fois : il peut y avoir en même temps accrescence du tronc sous les membres et concrescence des membres entre eux. Les deux parties communes, de forme semblable mais d'origine très différente, s'ajoutent alors ensemble, et il faut une analyse un peu délicate pour ne pas tout attribuer à l'une ou à l'autre cause, pour faire au tronc et aux membres la part exacte qui leur revient. La coupe de la Rose a précisément cette double origine.

La concrescence peut avoir lieu non seulement, comme nous venons de le voir, entre membres frères nés côte à côte sur le tronc, mais aussi entre deux

parties de génération successive, par exemple entre un membre et le tronc dont il émane. Il suffira pour cela que, dans l'épaisseur même de l'insertion, il s'opère une croissance intercalaire longitudinale portant sur la partie commune au tronc et au membre.

Soudure et concrescence réunies. — La soudure et la concrescence peuvent réunir leurs effets. La soudure peut, en effet, s'établir d'assez bonne heure pour que la face de contact soit frappée plus tard par une croissance intercalaire et s'allonge notablement. Il semble alors que les surfaces soudées à l'origine étaient beaucoup plus grandes qu'en réalité. C'est ce qui arrive, par exemple, quand les greffes par approche ont lieu dans le jeune âge des branches.

Insertion vraie, insertion apparente. — La soudure et surtout la concrescence altèrent souvent la disposition des membres au point de la rendre méconnaissable. La soudure, en transformant le système ramifié en un réseau, rend difficiles à reconnaître les insertions vraies des membres sur le tronc et les uns sur les autres d'avec les fausses insertions déterminées en des points quelconques par le fait des soudures.

Quand il y a concrescence entre des membres frères, le point où les membres, d'abord unis soit latéralement, soit de haut en bas, se séparent, le point où ils paraissent s'insérer l'un sur l'autre sera nommé leur *insertion apparente*, tandis que leur insertion vraie a lieu pour tous à la fois sur le tronc à la base de la partie commune. Si le tronc est simplement accrescent sous les membres, malgré la ressemblance extérieure avec le cas précédent, l'insertion apparente se confondra cependant avec l'insertion vraie. Enfin s'il y a à la fois accrescence du tronc et concrescence des membres, l'insertion vraie de ceux-ci devra être cherchée quelque part au-dessous de leur insertion apparente, mais au-dessus de l'insertion de la partie commune sur le tronc. C'est à l'anatomie de déterminer alors combien dans la partie commune revient au tronc, combien à ses membres.

Enfin s'il y a concrescence entre les membres et le tronc, il faut encore distinguer l'insertion vraie de l'insertion apparente. La seconde est reportée d'autant plus au-dessus de la première que la croissance intercalaire commune a duré plus longtemps.

Avortement. — Une autre cause contribue, tout autant que les soudures et les concrescences, à altérer la disposition des parties d'un corps ramifié, quelquefois au point de la rendre méconnaissable. C'est l'avortement de certaines de ces parties.

Quand un membre, après s'être formé sur le tronc, cesse bientôt de croître, de manière à n'acquérir qu'une très petite partie de sa dimension normale, on dit qu'il avorte, qu'il y a avortement de ce membre. L'avortement peut s'opérer plus ou moins tard; le membre est alors représenté par une proéminence plus ou moins développée; mais il peut être tellement précoce que le membre ne fasse jamais à aucune époque une proéminence sensible au-dessus de la surface générale du corps; son avortement est total. Seule alors, la loi de disposition des autres membres, si elle peut être déterminée avec certitude indépendamment de celui-là, permet d'affirmer qu'il y a une place vide dans l'ensemble et par suite un membre avorté. En étudiant avec soin la place ainsi désignée, on

réussit souvent à apercevoir les premières traces du développement du membre et à démontrer la réalité de son avortement.

On conçoit que si, dans un corps ramifié, un assez grand nombre de membres avortent, la forme générale en soit profondément modifiée. S'il reste une trace des membres avortés, on pourra toujours, en en tenant compte, retrouver la loi générale de position qui les embrasse tous. Mais si l'avortement est total, on comprend que la question devient très difficile : car pour trouver la loi de position il faudra supposer des avortements à tel et à tel point, et d'autre part ces avortements mêmes ne reçoivent leur justification que par la loi de position une fois connue ; on roule donc dans un cercle vicieux. La comparaison avec des plantes voisines, chez lesquelles l'avortement n'a pas lieu ou du moins n'est pas total, permet parfois de sortir d'embarras.

Tantôt ces avortements se font sans régularité et la forme du corps devient en en même temps irrégulière : mais souvent ils suivent une certaine loi, et l'ensemble du système ramifié subit par conséquent une certaine déformation régulière, qui le transforme en un autre système régulier.

Nous avons déjà vu, en effet, comment l'avortement régulier de l'une des branches d'une dichotomie, en se répétant à chaque nouvelle partition, la transforme en une dichotomie sympodique, où le sympode est droit si l'avortement est alternatif, courbé en spirale s'il a toujours lieu du même côté. Nous savons aussi que dans la ramification latérale l'avortement du sommet du tronc à un certain moment, s'il se répète au même âge relatif sur les membres successifs, produit une cyme multipare, bipare ou unipare, suivant le nombre des membres développés.

C'est principalement dans la fleur des Phanérogames que ces avortements se manifestent, et nous y reviendrons plus tard avec quelque détail, en étudiant ces plantes.

§ 7

Formation d'un corps par soudure de plusieurs corps. Association.

Non seulement les membres d'un même corps ramifié peuvent se souder entre eux en divers points de la surface, comme nous l'avons vu, de manière à multiplier et à resserrer les liens qui déjà les unissent ; mais il arrive souvent que plusieurs corps distincts, nés ou amenés soit par leur mouvement soit par leur croissance dans le voisinage l'un de l'autre, se soudent en divers points, s'associent intimement de manière à ne former tous ensemble qu'un seul et même corps.

Si la soudure a lieu entre corps issus de germes différents, mais de la même espèce, le corps complexe sera homogène, doué des mêmes propriétés dans toute son étendue, ou du moins ne présentera que des variations légères, comme on en voit entre les plantes d'une même espèce. Mais si la soudure s'opère entre deux corps d'espèces, de genres, de familles et même de classes différentes, le corps complexe sera de plus en plus hétérogène, et en parcourant sa surface on y rencontrera les formes et les propriétés les plus différentes.

Considérons d'abord les associations homogènes.

Corps complexe issu de l'union de corps de même espèce. Association homogène. — L'union entre corps de même espèce peut avoir lieu de deux manières : par anastomose et par juxtaposition.

Dans un Myxomycète par exemple, à une certaine phase du développement, on voit des corps protoplasmiques nus et isolés (fig. 7, *D*) se rapprocher et s'unir progressivement en plus ou moins grand nombre pour former une masse réticulée homogène, qui est un corps végétatif complexe (fig. 8). Dans la plupart des Champignons, quand deux corps végétatifs rameux, issus côte à côte de différents germes de la même espèce, viennent à rapprocher et à entremêler leurs membres, il s'opère entre ces membres soit au sommet, soit sur les flancs, des contacts multiples avec résorption de la membrane de cellulose et mélange des protoplasmas. L'union est dès lors aussi intime entre les deux corps végétatifs qu'entre les divers membres d'un seul et même corps. Cette union peut s'opérer déjà entre les spores germinantes elles-mêmes, quand elles sont assez rapprochées. Dans ces divers exemples, il y a association par anastomose.

L'union par juxtaposition est plus fréquente. Ainsi les spores mobiles des *Hydrodictyon* et des *Pediastrum*, par exemple, après s'être fixées en des points voisins et revêtues cha-

cune d'une membrane de cellulose, viennent en grandissant se toucher et s'unir fortement en un corps végétatif complexe (fig. 57, *C*). Ainsi dans les grands Champignons, on voit souvent des membres provenant de corps végétatifs différents s'entremêler, s'unir fortement par leurs surfaces, en formant des lames, des cordons ou des masses pelotonnées compactes, qui fonctionnent comme s'ils étaient produits par les

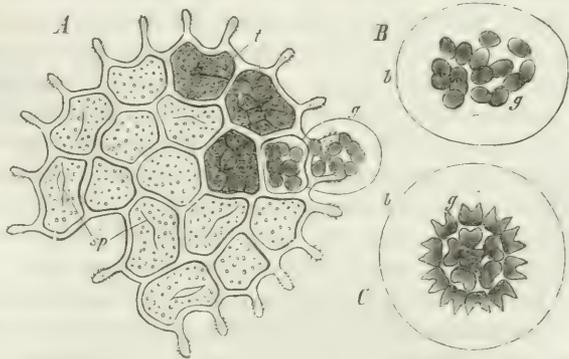


Fig. 57. — *Pediastrum granulatum*, formation d'un corps par voie d'association homogène. A, corps adulte composé de cellules soudées; elles forment en *t* et expulsent en *g*, par une fente *sp*, un certain nombre de corpuscules que l'on voit en *B* à l'état de mouvement actif. *C*, ces corpuscules se sont fixés, acérés et soulevés en un disque qui n'a plus qu'à grandir pour devenir pareil à *A* (Sachs, d'après Braun).

membres d'un seul et même corps végétatif. Ainsi encore dans les forêts, quand des arbres voisins entrelacent leurs branches dans l'air et leurs racines dans le sol, il arrive que des branches et des racines émanées de tiges différentes s'unissent intimement et se communiquent leurs sucs nourriciers. Si l'on vient alors à couper l'une des branches, par exemple, au-dessous du point d'union, l'arbre voisin nourrit la branche étrangère qui lui demeure attachée. De même, si l'on coupe l'une des tiges tout entière au ras du sol, la partie souterraine pourra vivre un grand nombre d'années, nourrie par l'arbre voisin où ses racines sont greffées. C'est une greffe par approche entre plantes différentes de la même espèce. Ces greffes par approche sont fréquentes chez les Hêtres, les Til-

leuls, les Sapins et les Charmes, surtout quand ces derniers sont cultivés en charmille. Les jardiniers réalisent souvent en grand ces sortes de greffes et unissent ainsi, en une vaste et nombreuse association, les tiges des diverses plantes : Vignes, Poiriers, etc., qu'ils cultivent côte à côte dans le même champ.

Corps complexe issu de l'union de corps d'espèce différente. Association hétérogène. — Il paraît rare que deux plantes d'espèces ou de genres différents s'unissent directement par anastomose, en confondant en quelque point les corps protoplasmiques de leurs cellules. Citons pourtant un exemple d'une pareille association hétérogène avec anastomose. Le *Chatocladium Jonesii*, Champignon de la famille des Mucorinées, se développe et mûrit ses spores quand il est cultivé seul. Cultivé à côté d'un *Mucor*, il enlace ses branches flexueuses autour des tiges rigides de ce dernier; çà et là ont lieu des contacts intimes avec disparition des membranes et libre communication des protoplasmas. Autour de ces points, le tube de *Mucor* bourgeonne en formant un mamelon tuberculeux. Les deux corps sont désormais unis en un seul, et le *Chatocladium* se nourrit en partie aux dépens du *Mucor*.

Les associations hétérogènes ont, au contraire, très fréquemment lieu par juxtaposition. Dans la nature, la greffe par approche se produit, comme on sait, entre espèces différentes d'un même genre, ou même entre genres différents d'une même famille. Un Poirier par exemple et un Coignassier, ou encore un Sapin et un Tilleul croissant côte à côte peuvent s'unir en un ou plusieurs points, soit par leurs branches, soit par leurs racines, et de leurs deux corps n'en faire plus qu'un seul. En imitant ce procédé de la nature, en provoquant de pareilles greffes par approche les jardiniers parviennent à unir ainsi en une association hétérogène, plusieurs plantes appartenant à des espèces différentes et même à des genres différents.

Dans les exemples que nous venons de citer, l'association n'offre peut-être pas aux plantes associées une utilité bien marquée; mais souvent elle réalise de grands avantages, soit pour toutes les deux, soit pour l'une d'entre elles.

Associations hétérogènes à bénéfice réciproque. Consortium. — L'exemple le plus remarquable est fourni par les Champignons du groupe des Lichens. Ces Champignons trouvant dans leur voisinage, sur les écorces ou sur le sol, diverses Algues inférieures : *Protococcus*, *Palmella*, *Nostoc*, etc., établissent leurs branches filamenteuses en contact intime avec ces Algues, mais sans abouchement direct, les enveloppent et finalement les incorporent (fig. 58). Il se fait ainsi un seul corps vivant par la combinaison de deux plantes différentes (1).

Cette association est avantageuse pour les deux conjoints, mais inégalement. L'Algue vit bien isolée, mais devient plus vigoureuse associée au Champignon qui lui offre à la fois l'abri, la fraîcheur, l'aliment azoté et minéral. Le Champignon ne se développe le plus souvent que très peu quand il est isolé; il a besoin, tout au moins pour fructifier, de l'Algue à laquelle il emprunte ses aliments carbonés. En s'entraïdant ainsi, en réglant leur croissance l'un sur l'autre, ils forment à eux deux le corps des Lichens, plantes innombrables qui jouent,

(1) Schwendener : *Ueber die Algentypen der Flechtengonidien*. Bâle, 1869. — Bornet : *Recherches sur les gonidies des Lichens* (Ann. des scienc. nat., 5^e série, XVII, p. 45, 1875).

comme on le verra plus tard, un rôle très important dans la végétation du globe. A l'aide de deux unités morphologiques, il se constitue ainsi une seule unité physiologique.

A ce genre d'association à bénéfice réciproque, formant une unité physiologique, on donne souvent le nom de *consortium*, de ménage. Les Lichens en sont sans doute le plus frappant, mais non le seul exemple. Les racines des *Cycas* cultivés dans les serres logent souvent dans leur couche superficielle une Algue (*Anabaena*); les tiges souterraines des *Gumera*, notamment du *G. scabra*, abritent une autre Algue (*Nostoc*). Le corps des *Azolla*, qui flotte à la surface de l'eau, loge très souvent aussi des *Anabaena*. Dans l'épaisseur même de la membrane cellulaire d'une Algue marine, le *Derbesia Lamourouxii*, vit et se ramifie abondamment une autre Algue d'un vert pur, l'*Entocladia viridis*; et il serait facile de multiplier ces exemples.

Associations hétérogènes à bénéfice unilatéral. Parasitisme. — Ailleurs ce n'est plus un avantage réciproque qui est la raison d'être de l'association, mais une nécessité absolue d'existence pour l'un des deux conjoints; il y a un nourrisson et une nourrice, qui souffre plus ou moins du rôle qu'elle joue. On dit alors qu'il y a *parasitisme*, que la première plante est *parasite* sur la seconde.

On rencontre tous les degrés d'âpreté dans ce parasitisme. Les parasites verts, le Gui qui vit sur la tige d'un Pommier, le Mélampyre qui implante ses racines sur celles des Graminées voisines, ne demandent à la plante nourricière qu'une partie de leur aliment, et le tort qu'ils lui font n'est pas grand. Il en est autrement des parasites dépourvus de chlorophylle, comme la Cuscute sur la tige du Chauvre, l'Orobanche sur la racine de la Luzerne, le *Cystopus* dans les feuilles du Chou, le *Peronospora* dans tout le corps de la Pomme de terre. Ceux-là prennent à leur nourrice tout leur aliment et finalement l'épuisent et la tuent.

Il arrive quelquefois que, pour parcourir tout le cycle de son développement, le parasite a besoin de s'adresser successivement à deux hôtes; il entre alors alternativement en association avec deux plantes différentes. Le *Puccinia graminis*, par exemple, vit au printemps sur l'Épine-Vinette (*Berberis vulgaris*); il passe en été sur le Blé, pour revenir sur l'Épine-Vinette au printemps suivant. Le *Chrysomyxa Rhododendri* passe l'été, l'automne et l'hiver sur la Rose des Alpes (*Rhododendron ferrugineum*); au printemps il envahit l'Épicéa, pour revenir en été sur la Rose des Alpes, (1).

Ces associations parasitaires atteignent souvent un haut degré de complication. La même plante hospitalière peut, en effet, abriter et nourrir aux diverses

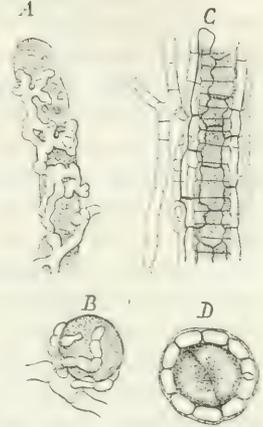


Fig. 58. — Association d'une Algue et d'un Champignon pour former un Lichen (Les cellules de l'Algue sont marquées en pointillé, celles du Champignon en clair). A est pris dans le *Byssocaulon niveum*; B dans le *Cladonia furcata*; C et D dans le *Diclyonema sericeum*; D est la section transversale de C. (D'après Bornet.)

(1) De Bary: Monatsberichte der Berliner Akademie, 1865, et Botanische Zeitung, 1879.

régions de son corps un grand nombre de plantes différentes. Chacune de celles-ci à son tour peut en nourrir d'autres, et celles-ci d'autres encore. Le parasitisme peut se manifester à plusieurs degrés successifs. On trouve alors, dans un seul et même corps vivant, un grand nombre d'unités morphologiques distinctes, associées et combinées dans des buts différents et qui peuvent appartenir aux divisions les plus éloignées du règne végétal : toute une flore unie et combinée dans un même système.

Associations par proximité. — A ces vraies associations par anastomose et par juxtaposition, qui établissent toujours un lien plus ou moins direct entre les protoplasmas des cellules, il faut joindre aussi des associations un peu moins intimes, où l'une des plantes se place simplement dans le voisinage de l'autre pour profiter de certaines matières produites ou de certains avantages réalisés par elle. Si ces matières sont consistantes et demeurent adhérentes au corps dont elles proviennent, l'autre plante, en y pénétrant, s'établit en continuité avec ce corps, ce qui peut faire croire à une association plus étroite des deux organismes.

Ainsi, quand dans la gelée des *Nostoc* s'introduisent les filaments d'un *Chamignon* pour constituer un Lichen gélatineux (*Collema*), ou encore quand dans la gelée du *Leuconostoc* pénètrent les filaments du *Bacillus Amylobacter*, c'est un consortium, sans doute, dans le premier cas, c'est un parasitisme, sans doute, dans le second; mais ce consortium, ce parasitisme ont lieu par l'intermédiaire d'un produit de la plante, qui n'est pas la plante elle-même. On peut désigner ce genre de rapport sous le nom d'association par proximité. C'est une association du même genre que contractent les plantes épiphytes avec le végétal qui leur sert de support et qui leur fournit, non seulement l'ombre et la fraîcheur qui leur sont nécessaires, mais aussi certains aliments provenant des portions périphériques désorganisées de son corps (Lichens et Mousses corticoles, Orchidées, Aroïdées, Broméliacées épiphytes, etc.). Mais ici les corps des plantes différentes, tout en étant en contact, ne sont pas en continuité, et à vrai dire ce ne sont pas là de véritables associations.

Entre une association par proximité et un consortium, entre un consortium et une association parasitaire, il y a d'ailleurs tous les intermédiaires possibles, et dans l'état actuel de la science il est souvent impossible de faire avec quelque précision la part de chacun des membres dans l'association.

§ 8.

Formation d'un corps par séparation de parties d'un corps primitif. Dissociation.

A mesure qu'il croit, le corps de la plante peut se séparer en parties distinctes formant autant de corps indépendants, sur chacun desquels se continue la croissance. A leur tour, ceux-ci se divisent de la même manière en corps nouveaux et ainsi de suite. Après un certain temps, une seule et même plante primitive peut

se trouver en définitive avoir produit ainsi, disséminés dans l'environnement extérieur, un nombre immense de végétaux séparés, qui ne sont en somme que les diverses parties de son corps, progressivement dissocié.

Cette dissociation peut s'opérer de bien des manières. Tantôt le corps se dissocie en cellules, et même en fragments de cellule; tantôt il se sépare en parties multicellulaires et massives, de composition plus ou moins complexe.

Dissociation du corps en cellules. — Tout d'abord, un corps peut se dissocier en cellules. La cellule nue qui s'échappe de la spore d'un Myxomycète et qui s'accroît pour former son corps, se partage en deux quand elle atteint une certaine grandeur; ces deux cellules s'isolent, s'accroissent, se partagent de nouveau en deux moitiés qui s'isolent, et ainsi de suite, tant que le milieu nutritif n'est pas épuisé. Le corps va ainsi émiettant pour ainsi dire ses cellules au fur et à mesure qu'il les produit.

La même chose a lieu chez les Algues, dans les Desmidiées, les Diatomées, les Bactériacées, etc. La cellule primitive d'une Desmidiée grandit et se divise en deux dans sa longueur; les deux cellules nouvelles grandissent, puis se divisent de même. Quelquefois toutes les cellules ainsi produites restent unies et le corps s'allonge en long filament (*Desmidium*, etc.): mais le plus souvent les deux moitiés de la première cellule se séparent aussitôt formées, et il en est de même pour toutes les autres. Les choses se passent ordinairement de la même manière chez les Diatomées, et très fréquemment aussi chez les Bactériacées.

Dans ces divers exemples, c'est toujours dans la même direction que la croissance a lieu et que la division s'opère, de sorte que si la dissociation ne se produit pas, le corps est et demeure simple.

Mais la dissociation s'opère tout aussi bien quand la direction de croissance et de division va changeant à tout instant et que le corps se ramifie. Ainsi la Levûre de bière et les Champignons analogues se ramifient abondamment dans diverses directions; mais les cellules qui tendent à composer un système complexe se dissocient aussitôt, et le corps va s'émiettant à mesure qu'il se développe.

Dissociation d'une cellule en fragments. — La dissociation n'a pas pour limite nécessaire et dernière la cellule, bien que ce soit là d'ordinaire le point où elle s'arrête. Dans bien des circonstances il arrive qu'une cellule, simple ou rameuse, se trouve partagée en fragments qui cicatrisent les faces mises à nu, et sur chacun desquels la croissance continue comme auparavant. Ainsi, sur de grandes cellules rameuses, comme sont les *Faucheria*, *Bryopsis*, *Caulerpa*, *Mucor*, etc., il est facile de segmenter artificiellement la cellule en nombreux fragments: les tronçons continuent de croître comme s'ils étaient encore réunis.

On voit par là que la cellule n'est pas en réalité une unité, un élément indivisible. Elle-même nous l'apprend d'ailleurs en se divisant, toutes les fois qu'elle dépasse une certaine grandeur, ou même sans s'accroître, si les circonstances viennent à se modifier. C'est ce dernier cas qu'on réalise dans la segmentation artificielle.

Dissociation d'un corps massif en fragments également massifs. Marcotte, bouture. — La dissociation du corps peut n'avoir lieu que lorsqu'il est devenu un système ramifié très complexe et s'y opérer de manière à le séparer en un certain nombre de systèmes ramifiés, par la destruction des cellules intermédiaires.

Il en est ainsi dans le développement de beaucoup de plantes supérieures, dans le Fraisier, par exemple, et toutes les plantes qui végètent comme lui. Le corps va s'y dissociant en un nombre toujours plus grand de systèmes, déjà ramifiés au moment de leur séparation. Citons encore la Pomme de terre qui, à la fin de chaque saison, détruit son corps en laissant subsister seulement les sommets renflés de ses branches souterraines. Ceux-ci se trouvent constituer désormais autant de systèmes isolés, points de départ d'autant de plantes nouvelles à la saison prochaine. De même la Ficaire ne laisse subsister de son corps, à chaque saison, que les bourgeons de sa tige, munis chacun d'une racine adventive renflée qui lui constitue un réservoir nutritif.

L'homme imite ce procédé de la nature. Toutes les fois qu'il a intérêt à multiplier le corps d'une plante, en lui conservant tous ses caractères, c'est en fragmentant ce corps, en le dissociant qu'il y parvient. Si la partie séparée est un système rameux complet, aussi complet que le tout, on l'appelle une *marcotte*. Si la partie séparée a besoin de se compléter d'abord, avant de devenir semblable au tout, c'est une *bouture*. On peut isoler, pour une bouture, une partie quelconque du système ramifié, une seule cellule, et même, comme il vient d'être dit, un simple fragment de cellule.

Dissociation et réassociation alternatives. Greffe. — Dans certaines plantes on assiste tour à tour, pendant le cours du développement, à la dissociation dont nous venons de parler et à l'association dont il a été question auparavant.

Les Myxomycètes, par exemple, dissocient leur corps à chaque formation de cellules nouvelles; mais il vient un moment où ces éléments séparés se réunissent successivement par anastomose en une masse continue. Il en est de même, à quelques différences près, dans les *Hydrodictyon* et *Pediastrum*. A un certain moment, tout le corps protoplasmique de la cellule s'y dissocie simultanément en un grand nombre de corpuscules (fig. 57, A et B). Un peu plus tard, ces masses se fixent en des points voisins et s'accroissent jusqu'à venir au contact; il y a réassociation par juxtaposition de toutes les cellules d'abord dissociées (fig. 57, C).

C'est ainsi, par exemple, que les divers systèmes ramifiés provenant de la dissociation spontanée d'un Fraisier ou d'une Pomme de terre, pourraient se greffer ou être artificiellement greffés par approche, de manière à réunir de nouveau, pour un temps du moins, ce qui s'était séparé. C'est ce procédé que les jardiniers réalisent dans ce qu'on appelle la *greffe en fente*, la *greffe en écusson* et leurs variétés. On sépare d'abord d'une première plante une partie, la racine, et d'une seconde plante une autre partie, branche ou bourgeon, puis on rajuste ces deux parties ensemble de manière à ce qu'elles se soudent par juxtaposition. On fait ainsi d'abord une dissociation, puis une réassociation, dans des conditions nouvelles, des parties dissociées.

§ 9.

Origine et fin du corps.

Les considérations qui précèdent nous amènent à dire ici quelques mots de l'origine et de la fin du corps de la plante, sans attendre les développements qui

seront donnés à ce sujet dans le Livre III, où sera exposé tout son développement.

Origine du corps. — Le corps de la plante tire son origine du corps d'une plante antérieure dont il n'est qu'une portion séparée et accrue. Il naît donc par dissociation.

Origine simple. — Tantôt il provient d'une portion déjà ramifiée et différenciée, séparée d'un système plus vaste; tantôt d'une portion homogène et simple, formée d'un massif de cellules; tantôt d'une seule cellule ordinaire détachée d'une région quelconque du corps; tantôt enfin d'une cellule spécialisée à l'avance comme devant se séparer plus tard pour devenir l'origine même d'un corps nouveau, de ce qu'on appelle une cellule reproductrice ou une *spore*, ou d'un fragment d'une pareille cellule. Dans ces divers cas, son origine est simple, il naît par dissociation simple.

Origine binaire : œuf, sexualité. — Dans la plupart des plantes, à côté de ce premier mode d'origine, qui n'est à vrai dire qu'une continuation directe, il en existe un autre qui met une barrière entre le corps ancien et le corps nouveau. C'est encore, au début, une dissociation de cellules spéciales, de cellules reproductrices; mais cette dissociation est suivie d'une association de ces cellules par anastomose et deux à deux. Cette association, cette fusion des deux cellules en une seule, constitue l'*œuf*. L'*œuf* est une association, une combinaison de deux corps protoplasmiques. L'association peut être homogène, en apparence au moins, si les deux cellules qui se pénètrent sont semblables et si pour s'unir elles font chacune la moitié du chemin; c'est ce qui a lieu chez certaines plantes inférieures, chez les *Mucorinées*, par exemple, parmi les *Champignons*, et chez les *Conjugués* parmi les *Algues*. Mais le plus souvent l'association est hétérogène, les deux cellules qui entrent en combinaison sont de forme et de propriétés différentes: l'une est dite *mâle*, l'autre *femelle*, et l'*œuf* est le produit d'une union *sexuelle*, d'une *sexualité*.

Distinction entre la plante et l'individu. — Pour exprimer cette différence fondamentale d'origine, suivant qu'elle a lieu par dissociation simple, ou par dissociation suivie d'une réassociation binaire, nous appellerons par la suite *la plante* tout ce qui procède d'un œuf, en appliquant le nom d'*individu* à tout corps végétatif indivis tel qu'il se présente à nous à un moment donné. D'un individu à l'autre le lien est une pure continuité avec dissociation; la dissociation étant un phénomène tout à fait variable et secondaire, la ressemblance entre les divers individus d'une plante demeure absolument la même qu'entre les diverses parties d'un seul et même individu. D'une plante à l'autre, au contraire, il y a encore continuité, sans doute, mais cette continuité est frappée d'un accident remarquable. Du fait de l'association dans l'*œuf* peuvent et doivent naître, en effet, bien des propriétés nouvelles, peuvent et doivent disparaître aussi par neutralisation bien des propriétés anciennes. La somme de ces gains et de ces pertes est précisément ce qui constitue le caractère propre de la plante, ce qui la distingue à la fois de celle dont elle provient et de celles qu'à son tour elle produira, ce qui fait d'elle, en un mot, dans la série des générations, une unité spéciale qu'on n'a jamais le droit d'identifier avec les autres unités semblables.

Fin du corps. — On vient de voir que le corps de la plante peut disparaître

comme tel, soit en s'unissant à d'autres corps semblables à lui pour former une association homogène, soit en se dissociant totalement en parties qui sont les points de départ d'autant de corps nouveaux. Il en est ainsi dans un grand nombre de plantes, soit unicellulaires, soit divisées en cellules peu ou point différenciées : telles sont les Myxomycètes, les Chytridinées, les Hydrodictyées, les Conjuguées, les Ulvarées, les *Bryopsis*, les *Botrydium*, etc., toutes plantes où la masse protoplasmique tout entière finit par se résoudre en spores ou en œufs.

Que le corps prenne fin par association ou par dissociation, il n'y a destruction d'aucune partie notable de son protoplasma. L'idée de la mort ne s'applique pas aux plantes non différenciées. Elles conservent une jeunesse éternelle.

Au contraire, dès que le corps se différencie nettement, il est condamné à une mort partielle. Plus la différenciation est variée et profonde, plus étroite devient la partie qui demeure consacrée à la formation des cellules reproductrices, spores et œufs. Dans la même mesure augmente la portion du corps destinée à la destruction, et diminue celle qui est destinée à survivre et à se continuer dans les générations nouvelles. Si la différenciation devenait jamais totale, la mort aussi serait totale, et la plante disparaîtrait sans laisser de postérité. La mort est donc une conséquence de la différenciation.

Dans un pareil corps différencié, toute partie, membre ou cellule, qui en se différenciant s'est adaptée à un travail spécial, s'use en accomplissant ce travail et meurt après un temps plus ou moins long. Mais en poursuivant la croissance périodique dont il a été question plus haut, le corps produit des parties nouvelles, qui à leur tour se différencient pour venir remplacer celles qui ont disparu. Pendant la phase ascendante de la croissance, le gain dépasse la perte, plus tard il l'égale seulement, plus tard encore, dans la phase descendante, il lui devient inférieur. Mais enfin, tant que dure la croissance, le corps, non seulement se maintient, mais conserve la même jeunesse. Ce qui vit en lui a toujours le même âge, quel que soit le temps écoulé depuis son origine, c'est-à-dire quel que soit ce qu'on appelle l'âge de la plante. Ce qui vit dans un Chêne de mille années a le même âge que ce qui vit dans un Chêne de quelques années. Quand par une cause quelconque la croissance a pris fin, aucune partie nouvelle ne se forme plus, et lorsque toutes les anciennes sont mortes à tour de rôle, le corps vivant a cessé d'exister.

La cause prochaine de la mort est donc la cessation de la croissance. La question est maintenant de savoir si le corps de la plante porte en lui-même et nécessairement cette cause, ou si la croissance ne s'y arrête que parce que la situation des parties vis-à-vis du milieu extérieur devient de plus en plus défavorable, en d'autres termes, si la mort est morphologique ou physiologique.

Plantes monocarpiques et polycarpiques. — Il paraît bien qu'un grand nombre de plantes meurent nécessairement. Beaucoup de Thallophytes après avoir formé leurs spores, beaucoup de Phanérogames après avoir produit leurs œufs et mûri leurs graines, ce qui a lieu tantôt après quelques jours, tantôt seulement après une, deux ou plusieurs années, meurent complètement. Elles ne fructifient qu'une fois : on les dit *monocarpiques*. D'autres végétaux, au contraire, en très grand nombre aussi, après avoir produit leurs spores, leurs œufs et leurs graines, conservent leur corps vivant en tout ou en partie, et reforment

indéfiniment, à des intervalles réguliers, de nouveaux corps reproducteurs; ils sont *polycarpiques*. C'est pour ces derniers que la question offre de l'intérêt. Encore faudra-t-il laisser de côté tous ceux où la situation physiologique des parties change avec l'âge, comme cela se produit dans toutes les grandes plantes dressées, dans les arbres de nos forêts, par exemple. Leur mort, qui arrive toujours après un temps plus ou moins long, peut fort bien s'expliquer par des causes purement physiologiques. Il ne faudra considérer que les plantes dont le corps conserve indéfiniment la même situation par rapport au milieu extérieur, soit en rampant sur le sol par exemple, comme le Fraisier ou le Lierre, soit en croissant horizontalement dans le sol, comme le Sceau-de-Salomon ou le Chien-dent. La croissance de ces plantes est-elle indéfinie, comme elle le paraît tout d'abord, ou bien obéit-elle aussi à la loi de périodicité de croissance, avec une période très longue, et finit-elle par décroître et s'annuler? C'est une question à laquelle il n'est pas possible de répondre dans l'état actuel de nos connaissances.

SECTION II

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DU CORPS

Jointe aux notions sommaires sur la structure, acquises dans l'Introduction, l'étude que nous venons de faire de la forme extérieure du corps en dehors de toute différenciation, nous permet de rechercher maintenant quels sont les phénomènes généraux qui s'accomplissent entre la plante et le milieu extérieur, indépendamment de toute division du travail.

Vie manifestée et vie latente. — Comme lorsqu'il s'agissait d'en étudier la forme générale, nous supposons le corps parvenu à l'âge adulte. Nous le supposons aussi en voie de croissance actuelle, c'est-à-dire à un état où il agit sur le milieu extérieur, où le milieu extérieur agit sur lui et où des phénomènes plus ou moins compliqués s'accomplissent dans son intérieur. Cet état de perpétuel échange et mouvement de matière, c'est la *vie manifestée*. Quand au contraire le corps est en repos, sans échange avec le milieu extérieur, sans activité interne, on dit qu'il est à l'état de *vie latente*: tant qu'elle y persiste, la plante ne peut être étudiée qu'au point de vue morphologique.

Nous laissons de côté pour le moment toutes les questions qui se rattachent à la vie latente, pour n'étudier que les phénomènes de la vie manifestée.

ARTICLE I

CONDITIONS D'EXERCICE DE LA VIE

Pour étudier les manifestations de la vie végétale, il faut se donner une plante, la prendre à un certain état et la soumettre à de certaines conditions. Une plante

étant donnée à l'état voulu, il lui suffit pour vivre de trouver réunies certaines conditions physico-chimiques qu'il s'agit de préciser ici. Quelques mots d'abord sur la position de la question.

Il faut que la plante soit donnée. — Il faut se donner la plante. En effet, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne voyons jamais cet ensemble de phénomènes que dans notre ignorance et pour abrégé nous appelons la vie, se manifester autrement que dans un corps vivant préalablement formé, plus ou moins compliqué, pouvant dans son état le plus simple se réduire à une petite masse de protoplasma. En d'autres termes, la vie ne commence pas, elle se continue seulement, en passant par des alternatives de veille et de sommeil. Toute vie manifestée n'est donc que le réveil d'une vie latente et toute vie latente n'est que le sommeil d'une vie manifestée.

Le corps de la plante étant donné, nous avons devant nous tout un ensemble de caractères et de propriétés, profondément unis à la substance qui le compose, concentrés dans chacune de ses parcelles en voie de croissance, et qui constituent la nature propre, la personnalité de cette plante. Quelques-uns de ces caractères, les plus légers et les plus personnels, ont pris leur source dans la combinaison même qui a produit l'œuf d'où cette plante dérive. Les autres, les plus nombreux et les plus importants, ceux qui par leur réaction même dans l'œuf ont donné naissance aux caractères personnels, existaient dans la plante qui a formé l'œuf et dans ses ascendants de plus en plus éloignés. Leur origine se perd dans les profondeurs du passé; ils sont héréditaires. Ceux dont la source prochaine est dans l'œuf pourront aussi se transmettre à leur tour à la descendance et devenir irrévocables.

Le corps de la plante, qui est notre point de départ nécessaire, est donc pour nous une sorte de donnée historique très complexe et inaccessible. Il ne faudra jamais perdre de vue cette étroite dépendance où nous sommes de l'état antérieur. Pourtant, comme cette donnée règle, non pas la manifestation même de la vie, ni les caractères généraux de cette manifestation, mais seulement la qualité particulière des divers phénomènes dont elle se compose, nous n'avons pas autrement à en tenir compte ici.

Il faut que la plante soit donnée à un certain état. — Le corps de la plante peut être donné à un état quelconque de son développement, même à l'état de vie latente, et sous une forme quelconque, entière ou fragmentée, à la seule condition pourtant de ne pas se trouver épuisé par sa vie antérieure. Sous cette réserve, une simple cellule détachée de l'ensemble, ou même un petit fragment du corps protoplasmique de cette cellule, suffit souvent non seulement à manifester la vie, mais à contenir, à supporter l'ensemble de caractères et de propriétés héréditaires qui imprime aux phénomènes leur direction particulière.

Les autres conditions sont des conditions de milieu. — Qu'on le prenne à l'état de vie manifestée ou à l'état de vie latente, dans la totalité de sa forme et la vigueur de sa croissance ou à l'état de fragments émiettés, le corps exige toujours la réunion des mêmes conditions nécessaires et suffisantes pour continuer sa vie ou pour la réveiller, pour entretenir sa forme ou pour la réparer. Quelles sont ces conditions?

Le corps de la plante occupe dans l'espace un certain lieu. Toute la portion

de l'espace située en dehors de son contour, c'est le *milieu extérieur*; toute la portion comprise dans son contour, aussi bien entre les cellules qui le constituent que dans les cellules mêmes, c'est le *milieu intérieur*.

Ceci posé, les conditions qu'il s'agit de trouver résident toutes dans le milieu, mais elles y peuvent être très diversement réparties entre les deux régions de ce milieu. Nous devons donc déterminer d'abord les conditions de milieu en elles-mêmes, sans nous inquiéter de leur distribution, ce qui est l'essentiel. Puis nous rechercherons de quelles manières diverses elles peuvent être réparties, ce qui est, après tout, l'accessoire.

Les conditions de milieu se réduisent à deux : la radiation et l'aliment.

— Dans l'état actuel de la science, on admet que l'espace tout entier et par conséquent le milieu qui enveloppe et pénètre tous les corps vivants est occupé par une substance impondérable, l'*éther*. Ce sont les mouvements vibratoires des molécules de l'éther qui produisent tous les phénomènes auxquels nous donnons les noms de chaleur, de lumière, sans doute aussi d'électricité, de magnétisme et même de gravitation. Si l'on néglige la faible action des étoiles, le Soleil est l'unique foyer vibratoire extérieur qui rayonne sur la Terre; le flot continu de vibrations qu'il y déverse s'appelle la *radiation solaire*. Il est aussi la source principale de tous les mouvements vibratoires qui existent et se propagent à la surface de la Terre : car s'il existe sur la Terre des foyers vibratoires dus à la combustion de certaines substances (charbon et corps dérivés, pétrole, etc.), ces foyers terrestres sont peu de chose en comparaison du foyer solaire, dont leur radiation ne diffère d'ailleurs en rien d'essentiel. Quelle qu'en soit l'origine, ces mouvements vibratoires de l'éther, ces radiations sont à tout moment indispensables à l'édification du corps vivant de la plante et à l'accomplissement continu de ses fonctions. En un mot, pour vivre, il faut à la plante de la radiation.

Le milieu qui entoure immédiatement les êtres vivants à la surface de la Terre est constitué par des matières pondérables solides, liquides ou gazeuses, toutes pénétrées par l'éther. La présence de certaines de ces substances pondérables est à tout instant nécessaire au développement et à l'entretien du corps de la plante, ainsi qu'au jeu régulier de ses organes. L'ensemble de ces substances nécessaires peut être désigné sous le nom d'aliment. On dira donc que, pour vivre, il faut à la plante de l'aliment.

En résumé, pour que la vie se manifeste ou se réveille, il faut et il suffit qu'elle trouve réunies ces deux conditions générales : de la radiation et de l'aliment.

Ce sont ces deux conditions que nous devons maintenant étudier de plus près.

§ 10.

De la radiation.

Le Soleil étant le principal foyer des radiations qui enveloppent et pénètrent les corps vivants à la surface de la Terre, il est nécessaire que nous fassions

d'abord une fois pour toutes une étude sommaire de son rayonnement, tel qu'il parvient à nous.

Analyse de la radiation solaire. Spectre. — La radiation solaire est introduite dans la chambre obscure par une fente étroite pratiquée dans un volet. Derrière cette fente, on place une lentille biconvexe qui projette l'image de la fente sur un écran en f . On a ainsi sur l'écran une petite portion de la radiation solaire, qu'il suffit d'analyser pour la connaître tout entière (fig. 59).

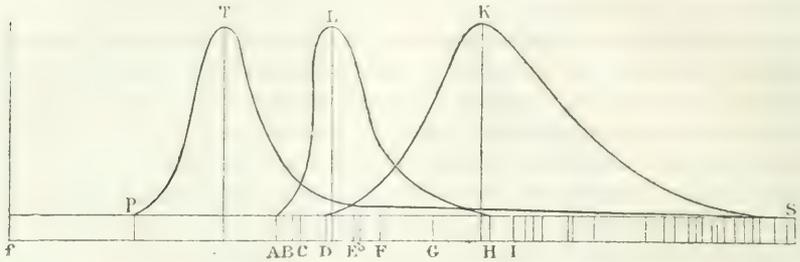


Fig. 59. — Spectre solaire. PA, région infrarouge; AH, région lumineuse avec ses principales raies A, B, C, ...H; HS, région ultraviolette avec ses principales raies; PTS, courbe des intensités calorifiques; ALH, courbe des intensités lumineuses; DKS, courbe des intensités d'action sur les sels d'argent.

A cet effet, on place un prisme de verre entre la fente et la lentille. Les rayons, à leur sortie de la fente, traversent le prisme et sont brisés, déviés de leur position normale f et rejetés vers la base du prisme, *réfractés*, comme on dit; mais ils le sont inégalement. Les uns P sont peu réfractés, peu *réfrangibles*; les autres S le sont beaucoup, et entre les deux il y a tous les intermédiaires. Il en résulte que l'image de la fente est maintenant étalée sur l'écran en une large bande PS qu'on appelle le *spectre solaire*, formée d'une succession de rayons de toutes les réfrangibilités.

De toutes les réfrangibilités, disons-nous; il en est ainsi sans doute dans la radiation solaire considérée à sa source même, c'est-à-dire à la surface du Soleil; mais quand elle est parvenue à la surface de la Terre il y manque çà et là bien des rayons, qui ont été absorbés au passage les uns par l'atmosphère solaire, les autres par l'atmosphère terrestre. A ces rayons absents correspondent çà et là dans toute l'étendue PS du spectre des *raies vides* plus ou moins larges. En outre, les rayons de très faible réfrangibilité situés à gauche de P et les rayons de très forte réfrangibilité situés à droite de S sont tous à la fois absorbés par l'atmosphère terrestre et par le verre de la lentille et du prisme. De sorte que la bande de radiations, théoriquement beaucoup plus large, se réduit en réalité à des limites assez étroites. Ces limites dépendent d'ailleurs, dans une certaine mesure, de l'épaisseur de l'atmosphère et de son état; elles changent un peu, par conséquent, avec l'altitude et avec les conditions météorologiques actuelles du lieu. Elles dépendent aussi de la matière qui compose le prisme et la lentille, et qui absorbe plus ou moins les radiations extrêmes. Le verre les absorbe beaucoup. C'est le sel gemme qui absorbe le moins les radiations les moins réfrangibles; c'est le quartz qui absorbe le moins les radiations les plus réfran-

gibles. En se servant tour à tour de prismes de ces deux substances, on donne au spectre solaire sa plus grande étendue (1).

Région lumineuse. — Regardons maintenant cette bande PS ainsi étalée sur l'écran, notre œil en apercevra une certaine portion moyenne AH. Non absorbées par les milieux réfringents de l'œil, les radiations de cette région frappent le nerf optique épanoui dans la rétine et provoquent en nous la sensation que nous appelons *lumière*. La partie la moins réfrangible PA et la partie la plus réfrangible HS, étant absorbées à la fois par les milieux de l'œil, n'arrivent pas à la rétine et par conséquent nous ne les percevons pas comme lumière; elles sont obscures. Non seulement cette région moyenne est lumineuse, mais elle est colorée de diverses couleurs qui se succèdent de A en H comme dans l'arc-en-ciel : rouge, orangé, jaune, vert, bleu, indigo, violet. Dans cette région, les raies vides de rayons lumineux sont noires. Les principales de ces raies sont marquées (fig. 59) et nommées par des lettres, depuis A vers l'extrémité du rouge, jusqu'à H vers l'extrémité du violet. Si nous cherchons l'endroit où l'impression subjective de lumière est la plus forte pour notre œil, nous voyons que c'est dans le jaune moyen. L'éclat de la lumière augmente rapidement du rouge extrême au jaune moyen jusqu'au delà de la raie D, où il atteint son maximum en L, puis diminue lentement jusqu'au violet extrême. La courbe ALH exprime la marche de l'intensité lumineuse dans le spectre.

Région infrarouge. — Promenons dans la bande PS, de S en P, un thermomètre très sensible. Dans la région obscure SH, ainsi que dans le violet et l'indigo, on observe déjà de la chaleur, mais ce n'en sont encore que des traces. C'est seulement vers le milieu du bleu et dans le vert qu'elle devient notable. A partir de ce point, elle croit de plus en plus à mesure qu'on s'avance vers l'extrémité la moins réfrangible P, atteint quelque part un maximum, puis décroît peu à peu jusqu'à devenir nulle en P, c'est-à-dire à une distance du bord rouge égale environ à celle qui sépare le rouge du violet.

La courbe PTS représente la marche de la chaleur dans le spectre produit avec un prisme de sel gemme (2).

La région PA, la moins réfrangible du spectre, bien qu'inaccessible à notre œil comme lumière, excite donc en nous une autre sensation que nous appelons *chaleur*. Cette sensation nous en révèle l'existence, nous en rend l'étude accessible, et nous pouvons à l'aide du thermomètre y mesurer la marche des intensités calorifiques avec plus d'exactitude qu'on ne peut le faire pour les intensités lumineuses dans la région moyenne. Les raies vides de rayons sont froides ici; c'est

(1) En décomposant la radiation et formant un spectre, non plus avec un prisme, mais avec une série de raies parallèles ou de fils très rapprochés, avec ce qu'on appelle un *réseau*, on évite complètement cette absorption des rayons peu réfringibles, et on recule d'autant la limite P.

(2) La position du maximum de chaleur change avec la nature du prisme employé; plus le prisme absorbe les rayons peu réfringibles, plus le maximum thermique se trouve naturellement reporté vers la partie la plus réfrangible. Ainsi, avec un prisme de verre il est dans le rouge; avec un prisme creux rempli d'eau, la chaleur n'est sensible que dans le rouge et le maximum est dans le jaune; avec un prisme de sel gemme, il se trouve au contraire reporté dans la région obscure, à une distance de la raie A égale à celle qui sépare les raies A et C. Avec un spectre de réseau, qui donne les véritables intensités lumineuses, le maximum de chaleur est dans le jaune entre les raies D et E, et la courbe descend également de chaque côté vers les deux limites P et S.

par l'absence d'action sur le thermomètre qu'on a pu en constater l'existence et en préciser avec rigueur le nombre et la position.

Il faut remarquer aussi que tous les rayons de la région AII, possédant les deux propriétés d'agir sur le thermomètre et sur la rétine, sont à la fois chauds et lumineux: dans toute cette région les raies sont en même temps froides et obscures.

Région ultraviolette. — Imbibons dans la chambre obscure une feuille de papier avec un sel d'argent: nitrate, chlorure, iodure ou bromure, et promenons lentement ce papier dans le spectre de P en A, de A en H, et de H en S. Le papier reste complètement inaltéré d'abord de P en A, puis de A jusque dans le jaune, au maximum d'intensité lumineuse L. A partir de ce point, il commence à noircir et noircit de plus en plus vite jusque vers la raie H, où a lieu le maximum d'action en K. Plus loin, dans la région obscure, il continue de noircir, mais de moins en moins vite, et enfin il ne cesse de s'altérer qu'en S, à une distance du violet extrême égale à peu près à la somme des deux autres régions PA et AH. La courbe IKS exprime la marche de l'intensité d'altération des sels d'argent.

Voilà donc toute une région IHS où les radiations inaccessibles à l'œil et presque au thermomètre, obscures et presque froides, prouvent leur existence par l'action énergique qu'elles exercent sur les sels d'argent. Là les raies vides de rayons s'accusent sur le papier d'argent par une absence d'altération, c'est-à-dire par autant de lignes qui demeurent blanches sur le fond noir. L'art du photographe repose sur la propriété spéciale de ces rayons, qu'on peut appeler rayons réducteurs des sels d'argent, ou rayons photographiques (1). On peut rendre visibles les radiations de la région IHS en y plaçant soit un morceau de verre d'urane, soit un papier imbibé de sulfate de quinine ou d'une dissolution d'esculine préparée en faisant infuser l'écorce du Marronnier d'Inde. Ces substances deviennent lumineuses sous l'influence de ces rayons, qu'elles absorbent et qu'elles transforment en rayons de moindre réfrangibilité. C'est le phénomène dit de la *fluorescence*. Aussi les appelle-t-on quelquefois rayons fluorescents. Il est des personnes dont l'œil perçoit une partie plus ou moins grande de ces rayons ultraviolets: ils sont alors gris de lin ou gris lavande.

Remarquons encore que dans la région LH les radiations agissent à la fois sur l'œil, sur le thermomètre et sur les sels d'argent. Les raies y sont à la fois obscures, froides et inactives sur les sels d'argent.

Par ces trois instruments, l'œil, le thermomètre et le sel d'argent, nous avons maintenant acquis une connaissance complète de la radiation solaire décomposée et étalée par le prisme, tout au moins de ce qui, dans cette radiation, n'est ni absorbé avant d'arriver à la surface de la Terre, ni retenu par la substance du prisme que l'on emploie. Séparées ici par suite de leur inégale réfrangibilité, *dispersées*,

(1) Les rayons de cette même région combinent le chlore à l'hydrogène pour former de l'acide chlorhydrique. Ils accomplissent quelques autres effets analogues. C'est ce qui leur a valu le nom tout à fait impropre de *rayons chimiques*, sous lequel on les désigne trop souvent. La chimie comprend un vaste ensemble de phénomènes et ceux de ces phénomènes qui peuvent être accomplis par les radiations solaires le sont, suivant leur nature propre, par les rayons des réfrangibilités les plus différentes. Ainsi, on a découvert récemment une substance sensible à la radiation et dont l'altération est produite par la région infrarouge; elle permet de fixer l'image des raies de cette région.

comme on dit, dans cette longue bande PS, toutes ces radiations élémentaires se trouvaient superposées, mêlées et confondues dans le même faisceau de rayons qui a passé par la fente, à peu près comme tous les sons si différents émanés d'un nombreux orchestre se trouvent mêlés et confondus dans la petite quantité d'air qui les apporte à notre oreille. Pour la région lumineuse, la superposition de toutes les couleurs simples produit la lumière blanche.

La radiation doit être considérée en elle-même, indépendamment de ses propriétés subjectives. — Ainsi le Soleil envoie à la Terre une seule chose, un flot tumultueux de radiations. Toutes identiques par leur nature, ces radiations diffèrent par leur réfrangibilité. Mais suivant leur réfrangibilité elles exercent d'une part sur nos sens deux impressions différentes que nous nommons chaleur et lumière, et d'autre part sur les sels d'argent une troisième sorte d'action que nous jugeons encore différente des deux premières. Ce sont là trois propriétés subjectives d'une seule et même chose, non trois choses différentes. Ces trois propriétés subjectives, étant diversement liées à la réfrangibilité, ont leur maximum d'énergie dans trois endroits différents ; mais le même rayon peut les posséder en même temps toutes les trois à des degrés inégaux. Les rayons bleus, par exemple, sont encore un peu chauds, ils sont encore assez lumineux, et ils réduisent déjà les sels d'argent.

Si donc nous voulons nommer cette chose unique, la radiation solaire, par l'une des trois propriétés subjectives qui résident en elle à des degrés inégaux suivant sa réfrangibilité, si nous voulons l'appeler lumière, par exemple, ou chaleur, il nous faudra donner à l'un ou à l'autre de ces deux noms une généralité qu'il n'a pas dans le langage ordinaire, ce qui ne laissera pas que de conduire à bien des confusions. Si nous appelons lumière la radiation solaire tout entière, il y aura de la lumière obscure et chaude (la moins réfrangible), et de la lumière obscure et froide mais réduisant les sels d'argent (la plus réfrangible) ; la lumière ne sera lumineuse, c'est-à-dire visible à notre œil, que dans la zone de moyenne réfrangibilité. Si nous appelons chaleur la radiation solaire tout entière, ce qui vaudrait mieux, puisque la propriété chaleur est plus répandue dans le spectre que la propriété lumière et que par le perfectionnement des instruments on arrive peu à peu à la manifester partout, il y aura de la chaleur obscure, de la chaleur lumineuse de plus en plus froide, enfin de la chaleur obscure et presque froide, mais réduisant les sels d'argent.

Mais il est préférable de ne prendre aucun de ces noms tirés de propriétés subjectives variables, de dire simplement *la radiation* pour l'ensemble et de caractériser les diverses parties de la radiation chacune par sa réfrangibilité propre. Aussi bien, pour la plante, qui est l'objet de notre étude, ces propriétés subjectives n'existent pas. N'ayant pas de système nerveux, elle ne connaît pas les sensations que nous nommons chaleur et lumière. La radiation solaire exerce sur elle de certains effets, qui diffèrent avec la réfrangibilité, et que nous devons séparer et étudier isolément. Rien de plus, mais rien de moins. L'emploi des mots *chaleur*, *lumière*, *action chimique*, au sens ordinaire de ces expressions, ne fait qu'introduire ici des confusions sans nombre, parce qu'il est bien difficile de généraliser assez le sens de l'un de ces mots pour le dégager

entièrement du sens particulier que tout le monde lui donne. Nous dirons donc simplement dans ce qui va suivre : la radiation.

Dans la théorie de l'éther, qui a acquis aujourd'hui le rang d'une vérité démontrée, la radiation est un mouvement, le mouvement vibratoire, ondulatoire des molécules de l'éther, comme le son est un mouvement vibratoire des molécules de l'air; mais au lieu de se produire dans le sens du rayon, la vibration s'opère perpendiculairement au rayon. Le mouvement vibratoire de l'éther se propage donc à la manière des ondes qui se produisent à la surface d'une eau tranquille dans laquelle tombe une pierre.

Plus la réfrangibilité est faible, plus la vibration est lente, et par conséquent plus l'espace parcouru par une molécule d'éther pendant la durée d'une vibration complète, ce qu'on appelle la *longueur d'onde*, est considérable, et inversement. En d'autres termes, la longueur d'onde, c'est l'espace qui sépare sur le rayon les deux molécules d'éther les plus rapprochées qui ont au même moment la même vitesse. C'est donc la longueur d'onde éthérée plus ou moins grande qui détermine la réfrangibilité moins ou plus grande, et dans la région lumineuse la couleur, comme c'est la longueur d'onde aérienne plus ou moins grande qui détermine la hauteur moins ou plus grande du son.

Les radiations les moins réfrangibles et, comme nous l'avons vu, les plus chaudes, correspondent aux sons les plus graves, les radiations les plus réfrangibles, qui sont réductrices des sels d'argent, aux sons les plus aigus. Et de même qu'entre les radiations les plus lentes et les radiations les plus rapides l'œil n'en perçoit qu'une série moyenne, de même entre les sons les plus graves et les sons les plus aigus l'oreille n'en entend qu'une série moyenne. A égalité de longueur d'onde et de durée de vibration, c'est l'étendue, l'amplitude des vibrations éthérées qui détermine l'*intensité* de la radiation (la température si la radiation est thermique, l'éclat si elle est lumineuse), comme c'est, dans les mêmes conditions, l'amplitude des vibrations aériennes qui détermine l'intensité, la force du son (1).

(1) Voici, pour les lignes principales du spectre solaire, la valeur des longueurs d'onde en millièmes de millimètre et le nombre respectif de vibrations en un millionième de seconde.

	Longueur d'onde.	Vibrations.
Limite extrême de la région infrarouge P (prisme de sel gemme).	4800	65 millions.
Rouge extrême.	758	» —
Raie A.	720	» —
Raie D	589	509 —
Jaune moyen, L.	555	529 —
Raie H.	596	758 —
Violet extrême.	569	» —
Limite extrême de l'ultraviolet (prisme de quartz).	517	946 —

On voit que le rapport des longueurs d'onde lumineuses extrêmes : 758 pour le rouge, 569 pour le violet, est de 2 à 1, c'est-à-dire d'une octave. C'est tout l'intervalle que l'œil perçoit et la longueur d'onde 555, qui correspond au maximum d'éclat L, est la moyenne entre ces deux extrêmes. Si nous comparons les longueurs d'onde extrêmes du spectre total 4800 et 517, elles sont à peu près dans le rapport de 15 à 1; le spectre solaire total comprend donc à peu près 4 octaves.

Il est intéressant de comparer la longueur de ces vibrations à celle des ondes sonores. Les sons les plus graves que notre oreille puisse percevoir correspondent à 50 vibrations par seconde, les plus aigus à 56 000 et pour une oreille bien exercée à 40 000 vibrations; par conséquent les

Radiation des sources terrestres. — En faisant brûler directement certains corps : carbone, hydrogène, carbures d'hydrogène, huile minérale, alcool, corps gras, magnésium, cadmium, etc., ou en profitant de la chaleur dégagée par leur combustion pour en chauffer d'autres, soit très peu, soit jusqu'à l'incandescence (lampe Drummond), ou encore en se servant de l'arc électrique, on produit à la surface de la Terre des foyers de radiation qui, par opposition avec la grande source naturelle, le Soleil, sont dites souvent *sources artificielles* de radiation.

L'analyse de la radiation de ces diverses sources artificielles, pratiquée comme nous venons de l'indiquer pour la radiation solaire, montre qu'elles contiennent les mêmes radiations élémentaires, avec cette différence que les radiations les moins réfrangibles en deçà de P, et les plus réfrangibles au delà de S, n'étant pas ici notablement absorbées par l'atmosphère, s'y rencontrent en abondance et deviennent par là accessibles à l'observation (1).

En outre, la radiation émanée de ces diverses sources terrestres est plus ou moins incomplète. Ainsi une masse d'eau bouillante, par exemple, n'émet que les radiations les moins réfrangibles de la partie infrarouge. Il en est ainsi tant que la source n'atteint pas une température d'environ 600°. Elle est alors, comme on dit, une source obscure, uniquement calorifique.

Avant de faire agir sur la plante une source artificielle quelconque, il faudra donc avoir déterminé au préalable ses qualités propres et la nature des radiations qu'elle émet. En combinant les résultats partiels obtenus avec chacune des sources artificielles, on reconstitue la radiation solaire totale, et même, comme nous l'avons dit, avec des limites beaucoup plus étendues de chaque côté.

Les nombres extrêmes sont dans le rapport de 1 à 1500 environ. L'échelle des sons perceptibles à l'oreille est donc environ 650 fois plus étendue que l'échelle des radiations perceptibles à l'œil.

La comparaison des longueurs d'onde montre aussi que les radiations sont d'autant plus serrées et condensées dans le spectre qu'elles sont moins réfrangibles, d'autant plus espacées et dilatées qu'elles le sont davantage. C'est ce qu'atteste aussi la forme rapidement ascendante du côté le moins réfrangible, lentement descendante du côté le plus réfrangible, des trois courbes d'intensité. C'est là un effet dû à la réfraction du prisme. Les corps réfringents ne dévient pas les radiations proportionnellement à la longueur des ondes; la déviation est plus petite pour les plus grandes longueurs d'onde, et plus grande pour les plus petites. Aussi la dispersion est-elle faible dans l'infrarouge et dans le rouge, très forte au contraire dans le violet et dans l'ultraviolet.

Il en résulte que le maximum d'intensité thermique n'est pas à sa vraie place en T. Si l'on tient compte de la dispersion inégale, on arrive, par le calcul, à lui assigner sa position réelle, qui est dans le jaune moyen entre les raies D et E, à l'endroit même du maximum de lumière.

Dans le spectre produit avec un réseau, cette cause n'existe pas, toutes les radiations sont également déviées, la dispersion est proportionnelle à la longueur des ondes. Aussi, dans un tel spectre, non seulement la courbe des intensités lumineuses est symétrique par rapport au maximum, mais le maximum thermique se trouve à sa place vraie dans le jaune, à l'endroit même du maximum de lumière, et la courbe des intensités thermiques se confond avec la courbe des intensités lumineuses. En outre, comme on l'a déjà dit, ces spectres de réseau ne perdent pas, comme ceux des prismes, leurs radiations extrêmes et surtout les moins réfrangibles.

(1) Si, en outre, on annule l'absorption par le prisme en formant un spectre de réseau et si l'on opère dans le vide pour supprimer l'absorption par la couche d'air et par la vapeur d'eau qu'elle renferme, on arrive à prolonger très loin des deux côtés la bande spectrale. C'est ainsi qu'en employant comme source de radiations une lame de platine portée d'abord à une température de 78° et chauffée progressivement jusqu'au rouge blanc, on a trouvé que l'étendue des radiations infrarouges est au moins quatre fois et demie aussi considérable que celle des radiations lumineuses. De même, avec une plaque de cuivre chauffée à 500° on a mesuré des radiations infrarouges ayant une longueur d'onde de 7000. D'autre part, avec la flamme du cadmium on a mesuré des radiations ultraviolettes dont la longueur d'onde s'abaisse à 210. Les longueurs d'onde extrêmes, aujourd'hui mesurées, sont donc dans le rapport de 55 à 1.

Méthodes pour faire agir sur la plante des radiations de réfrangibilité déterminée. — La composition de la radiation totale du soleil ou d'une source terrestre quelconque étant une fois bien connue, nous aurons à chaque instant à déterminer, dans l'action que cette radiation totale exerce sur la plante, quelle est la part des diverses radiations élémentaires qui la composent. Nous aurons aussi à décider comment, pour chaque radiation active, l'effet varie avec son intensité. Il est donc nécessaire de dire ici par quelles méthodes nous résoudrons ces deux problèmes.

Pour étudier l'action des diverses radiations on peut employer trois méthodes :

1^o *Spectre de réseau.* — La plus parfaite serait de former un spectre de réseau où, comme on sait, les divers rayons sont étalés proportionnellement à leurs longueurs d'onde, et d'exposer la plante tour à tour dans les diverses régions de ce spectre. Tous les pinceaux de rayons contenant ici, sous la même largeur, le même nombre de radiations élémentaires, en comparant leurs effets, on compare réellement les effets propres des diverses radiations élémentaires. Malheureusement ce genre d'expériences n'a pas encore pu être réalisé jusqu'à présent.

2^o *Spectre de prisme.* — On peut aussi exposer la plante successivement dans les diverses régions d'un spectre de prisme, en ayant soin de séparer ces diverses régions les unes des autres par des écrans opaques. Ici, comme la dispersion est très inégale, comme les divers pinceaux de rayons qui agissent sur la plante contiennent sous la même largeur un nombre très différent de radiations, beaucoup plus dans le rouge, beaucoup moins dans le bleu, on ne pourra plus, de leur action sur la plante, déduire purement et simplement l'action spécifique des radiations élémentaires. Il y faudra tenir compte de la dispersion particulière du prisme avec lequel on opère et, par le calcul, ramener les choses à l'état où elles se trouveraient dans le spectre de longueur d'onde qui est le spectre normal.

Cette méthode a été suivie par un assez grand nombre d'observateurs. Elle exige plusieurs précautions essentielles, qui n'ont pas toujours été prises. Il faut de toute nécessité un spectre pur et par conséquent une fente étroite : mais alors l'intensité des radiations est très faible et par suite les effets produits sont très petits. Il faudra donc s'appliquer à les mesurer avec toute la précision possible. Si, pour échapper à cette difficulté, on élargit la fente, ce qui augmente l'intensité des radiations et par conséquent les effets produits, le spectre est impur, les radiations empiètent les unes sur les autres et la méthode perd toute sa rigueur. Si le spectre est obtenu avec le soleil, il est nécessaire de le fixer avec un héliostat.

3^o *Écrans absorbants.* — On peut enfin faire tomber sur la plante un faisceau total après l'avoir préalablement dépouillé, par le passage à travers un milieu absorbant convenablement choisi, de toutes les radiations autres que celles dont on veut étudier l'action : c'est la méthode des écrans absorbants. Cette méthode, qui permet d'opérer avec la lumière diffuse et avec des sources artificielles, qui se prête aux expériences de longue durée et par laquelle on peut exposer une plante de grande surface à une radiation déterminée, est d'un emploi plus fréquent et plus commode que la précédente. Aussi est-il nécessaire de citer ici

quelques-uns de ces écrans absorbants dont nous aurons souvent à nous servir par la suite (1).

En tombant sur les parois d'une chambre obscure, la radiation solaire ne propage dans l'intérieur de la chambre que des radiations thermiques à très grande longueur d'onde.

Une dissolution suffisamment concentrée d'iode dans le sulfure de carbone absorbe à la fois les radiations ultraviolettes et les radiations lumineuses. Elle laisse passer toutes les radiations thermiques infrarouges à l'exception des plus réfrangibles. Aussi, en concentrant avec une lentille le faisceau solaire obscur qui a traversé cet écran, peut-on enflammer au foyer une substance combustible, ou rendre incandescent un fil de platine. A l'inverse de ce qui se passe pour la fluorescence, les rayons obscurs se transforment dans cette expérience en radiations lumineuses en augmentant leur réfrangibilité.

Une couche d'eau suffisamment épaisse, et mieux encore une dissolution aqueuse d'alun, arrête au contraire tous les rayons infrarouges et laisse passer tous les rayons lumineux.

Une dissolution peu concentrée d'iode dans le sulfure de carbone laisse passer, outre les rayons thermiques, les rayons rouges jusqu'à la raie B. Le verre rouge foncé coloré par le protoxyde de cuivre laisse passer les rayons infrarouges et les rayons rouges en arrêtant tous les autres rayons lumineux. Tous les autres verres colorés livrent passage à la fois à plusieurs groupes de radiations lumineuses et doivent être rejetés pour l'objet que nous avons en vue. En dissolvant dans l'eau des substances colorées convenablement choisies et enfermant la dissolution dans une cuve de verre, on réalise un certain nombre d'écrans absorbants dont l'emploi est fort utile et qui ont cette propriété commune d'arrêter, par l'eau les radiations infrarouges, et par la matière dissoute d'autres radiations de qualité variable.

En dissolvant à la fois dans l'eau, en proportion convenable, du permanganate et du bichromate de potasse, on obtient un écran qui ne laisse passer que les radiations rouges comprises entre les raies A et B. Pour isoler les radiations comprises entre les raies B et C, on se sert d'une dissolution d'æscorcéine.

Une solution mixte d'acétate double d'urane et de nickel et de bichromate de potasse laisse passer l'orangé avec un peu de rouge et le jaune avec un peu de vert.

Une solution de bichromate de potasse laisse passer tous les rayons peu réfrangibles depuis le rouge jusqu'au milieu du vert, et absorbe tout le reste. Une solution mixte de sulfate ammoniacal de cuivre et de bichromate de potasse, convenablement concentrée, ne laisse passer que le vert presque tout entier. Le bleu de Prusse dissous dans l'acide oxalique laisse passer le bleu avec un peu de vert.

Une dissolution ammoniacale de sulfate de cuivre laisse passer tous les rayons les plus réfrangibles du spectre à partir du milieu du vert, c'est-à-dire le bleu, le violet et l'ultraviolet, et arrête tous les autres.

On ne connaît pas jusqu'ici de milieu absorbant ne laissant passer que les rayons ultraviolets. On n'en connaît pas non plus qui ne donne que le jaune pur, ou que le violet.

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, I Theil (Denkschriften der k. Akademie der Wiss. zu Wien, t. XXXIX, . 47, 1878)

La dissolution de bichromate de potasse et la dissolution ammoniacale d'oxyde de cuivre sont d'une utilité toute particulière. A leur aide on peut en effet, en réglant convenablement la concentration et l'épaisseur de la couche liquide, séparer la radiation totale en deux moitiés se rejoignant au milieu du vert. Le premier liquide laisse passer toutes les radiations lumineuses de la moitié la moins réfrangible depuis le rouge extrême jusqu'au milieu du vert, le second toutes les radiations de la moitié la plus réfrangible depuis le vert moyen jusque dans l'ultra-violet.

Les liquides absorbants peuvent être disposés dans des cuvettes de verre incolore à faces parallèles, que l'on ajuste ensuite à la fenêtre de la chambre obscure. Quand il n'est pas nécessaire de faire arriver à la plante et d'un seul côté un faisceau de rayons parallèles, le moyen le plus commode est de verser le liquide coloré dans l'intervalle entre les deux parois d'une cloche double. On couvre alors la plante en observation avec cette cloche absorbante, comme avec une cloche ordinaire.

Méthodes pour faire agir sur la plante des radiations d'intensité constante et déterminée. — Comme tous les phénomènes que la radiation provoque dans la plante exigent un certain temps, souvent assez long, pour s'accomplir, si l'on veut étudier comment ils varient avec l'intensité de la radiation active, il est nécessaire de pouvoir faire agir sur la plante pendant tout ce temps une radiation d'intensité constante et déterminée. Une constance de longue durée ne peut s'obtenir ni avec le soleil, ni avec la lumière diffuse du jour. Il faut donc recourir à une source artificielle. On prendra, par exemple, la flamme du gaz d'éclairage. Si la pression du gaz à l'arrivée au brûleur est maintenue absolument constante au moyen d'un régulateur, la flamme émet une radiation d'intensité également constante, et qui pourra être maintenue telle pendant toute la durée d'une très longue série d'expériences.

Les variations d'intensité seront obtenues en éloignant plus ou moins la plante de la source radiante, et en mesurant chaque fois la distance. Si l'on prend pour unité l'intensité reçue par la plante quand elle se trouve à une distance de un mètre de la flamme normale établie au début des expériences, on évaluera chaque fois l'intensité nouvelle par la loi de l'inverse du carré de la distance (1).

Nous savons maintenant de quels éléments se compose la radiation totale, et comment, pour chaque phénomène particulier provoqué par la radiation, nous pourrions déterminer : 1° de quelle nature particulière de radiations il dépend ; 2° comment il varie avec l'intensité de cette radiation active. Appliquons ces connaissances et ces méthodes à la question que nous avons actuellement en vue. Pour vivre, avons-nous dit, il faut à la plante de la radiation. Mais quelle espèce de radiation lui est nécessaire, et à quelle intensité doit-elle se trouver ?

(1) Au lieu de changer la distance on peut modifier la source. Le faisceau de rayons émanés de la source et polarisés traverse un Nicol avant d'arriver à la plante. Si I est l'intensité du faisceau incident polarisé quand la section principale du Nicol coïncide avec le plan de polarisation, en tournant le Nicol d'un angle α elle devient, d'après la loi de Malus, $I \cos^2 \alpha$. En constatant successivement l'effet produit par la radiation pour diverses valeurs de α , on en déduira l'influence de l'intensité sur le phénomène. Il est vrai que de cette manière la radiation est polarisée, mais l'expérience a montré que la radiation polarisée exerce sur la plante le même effet que la radiation naturelle. Cette méthode n'a pas encore, que nous sachions, été appliquée jusqu'ici.

Détermination de la réfrangibilité des radiations nécessaires à la vie. —

Formons un spectre de prisme et disposons la plante dans la région des radiations obscures infrarouges, séparée de la région lumineuse par un écran opaque. Toutes les autres conditions nécessaires étant remplies autour d'elle, la plante continuera le plus souvent de vivre et de se développer, si elle se trouvait déjà à l'état de vie manifestée; elle commencera le plus souvent à croître, si elle se trouvait à l'état de vie latente. Et cela tout aussi bien dans les radiations les moins réfrangibles que dans les plus réfrangibles de cette région, pourvu que l'intensité soit suffisante.

On obtient le même résultat par la méthode des écrans absorbants. Disposons une plante derrière un écran formé d'une dissolution suffisamment concentrée d'iode dans le sulfure de carbone. Si d'ailleurs toutes les conditions d'aliment que nous fixerons plus loin se trouvent réunies autour d'elle, la plante vivra le plus souvent, continuant de se développer si elle était déjà à l'état de vie manifestée, commençant à s'accroître et entrant en vie active si elle était d'abord à l'état de vie latente. Les radiations thermiques infrarouges suffisent donc en général à la vie. Les radiations plus réfrangibles, lumineuses ou ultraviolettes, ne sont pas nécessaires ordinairement.

Comme on obtient le même résultat en disposant la plante dans la chambre obscure, où ne se propagent, comme on sait, que les moins réfrangibles parmi les radiations infrarouges, on voit que pour vivre il suffit en général que la plante reçoive, du soleil ou d'une source artificielle, des radiations thermiques de très grande longueur d'onde.

C'est ce qu'on exprime d'ordinaire en disant: pour vivre, il faut et il suffit que la plante reçoive de la chaleur.

Mais toutes les plantes ne se comportent pas de la même manière vis-à-vis de la radiation. Il en est, et sans doute un plus grand nombre qu'on ne le croit aujourd'hui, qui ont d'autres exigences. Dans les conditions que nous venons de dire, soit dans la région infrarouge du spectre, soit derrière un écran d'iode dans le sulfure de carbone, soit dans la chambre obscure, les spores des Fougères, par exemple (1), les propagules et les spores des Hépatiques (2) refusent de germer. Toutes les autres conditions étant favorables d'ailleurs, ces spores ne germent et ne se développent que lorsqu'elles reçoivent des radiations lumineuses. Ce sont exclusivement les rayons lumineux les moins réfrangibles qui provoquent ce phénomène. Derrière une couche de solution ammoniacale d'oxyde de cuivre, les spores se comportent comme dans la chambre obscure. Dans le langage commun, on dira que la chaleur ici ne suffit pas, qu'il y faut encore de la lumière.

La vérité est que, dans tous les cas, il faut des radiations, mais que la réfrangibilité des radiations nécessaires varie avec les plantes. Il faut donc être très réservé sur ce point et se borner à dire: en général, il suffit que la plante reçoive les radiations obscures les moins réfrangibles du spectre.

Détermination de l'intensité des radiations actives nécessaires à la vie. —

Dans le cas général où les radiations actives sont exclusivement calorifiques,

(1) Borodin: Mélanges biologiques de Saint-Petersbourg, t. IV, 1867.

(2) Leitgeb: *Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte* (Sitzungsbericht der kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien, t. 74, 1876).

on appréciera leur intensité par le thermomètre, qui mesure en degrés la température du milieu et celle de la plante.

Toutes les expériences faites sur ce point s'accordent à montrer qu'il y a, tout d'abord, trois températures à considérer. Ce sont, en montant : 1° une certaine limite inférieure t , au-dessous de laquelle la vie de la plante considérée ne se manifeste pas, reste ou retourne à l'état latent ; 2° une certaine limite supérieure T , au-dessus de laquelle la vie de la plante ne se manifeste pas non plus, retourne ou reste à l'état latent ; 3° quelque part dans l'intervalle une température τ , où la vie se manifeste avec toute son énergie, le mieux possible : c'est l'*optimum* de température. C'est toujours en ce point, ou autour de ce point, que la vie doit être considérée pour être saisie dans toute sa plénitude et dans toute sa force.

En outre, il y a au-dessous de t une température θ , telle que la vie non seulement cesse, mais est rendue impossible plus tard, par suite d'une lésion dans la substance même qui en est le support : c'est la mort par le froid. Il y a aussi au-dessus de T une autre température Θ , telle que la vie y est éteinte sans retour : c'est la mort par le chaud. Il existe donc en tout cinq températures à considérer, températures qu'on peut appeler critiques.

Sur les températures prises comme abscisses, si l'on élève des ordonnées proportionnelles à l'intensité totale de la vie, mesurée par exemple par la croissance d'une partie déterminée du corps, on obtient une courbe ayant son point de départ en t , son point d'arrivée en T et son maximum en τ . Au-dessous de θ et au-dessus de Θ , c'est la mort. De θ en t et de T en Θ , c'est la vie latente. De t en T , c'est la vie manifestée avec un optimum en τ (fig. 40).

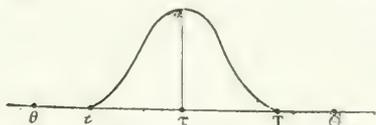


Fig. 40. — Courbe exprimant la marche des phénomènes de la vie en fonction de la température. θ , t , τ , T , Θ , températures critiques : τ , optimum de température.

La valeur des cinq températures critiques, la marche des ordonnées de t en T et la place de τ , en d'autres termes la forme de la courbe et sa distance à l'origine des températures, varient dans une même plante suivant le phénomène particulier que l'on étudie, et dans un même phénomène suivant les plantes où il se manifeste. Ainsi par exemple, pour le réveil de la vie manifestée dans une graine de Phanérogame, pour ce qu'on appelle la germination de cette graine, voici quelles sont, chez quelques plantes vulgaires, les deux limites et l'optimum :

	Limite inférieure	Optimum	Limite supérieure
	t	τ	T
Moutarde (<i>Sinapis alba</i>)	0°	27° ₄	57° ₂
Blé (<i>Triticum vulgare</i>)	5°	28° ₇	42° ₅
Haricot (<i>Phaseolus multiflorus</i>)	9° ₅	33° ₇	46° ₂
Courge (<i>Cucurbita Pepo</i>)	15° ₇	33° ₇	46° ₂

D'une façon générale, θ peut descendre à -25° et s'élever jusqu'au-dessus de 0° ; t peut s'abaisser jusqu'à 0° et s'élever jusqu'à 15° et même 25° ; T peut s'abaisser à 28° et s'élever jusqu'à 60° ; τ peut s'abaisser à 21° et s'élever à 58° ; enfin Θ peut s'abaisser à 50° et s'élever à 110° . D'une façon générale aussi, on peut dire que $t = 10^{\circ}$, $\tau = 25^{\circ}$, $T = 50^{\circ}$ sont les valeurs moyennes les plus ordinaires des trois températures critiques de la vie manifestée.

Pour les plantes qui exigent des radiations plus réfrangibles et lumineuses

(germination des spores des Fougères et des Hépatiques), l'appréciation de la température ne suffit plus. Il faut encore que les radiations aient une certaine intensité lumineuse, qui n'a pas été déterminée avec précision. On sait seulement qu'à une lumière diffuse trop faible les choses se passent comme à l'obscurité. A la lumière diffuse vive, la germination a lieu. A une intensité plus forte, en plein soleil, elle s'opère aussi, mais moins bien. C'est donc, ici encore, une certaine intensité moyenne qui est la meilleure possible, et la marche des choses pour la lumière y est la même que dans les plantes ordinaires pour la chaleur.

Répartition de la radiation.— Cette radiation, cette chaleur dont nous savons la quantité utile, c'est généralement le milieu extérieur qui doit la fournir à la plante. Elle doit donc se trouver au début et se renouveler sans cesse dans le milieu extérieur, soit par le soleil, soit par une source artificielle quelconque. Mais il est facile de comprendre que, dans certaines circonstances naturelles ou artificielles, une plante un peu massive, une fois échauffée au degré voulu et convenablement protégée contre toute déperdition externe, puis placée dans un milieu extérieur très froid, puisse trouver pendant un certain temps en elle-même, dans son milieu intérieur, la provision de radiations thermiques nécessaires à l'exercice de sa vie manifestée et à son développement. Si l'on ne tenait pas compte de cette chaleur interne absorbée et emmagasinée, on pourrait croire alors que la plante vit à la température du milieu externe, ce qui serait une erreur profonde.

Il y a même telle circonstance où la provision de chaleur interne peut se renouveler dans le corps de la plante, bien qu'elle soit plongée dans un milieu froid. Supposons le corps plongé dans de la glace à 0°, et exposé aux rayons solaires. La plante ayant un pouvoir absorbant plus fort que celui de la glace va arrêter plus qu'elle les rayons et s'échauffer davantage: elle pourra ainsi s'échauffer assez pour se développer, pour germer si c'est une graine, pour s'allonger si c'est une tige ou une racine déjà formée, et ce développement paraîtra avoir lieu à 0°. En réalité il n'en est rien, car si l'on pouvait alors mesurer la température du corps on la trouverait bien supérieure à celle de la glace.

Les mêmes remarques s'appliquent naturellement si la plante massive est placée dans un milieu trop chaud. Il se peut qu'elle y prospère pendant un temps assez long, si elle est isolée, parce que sa chaleur interne se maintient pendant tout ce temps bien au-dessous de la température du milieu.

Dans les expériences relatives à la détermination des trois températures critiques et dans les conséquences à tirer des phénomènes qui s'accomplissent chez les végétaux placés dans un milieu ou trop froid ou trop chaud, il faut donc ne jamais oublier de tenir compte de la provision de chaleur absorbée pendant l'état antérieur et emmagasinée dans le corps même de la plante.

§ 11.

De l'aliment.

Supposons la condition de radiation, c'est-à-dire en général la condition de chaleur, toujours remplie à son optimum de réfrangibilité et à son optimum d'intensité, et proposons-nous d'étudier maintenant la condition d'aliment.

Définition de l'aliment et marche à suivre dans son étude. — Sous le nom général d'aliment, nous désignons l'ensemble des corps pondérables, simples ou composés, que la plante doit nécessairement trouver réunis dans le milieu qui l'entoure et qui la pénètre, parce qu'ils sont tous indispensables à la constitution de son corps.

Cet ensemble est naturellement assez complexe. Pour l'analyser, nous déterminerons d'abord la nature des éléments chimiques ou des corps simples qui doivent entrer dans l'aliment; nous chercherons ensuite comment ils se trouvent répartis, suivant les cas, entre les deux régions du milieu, entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Ces corps simples une fois connus, nous chercherons sous quelle forme, en général composée, ils doivent se trouver pour pouvoir être introduits dans la constitution du corps de la plante, être incorporés, être *assimilés*, comme on dit, soit qu'ils viennent du milieu extérieur, soit qu'ils se trouvent déjà dans le milieu intérieur. Enfin nous déterminerons la quantité la plus utile de chacun de ces éléments pris sous sa forme assimilable, c'est-à-dire la proportion où il doit se trouver pour que la plante se l'assimile le mieux possible. La question se divise ainsi en quatre parties: 1^o Nature des éléments; 2^o Répartition interne ou externe des éléments sous une forme quelconque; 3^o Forme assimilable des éléments; 4^o Quantité utile des éléments pris sous leur forme assimilable.

Recherche de la nature des éléments nutritifs. — La recherche de la nature des éléments nutritifs peut se faire et a été faite par deux méthodes: par l'analyse et par la synthèse.

Méthode analytique. — On prend une plante toute faite, considérée comme un résultat acquis et, sans s'inquiéter des conditions naturelles de milieu qui ont présidé à la formation de son corps, conditions inconnues dont il s'agit précisément de démêler les éléments nécessaires, on en fait l'analyse chimique.

Au point de vue qui nous occupe, cette analyse pourra n'être qu'*élémentaire*, c'est-à-dire se borner à nous apprendre quels sont les corps simples qui entrent dans la composition de la plante. Une analyse *immédiate*, déterminant la forme que ces corps simples ont prise en s'associant dans la plante pour y former les nombreux principes immédiats qu'on y rencontre, ne nous apprendrait rien, en effet, sur la forme qu'ils ont dû avoir ou prendre pour y entrer, et dès lors elle est inutile. Mais cette analyse élémentaire devra nous faire connaître *tous* les éléments, même ceux qui n'existent dans la plante qu'en très minime quantité. Et comme en tous les points du corps de la plante la composition chimique n'est pas toujours la même, qu'il peut et doit y avoir des localisations plus ou moins étroites, il faudra que l'analyse s'étende au végétal tout entier. Ainsi une analyse chimique élémentaire et complète, tant au point de vue chimique, c'est-à-dire étendue à tous les éléments existants, qu'au point de vue morphologique, c'est-à-dire étendue à toutes les parties du corps de la plante: voilà le point de départ et le moyen.

Faites d'une part sur la même plante croissant dans les conditions de milieu les plus diverses, d'autre part sur les plantes les plus variées vivant dans les mêmes conditions de milieu, puis comparées entre elles, ces analyses nous offrent des éléments constants et des éléments variables. Les premiers, se re-

trouvant à la fois chez la même plante dans les conditions naturelles les plus différentes, et chez les plantes les plus différentes dans les mêmes conditions naturelles, se montrent les matériaux essentiels, à la fois nécessaires et suffisants, de l'édification de la plante, matériaux qui ont toujours dû se rencontrer réunis dans les diverses conditions naturelles où la plante s'est développée, puisqu'elle s'y est développée. Les seconds, variant pour la même plante suivant les conditions où elle s'est formée, et d'une plante à l'autre dans les mêmes conditions, peuvent être utiles à divers égards, mais ne sont plus nécessaires; il ne doit donc pas en être tenu compte ici.

Voici en peu de mots la marche d'une pareille analyse. On détermine d'abord en évaporant à 110°, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus perte de poids, la quantité d'eau de la plante, et par suite le rapport du poids de sa substance sèche p , au poids de sa substance vivante P . Ce rapport $\frac{p}{P}$ du poids sec au poids vif est très variable. Dans une plante ordinaire en pleine croissance, il oscille entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{5}$. Dans une plante submergée, ou dans un Champignon, il descend à $\frac{1}{10}$ et même à $\frac{1}{20}$. Dans une graine, au contraire, il s'élève à $\frac{2}{3}$. Dans tous les cas, l'eau perdue donne déjà deux des corps simples cherchés : l'oxygène et l'hydrogène.

On calcine ensuite, en présence de l'oxygène de l'air, ce poids p de substance sèche. Une grande partie brûle en dégageant de l'acide carbonique et de la vapeur d'eau. Il reste un poids π , de ce qu'on nomme des *cendres*. Ce poids π de cendres atteint quelques centièmes seulement du poids p de substance sèche. Il varie d'ailleurs beaucoup, dans une même plante, suivant l'âge et suivant la partie considérée; il varie aussi suivant les plantes, au même âge et dans la même partie. L'acide carbonique dégagé nous donne un troisième élément, le carbone.

On fait ensuite l'analyse élémentaire des cendres, et l'on y trouve constamment de l'azote, du soufre, du phosphore, du chlore, du silicium, du potassium, du calcium, du magnésium et du fer. On y rencontre ordinairement aussi du sodium (1), du lithium (2), du manganèse (3), et, dans les plantes marines, de l'iode et du brome. Enfin dans certaines plantes et dans certaines conditions on trouve dans les cendres, en petite quantité, du zinc (4), du cuivre (5), de l'alu-

(1) En apportant à l'analyse des cendres un perfectionnement important en ce qui concerne la recherche du sodium, M. Peligot a montré que ce corps est beaucoup moins répandu qu'on ne le croyait dans les plantes. Il n'en a pas trouvé trace dans les cendres des plantes suivantes : Blé, Avoine, Pomme de terre, Chêne, Charme, Tabac, Mûrier, Pivoine, Ricin, Haricot, Souci, Pariétaire, Gypsophile, Vigne, Panais (Comptes rendus, 1867, t. LXV, p. 729). « On n'aura de preuve convaincante de l'insuffisance du sodium, dit M. Sachs, que lorsqu'on aura obtenu une plante dont les cendres n'en contiennent pas la moindre trace, bien qu'elle ait acquis des proportions considérables » (*Physiologie végétale*, p. 165). C'est cette preuve que M. Peligot a fournie pour un assez grand nombre de végétaux.

(2) Par l'analyse spectrale, Bunsen a constaté la présence du lithium dans les cendres d'un assez grand nombre de plantes : dans tous les bois de l'Odenwald, dans toutes les céréales du Palatinat, dans le Tabac, la Vigne, dans la potasse commerciale de Russie, etc.

(3) Le manganèse paraît très répandu; on le trouve relativement abondant dans les plantes aquatiques, notamment dans le pétiole des *Nymphaea*, *Victoria*, *Nelumbium*, *Hydrocharis*, d'après M. Zöller.

(4) Dans les *Viola calaminaria*, *Thlaspi calaminarium* et, en général, dans toutes les plantes (Chêne, Bouleau, Hêtre, Pin, *Armeria vulgaris*, *Silene inflata*, etc.) qui croissent sur un terrain renfermant du zinc. D'après M. Risse, dans les feuilles du *Thlaspi* le zinc peut atteindre 15 p. 100 du poids des cendres. (Sachs : *Physiologie végétale*, p. 169).

(5) Le cuivre a été trouvé dans les cendres de l'Oranger, du Pin et du Hêtre par M. Commaille;

minium (1), du rubidium (2), du bore, du nickel, du cobalt, du baryum, du strontium (3).

Résultats de la méthode analytique. — Carbone, hydrogène, oxygène, azote, soufre, phosphore, chlore, silicium, potassium, calcium, magnésium, fer : voilà donc les douze corps simples que l'analyse conduit à regarder comme les éléments constitutifs nécessaires de l'aliment de toute plante. Le sodium, le lithium, le manganèse, le zinc, ne paraissent pas nécessaires, et les autres corps nommés plus haut le sont encore moins.

Cette limitation à douze corps simples, sur [les soixante-dix environ que l'on connaît aujourd'hui, est un fait bien digne de remarque. N'est-il pas singulier, par exemple, que l'argile, qui est un silicate hydraté d'alumine renfermant 55 pour 100 d'alumine, joue un si grand rôle dans la constitution du sol et un rôle si utile aux plantes, puisqu'elle conserve aisément les diverses substances dont elles se nourrissent, et que cependant l'aluminium n'entre pas comme élément constitutif dans le corps du végétal? Il faut observer pourtant que ce nombre de douze éléments donné par l'analyse peut être trop fort, ou trop faible. Il est trop fort, si quelques-uns de ces corps simples, constants dans la plante uniquement parce qu'ils sont partout dans la nature, se trouvent avoir été simplement déposés dans le végétal par l'évaporation des dissolutions qui les renferment. Il est trop faible, si quelques éléments indispensables le sont dans une proportion si minime qu'ils ont échappé aux analyses des cendres, ou du moins à un assez grand nombre d'entre elles. La méthode analytique laisse donc, on le voit, quelques doutes, que la méthode synthétique aidera à dissiper.

Quant à la proportion où chacun de ces douze éléments entre dans la plante, voici ce qu'on peut en dire. Le carbone ne manque à aucun des composés organiques, il forme la moitié environ du poids sec. L'hydrogène ne manque non plus à aucune des combinaisons végétales; mais la faiblesse de son équivalent fait qu'il ne forme que quelques centièmes du poids sec; il faut y ajouter la neuvième partie du poids de l'eau évaporée. L'oxygène est toujours en proportion moindre que celle qui serait nécessaire pour brûler le carbone et l'hydrogène; il manque même à certains composés; cependant après le carbone, c'est l'oxygène qui forme la plus grande partie du poids sec, à quoi il faut ajouter les $\frac{8}{9}$ du poids de l'eau évaporée. L'azote est, comme les trois corps précédents, un des principes essentiels du protoplasma; il ne forme pourtant qu'une petite fraction du poids sec, 1 à 5 centièmes. Les autres

dans le Mûrier, le Chêne, le Tilleul, le Platane, le Hêtre, le Blé, le Trèfle, la Carotte, la Laitue, le *Sisymbrium officinale*, le *Polygonum aviculare*, par M. Wicke. D'après M. Meyer, de Copenhague, les graines de Froment et de Seigle renferment comme élément constant une très petite quantité de cuivre. Par l'analyse spectrale, M. Grandeau a reconnu la présence du cuivre dans les cendres de divers végétaux.

(1) Les Lycopodiacées renferment constamment dans leurs cendres une certaine proportion d'aluminium, d'après M. Rochleder.

(2) Par l'analyse spectrale, M. Grandeau a trouvé des traces de rubidium dans les cendres du Tabac, du Café et de la Betterave. (Ann. de chimie et de phys., 1865, t. LXVII.)

(3) D'après Forchhammer les *Fucus vesiculosus* et *Zostera marina* contiennent dans leurs cendres, outre du zinc, du bore, du nickel et du cobalt; en outre, le Fucus renferme du strontium et du baryum.

éléments, le fer par exemple, sont en quantité très minime, mais n'en sont pas moins tout aussi nécessaires que les précédents. D'une façon générale, la quantité est chose tout à fait secondaire et ne doit jamais servir à faire juger du degré de nécessité.

Ainsi la méthode analytique nous apprend, sauf vérification et correction, quels sont les éléments que la plante a dû nécessairement rencontrer réunis autour d'elle dans le milieu naturel où elle s'est développée. C'est cette méthode qui, par les nombreux travaux accomplis dans la première moitié de ce siècle, a apporté la première une solution approchée à cet important problème, et qui a fourni par là un point de départ solide à la méthode synthétique (1).

Méthode synthétique. — La méthode analytique étudie la plante toute formée et, de sa composition élémentaire connue, cherche à déduire la composition élémentaire inconnue de l'aliment qu'elle a dû puiser dans le milieu naturel au sein duquel elle s'est développée. La méthode synthétique, au contraire, détermine directement cet aliment en constituant d'abord de toutes pièces, à l'aide de composés chimiques définis, un milieu artificiel où la plante puisse atteindre son plein et vigoureux développement, puis en retranchant de ce milieu un à un les éléments constitutifs pour juger, par l'effet de cette suppression sur la récolte, du degré de nécessité de cet élément, et pour ne laisser enfin subsister dans le milieu que ceux qui sont vraiment indispensables. L'analyse élémentaire de la plante s'en déduit nécessairement; car puisque le végétal s'est formé avec ces composés, il ne saurait contenir d'autres éléments que ceux qu'ils renferment eux-mêmes. En exécutant cette analyse élémentaire, on obtient un contrôle qui permet de se prémunir contre les causes d'erreur.

Cette méthode détermine ainsi d'un seul coup tous les éléments nécessaires à la plante et dissipe tous les doutes que la méthode analytique avait laissé subsister. Elle lui est donc supérieure. Mais elle n'est venue qu'après elle, ou plutôt elle s'est substituée peu à peu, par parties, à la méthode analytique; de sorte qu'il y a eu une période de transition, où la méthode employée pour l'étude de l'aliment végétal était mixte, où, tout en se servant d'un sol naturel comme dans la méthode analytique, on y ajoutait arbitrairement certains composés définis pour apprécier l'influence qu'ils exercent sur la végétation (2).

(1) Les principaux travaux analytiques à consulter, notamment pour l'analyse des cendres, sont les suivants : Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*. 1804. — Berthier : *Mémoires d'agriculture*. 1826, publiés en 1855. — Malaguti et Durocher : *Recherches sur la répartition des éléments inorganiques dans les principales familles du règne végétal* (Ann. de Chimie et de Physique, t. LIV, p. 257, 1858). — Garreau : *Considérations générales sur les cendres* (Ann. des sc. nat. 4^e série, t. XIII, p. 165, 1860). — Uloth : *Asche der Flechten* (Flora, 1861, n^o 54). — Wolf : *Aschenanalysen von landwirthschaftlich. Producten*, 1871.

(2) *Méthode mixte.* — Cette méthode mixte, qui a pris tout son développement de 1840 à 1850, est d'une importance capitale pour la pratique agricole; c'est sur elle que repose l'emploi rationnel des amendements, des engrais et des assolements. Aussi me paraît-il nécessaire de dire ici quelques mots de son application.

Tout d'abord il faut s'astreindre à n'essayer jamais qu'un seul composé défini à la fois.

On prend deux parcelles égales du même sol naturel. A l'une on ajoute un poids connu du composé défini dont on veut étudier l'influence; l'autre est laissée à elle-même et doit servir de terme de comparaison. On les ensemeince, ou on les plante de la même manière. On pèse les deux récoltes à l'état sec. On a, bien entendu, déterminé par avance la limite supérieure P et la limite inférieure p, du poids sec de la récolte dans diverses parcelles du même sol laissées à elles-mêmes. Soit P' le poids de la récolte sous l'influence de la substance essayée. Si $P' > P$, l'influence est fa-

Choix de la plante. — Le choix de la plante et de son état n'est pas indifférent pour l'application rigoureuse de la méthode. Anticipant un peu sur ce que nous aurons à dire plus tard au sujet de la répartition interne ou externe des conditions du milieu pondérable, remarquons ici qu'il est nécessaire que la plante prise comme point de départ ait emmagasiné en elle le moins possible d'éléments nutritifs. Car ces éléments apportés par elle sont une donnée inconnue qui vient troubler tous les résultats. On prendra donc la plante à l'état le moins volumineux possible, à l'état de graine par exemple, s'il s'agit d'une Phanérogame, et l'on choisira les végétaux qui ont, relativement à leur volume définitif, les graines les plus petites.

Si petites qu'elles soient, les graines emportent cependant toujours une réserve alimentaire. Il vaudrait donc mieux prendre pour point de départ un germe extrêmement petit et qui ne fût pas à l'état de vie latente. Il est facile de réaliser ces conditions en s'adressant aux Thallophytes inférieurs. Là, dans les *Saccharomyces* et dans les *Bacillus*, par exemple, on peut prendre pour point de départ une simple cellule végétative, c'est-à-dire un élément presque impondérable et sans réserve nutritive ; ou si l'on part d'une spore, on peut la choisir tellement petite que cette réserve soit négligeable, comme dans les *Penicillium*, *Sterigmatocystis* et autres Moisissures communes.

Il faut aussi écarter tout d'abord les plantes vertes. La chlorophylle, en effet, comme on le verra plus loin, donne au protoplasma la faculté de décomposer l'acide carbonique sous l'influence de la radiation solaire, et permet à la plante d'y puiser directement son carbone. Cet important phénomène sera étudié en temps et lieu : mais il faut d'abord bien connaître l'aliment dans les circonstances les plus simples, sans que la chlorophylle vienne y superposer son influence propre. Cette seconde condition se trouve remplie par les Champignons, et comme ils satisfont déjà à la première, c'est chez eux qu'il conviendra de choisir un exemple pour l'application de la méthode synthétique.

Exemple d'application de la méthode synthétique. Culture d'une Moi-

vorable et $\frac{P'}{P}$ en donne le degré. Si $P' < p$ l'influence est nuisible et $\frac{P'}{p}$ en donne la mesure. Enfin si P' est compris entre P et p , l'influence est nulle.

Pour n'en citer que quelques exemples, c'est en procédant de cette manière que, par des expériences commencées en 1841 et poursuivies pendant plusieurs années sur des prairies naturelles, M. Kühlmann a démontré l'influence bienfaisante de l'azote, présenté à la plante sous forme de sel ammoniacal, ou de nitrate, ou même de composé organique azoté. C'est ainsi encore que M. Lawes en 1845, sur le Blé, le Turneps, etc., M. Kühlmann en 1845 et 1846 sur les prairies naturelles, M. Chatin en 1852 sur la Pomme de terre, ont mis en évidence l'influence très marquée du phosphore donné à la plante sous forme de phosphates. De même M. I. Pierre en 1850 et en 1852 a démontré sur diverses Légumineuses l'efficacité du soufre donné sous forme de sulfates. Depuis, MM. Lawes et Gilbert ont repris en commun et sur la plus vaste échelle, à la ferme de Rothamsted, ces applications de la méthode mixte et en ont tirés résultats les plus importants pour la pratique agricole.

Ainsi la méthode mixte a rendu de grands services à la science en démontrant et en mesurant l'influence utile de certains composés définis et par conséquent des éléments qu'ils renferment sur la végétation. Mais, partant toujours d'un sol naturel de composition inconnue et par lui-même fertile à un certain degré, sol qui dans chaque expérience fournit à la plante tout le reste de son aliment et qui n'est même pas dépourvu du composé qu'on ajoute, cette méthode ne permet pas de déterminer quel est l'aliment total, intégral, suffisant et nécessaire à la vie de la plante : ce qui fait l'objet actuel de notre recherche.

sis sure commune. — Prenons donc une spore d'une Moisissure commune, le *Sterigmatocystis nigra* (fig. 41), par exemple (1).

Suffisante pour supporter l'ensemble de caractères et de propriétés qui constituent la nature propre de la plante et pour en assurer le maintien indéfini, cette très petite cellule, qui pèse à peine quelques millièmes de milligramme, est incapable d'apporter des matériaux inconnus en proportion telle qu'ils altèrent la rigueur de la méthode. Cherchons à donner à cette spore tout l'aliment qu'elle exige pour se développer en une plante complète et vigoureuse, en la supposant maintenue à l'optimum de température, qui est pour elle de 55°.

Tout d'abord on constate la nécessité de l'oxygène de l'air, qui est consommé par la plante au cours de son développement. L'azote de l'air n'est pas absorbé et est sans effet. Le contact de l'air étant assuré, il suffit de dissoudre dans l'eau distillée un certain nombre de principes chimiquement purs, et de semer la spore dans ce liquide (2). La constitution première d'un pareil liquide se fait par tâtonnements, et l'on juge que le résultat est atteint quand on a obtenu dans le temps le plus court le plus grand développement en poids de la plante. On supprime ensuite un à un tous les éléments, en pesant chaque fois la récolte. Tous les corps qui peuvent être supprimés sans faire baisser le poids de la récolte sont inutiles et doivent être rejetés; tous les autres sont nécessaires et doivent être conservés. On obtient

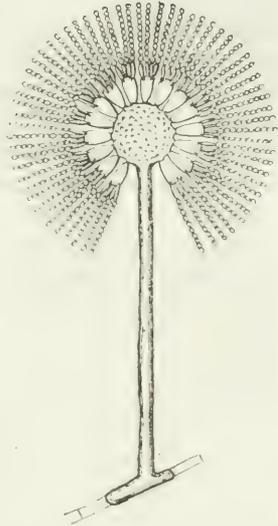


Fig. 41. — Fructification du *Sterigmatocystis nigra*, en section longitudinale optique. Chacune des cellules coniques qui couvrent la sphère terminale porte une couronne de quatre rameaux, terminés chacun par un chapelet de spores.

(1) Cette Moisissure se rencontre fréquemment dans la nature sur les feuilles, les écorces, les fruits, les graines, etc., en voie d'altération. Elle prospère dans les milieux riches en tannin, sur les noix de galles, par exemple. Cultivée dans l'infusion de noix de galles, elle dédouble le tannin en glucose dont elle se nourrit, et en acide gallique qui demeure inaltéré. C'est sur sa végétation que repose la fabrication industrielle de l'acide gallique. Pour ses caractères et ses propriétés, voir Ph. Van Tieghem : *Recherches pour servir à l'histoire physiologique des Mucédinées, Fermentation gallique* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. VIII, 1868) et *Sur le développement de quelques Ascomycètes (Aspergillus et Sterigmatocystis)* (Bulletin de la Soc. botanique de France, t. XXIV, 1877).

(2) Dès l'année 1860, M. Pasteur a établi que la Levûre de bière, semée dans un milieu nutritif contenant : eau 100 gr., sucre 10 gr., tartrate d'ammoniaque 0^r,1, cendres de levûre 1 gr., se développe normalement et, pourvu qu'une certaine condition se trouve remplie, fait fermenter alcooliquement le sucre. Plus tard, il sema et vit se développer normalement une des Moisissures les plus communes, le *Penicillium glaucum*, dans un liquide contenant : eau 1000 gr., sucre 20 gr., bitartrate d'ammoniaque 2 gr., cendres de levûre 0^r,8.

M. Raulin est entré l'un des premiers dans cette voie nouvelle. Remplaçant les mélanges complexes (cendres) employés par M. Pasteur par des sels définis et chimiquement purs, il a donné à la méthode synthétique toute la sûreté, la précision et la facilité d'application qui lui manquaient. Il a publié en 1870 une longue série de recherches sur l'aliment du *Sterigmatocystis nigra* (*Aspergillus niger*). C'est ce mémoire que je prends ici pour guide. Raulin : *Etudes chimiques sur la végétation* (Ann. des sc. nat., 5^e série; t. II, 1870).

ainsi en définitive le milieu nécessaire et suffisant pour amener la plante à son complet développement (1).

Dans ce milieu, qu'on peut appeler la culture type, le poids de plante sèche obtenu en 6 jours avec 80 grammes d'aliment dissous a été de 25 grammes. C'est le poids maximum. Il se maintient aussi très constant; le rapport du poids le plus grand P de la récolte au poids le plus petit p est très voisin de l'unité et donne l'erreur relative du procédé. Ce rapport est constant à $\frac{1}{20}$ près de sa valeur. Toutes choses égales d'ailleurs, le poids de la récolte est aussi beaucoup plus grand que dans les conditions naturelles où l'on rencontre habituellement la plante; il lui est au moins quatre fois supérieur. C'est à cette culture type que l'on compare désormais toutes les autres.

Tirons-en d'abord tout l'enseignement qu'elle renferme.

Les éléments constitutifs de l'aliment complet qui y est donné à la spore ensemencée sont : à l'état libre, l'oxygène, et à l'état combiné : le carbone, l'hydrogène, l'azote, le phosphore, le soufre, le silicium, le potassium, le magnésium, le fer, le zinc et le manganèse. En tout 12 éléments. La comparaison avec les 12 éléments trouvés par la méthode analytique nous montre, à côté de ressemblances profondes, quelques différences.

Tout d'abord elle confirme la nécessité du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène, de l'azote, du phosphore, du potassium, du soufre et du magnésium; elle démontre la nécessité du fer, du zinc, du silicium, et avec moins de certitude, du manganèse. Elle confirme que le sodium n'est pas nécessaire, ce que nous avons déjà conclu des analyses les plus récentes et les plus perfectionnées, et que le lithium est inutile. Mais ici ne figurent ni le chlore, ni la chaux, qui là nous avaient paru indispensables; par contre, on trouve ici comme nécessaires le zinc et le manganèse, sur lesquels la méthode analytique n'avait pas pu se prononcer. La méthode synthétique vient donc confirmer et rectifier les résultats de la méthode analytique; elle précise mieux la nature des 12 éléments indispensables à la vie de la plante.

(1) Pour le *Sterigmatocystis nigra*, le milieu nutritif possède la composition suivante :

Eau.	1500	Sulfate d'ammoniaque.	0,25
Sucre candi.	70	Sulfate de fer.	0,07
Acide tartrique	4	Sulfate de zinc.	0,07
Nitrate d'ammoniaque.	4	Silicate de potasse.	0,07
Phosphate d'ammoniaque.	0,60	Carbonate de manganèse.	0,07
Carbonate de potasse.	0,60	Oxygène de l'air.	
Carbonate de magnésie.	0,40		

L'acide tartrique n'est pas mis ici à titre d'aliment, mais seulement pour donner au milieu nutritif une certaine acidité favorable à la plante et qui empêche le développement des Bactéries ou autres organismes étrangers.

Cette composition peut s'écrire aussi :

Oxygène de l'air.		Acide silicique.	0,05
Eau.	1500	Potasse.	0,40
Sucre.	70	Magnésie.	0,20
Acide tartrique.	10	Oxyde de fer.	0,05
Ammoniaque.	2,00	Oxyde de zinc.	0,04
Acide phosphorique.	0,40	Oxyde de manganèse.	0,05
Acide sulfurique.	0,25		

Ceci posé, pour vérifier la nécessité de chacun de ces douze éléments et la part qui lui revient dans la constitution de l'ensemble, on dispose parallèlement à une culture type une autre culture qui n'en diffère que par l'absence d'un seul élément, celui dont on se propose d'étudier l'influence. On pèse séparément, à l'état sec, les deux récoltes obtenues en même temps; le rapport numérique des poids des deux récoltes mesure l'influence de l'élément dont il s'agit. En faisant varier ainsi *un à un* tous les éléments du milieu, dans autant d'expériences comparatives, on embrasse jusque dans ses moindres détails le phénomène de la végétation de la plante, et chaque fois le rapport du poids de la récolte au poids type mesure l'action propre de l'élément (1).

Cette méthode permet en même temps de déterminer, pour chacun des divers éléments, le poids qui contribue à former le poids total de la récolte. On voit de suite que les divers éléments se comportent à cet égard très différemment. Pour les uns, le poids du composé disparu est beaucoup supérieur au poids de la récolte: c'est-à-dire qu'une portion est détruite sans entrer dans la plante, ou en sort quand elle y est entrée. Pour les autres, le poids de l'élément absorbé n'est qu'une fraction très minime du poids de la récolte (2).

Demandons-nous maintenant si le milieu formé de la réunion de ces douze éléments, *supposés purs*, est la réalisation la plus parfaite d'un sol fertile. En d'autres termes n'y a-t-il pas d'autres éléments capables d'augmenter le poids des récoltes, si on les ajoute aux premiers?

(1) Voici, dans l'exemple que nous avons choisi, les valeurs de ces rapports pour la suppression de chacun des composés définis.

Suppression de l'oxygène libre,	très grand
— de l'eau	∞
— du sucre	65
— de l'acide tartrique	∞
— de l'ammoniaque	135
— de l'acide phosphorique	182
— de la magnésie	91
— de la potasse	25
— de l'acide sulfurique	24
— de l'oxyde de zinc	10
— de l'oxyde de fer	3
— de l'oxyde de manganèse	2
— de l'acide silicique	1,4

L'acide tartrique n'agit pas comme aliment, mais seulement pour maintenir dans le milieu l'acidité nécessaire au développement de la plante, qui ne pourrait se produire dans un milieu neutre.

(2) Voici les valeurs du rapport de chaque élément du milieu type au poids de moisissure qu'il a contribué à former.

Rapport relatif à l'oxygène	2
— eau	42
— sucre	3
— acide tartrique	$\frac{1}{14}$
— azote	$\frac{1}{17}$
— potassium	$\frac{1}{64}$
— phosphore	$\frac{1}{157}$
— magnésium	$\frac{1}{205}$
— soufre	$\frac{1}{346}$
— silicium	$\frac{1}{320}$
— fer	$\frac{1}{357}$
— zinc	$\frac{1}{352}$

La culture type donne, avec 80 grammes de substances solides, 25 grammes de plante. Si l'on parvenait, en ajoutant de nouveaux éléments, à accroître ce poids de 25 grammes, on aurait démontré l'efficacité de ces nouveaux éléments. Jusqu'où est-il possible de l'accroître? Après la récolte des 25 grammes, il reste encore un peu de sucre dans le milieu; en supposant que tout ce sucre disparaisse, que le milieu soit totalement épuisé, le calcul conduit à un poids de 27^{gr},5. On pourrait donc gagner 2^{gr},5: c'est le maximum. Tous les efforts tentés pour approcher davantage du poids théorique ont été infructueux.

Si l'on a atteint à peu près le poids maximum de récolte que peut fournir dans un temps donné un certain poids de matière, est-ce à dire que les éléments chimiques dont la nécessité a été reconnue jusqu'ici forment la liste complète de l'aliment? On ne le pense pas: car malgré tous les efforts, les substances dont se compose ce milieu type ne sont pas d'une pureté absolue. Or admettons qu'un élément essentiel à la végétation se trouve parmi les impuretés du milieu, en proportion extrêmement petite. Cette proportion, si minime qu'elle soit, suffit peut-être à la formation des 25 grammes de plante; dès lors l'influence de cet élément a dû nécessairement échapper. Mais si l'on purifiait davantage ce milieu type, l'élément considéré venant alors à manquer, la récolte pourrait s'abaisser au-dessous de 25 grammes. Si un pareil résultat se produisait, il mettrait sur la trace de nouveaux éléments essentiels à la plante. C'est par suite d'un perfectionnement de ce genre que la nécessité du fer et du zinc a pu être reconnue.

En résumé, dans l'essai de méthode synthétique que nous avons pris pour exemple, le poids de récolte obtenu est fort peu inférieur au poids maximum qu'il est possible d'atteindre, et le milieu artificiel y est mieux approprié au développement de la plante que les milieux naturels où on la rencontre. Pourtant, outre les éléments dont on a constaté la nécessité, *peut-être* en existe-t-il encore d'autres non moins essentiels; mais la découverte de ces éléments est subordonnée à la possibilité de purifier davantage le milieu qui a servi jusqu'ici aux expériences.

Application de la méthode synthétique aux plantes vertes. — Nous nous sommes borné à développer un seul exemple, en laissant complètement de côté les plantes vertes, parce que la question s'y complique au sujet du carbone d'une question secondaire que nous voulons pour le moment écarter. Il faut dire cependant que la méthode synthétique s'y applique tout aussi bien qu'aux Champignons et que, pour tous les éléments autres que le carbone, elle conduit à des résultats analogues aux précédents.

La température étant convenable, l'air ayant libre accès et donnant ici à la plante non seulement l'oxygène mais encore le carbone, on peut, en partant d'une graine, obtenir une plante complète avec fleurs, fruits et graines nouvelles. Il suffit pour cela de donner aux racines plongeant soit dans du sable calciné arrosé d'eau distillée, soit directement dans de l'eau distillée (fig. 42), les substances suivantes en quantités convenables: un nitrate ou un sel ammoniacal, un phosphate, un sulfate, un sel de potasse, un sel de soude, un sel de chaux, un sel de magnésie, un sel de fer, un sel de manganèse.

On a obtenu ainsi dans l'eau distillée: un plant de Maïs portant 570 graines mûres et pesant sec 750 fois plus que le poids de sa graine; un plant de Sarrasin

pesant 215 fois sa graine; un plant de Haricot portant 6 graines mûres et pesant 60 fois sa graine (1).

Mais en même temps, on comprend bien la rigueur moindre des résultats. Si le zinc, par exemple, n'a pas paru nécessaire, c'est peut-être parce que la graine en contient déjà une petite quantité, suffisante pour alimenter tout le développement, ou plutôt parce que la plante l'a emprunté aux impuretés du milieu nutritif. C'est sans doute ce qui explique aussi que le silicium ne soit pas compris dans cette liste. La plante aura pris ce qui lui est nécessaire au verre du vase ou aux poussières de l'air; car on en trouve 20 à 50 milligrammes dans le plant de Maïs nourri avec un milieu qui n'en contenait pas (fig. 42). Enfin, après avoir admis la nécessité du sel de soude, on a été plus tard conduit à le retrancher. Le sel de chaux a paru jusqu'à présent nécessaire. Il se peut, après tout, qu'il soit indispensable aux plantes vertes sans l'être aux Champignons.

La méthode synthétique conduit donc, pour les grandes plantes vertes, à admettre les éléments suivants : carbone, oxygène, hydrogène, azote, phosphore, soufre, silicium, potassium, calcium, fer, magnésium et manganèse. En ajoutant le zinc et en retranchant la chaux, on retrouverait les 12 corps exigés par les Champignons, et auxquels, en raison de la méthode plus sûre qui y a conduit, nous croyons qu'il faut se tenir pour le moment.

Éléments constitutifs de l'aliment complet. — La conclusion de cette double étude est que l'aliment complet de la plante comprend les 12 éléments suivants :

Carbone,	Phosphore,	Silicium,
Oxygène,	Soufre,	Fer,
Hydrogène,	Potassium,	Zinc,
Azote,	Magnésium,	Manganèse,

avec les réserves et les doutes que nous avons formulés.

Divers modes de répartition de l'aliment. — Connaissant par ces deux

(1) Duhamel, dès 1748, a élevé dans de l'eau de rivière une plante de Fève, depuis la graine jusqu'à maturité des fruits. Plus tard, Th. de Saussure faisait développer les racines dans un sol inerte arrosé avec de l'eau pure et constatait que les plantes ainsi obtenues restaient rudimentaires, mais pesaient pourtant plus que les graines. En adoptant l'un ou l'autre mode de culture, il fallait ajouter à l'eau distillée des composés définis et en constater l'effet sur le poids de la plante obtenue. Les premières expériences décisives dans cette voie sont dues à M. Boussingault.

Adoptant la méthode des sols inertes de Saussure, il fit, en 1855, végéter le Grand-Soleil (*Helianthus annuus*) dans un vase en porcelaine avec du sable, des cendres alcalines, des cendres lavées et du nitre. Le poids de la récolte fut au moins 20 fois plus fort que dans du sable pur. M. G. Ville acheva bientôt de fixer ce progrès en remplaçant les mélanges complexes dont M. Boussingault faisait usage par des sels définis. Il réussit à accroître le poids des récoltes de Blé dans un rapport considérable en ajoutant au sable les sels suivants : nitrate de potasse, phosphates de chaux et de magnésie, sulfate de chaux, chlorure de sodium, oxyde de fer, silicate de potasse.

En 1860, M. Sachs, reprenant la méthode de Duhamel, a réussi à obtenir, d'une graine semée dans de l'eau distillée renfermant divers composés définis, une plante complète, fleurissant et reproduisant à son tour des graines capables de germer. Le plant de Maïs qu'il obtint cette année-là portait 42 graines fertiles et pesait 155 fois plus que le poids de sa graine. Bientôt après MM. Knop, Stohmann et Nobbe ont obtenu, en suivant cette voie, des résultats très satisfaisants, et cette méthode des cultures dans l'eau (fig. 42) est depuis lors d'un emploi général en Allemagne (Sachs : *Physiologie végétale*, p. 154 et suivantes).

Il faut dire cependant que les plantes ainsi obtenues, bien que tout aussi vigoureuses que celles



Fig. 42
(d'après Sachs).

méthodes la composition complète de l'aliment, en ce qui touche du moins la nature des éléments constitutifs, cherchons comment cet aliment est distribué dans les divers cas qui peuvent se présenter. Il y a trois modes possibles. L'aliment peut être tout entier en dehors, ou tout entier en dedans, ou mi-partie en dehors et mi-partie en dedans.

Répartition externe. — L'aliment ne peut pas être absolument tout entier dans le milieu extérieur : car on sait que l'aliment total, même si l'on y joint la température la meilleure, ne suffit pas à faire naître l'organisme ; il faut encore se donner une plante comme point de départ et cette plante contient nécessairement une partie de l'aliment. On approchera le plus possible de cette condition théorique, en prenant la plante sous son plus petit volume, c'est-à-dire à l'état de germe, et en la choisissant telle que ce germe soit le plus petit possible.

C'est ce qui est réalisé, on vient de le voir, dans les cultures artificielles de Thallophytes inférieurs, comme la Levure de bière, les Moisissures, les Bactéries : toutes plantes où le germe échappe aux pesées les plus délicates. S'il mesure, en effet, 0^{mm},001 à l'état humide, et il en existe de plus petits, son poids est d'environ $\frac{1}{2}$ millième de milligramme. Si la récolte est de 25 grammes à l'état sec, le rapport de la plante à son germe est de 50 millions à 1. C'est alors, nous l'avons dit, que la méthode synthétique s'applique dans toute sa rigueur et montre toute sa fécondité. La plante donnée n'intervient dans l'aliment que pour une part qu'on peut dire impondérable, suffisante néanmoins pour concentrer et conserver en elle tout cet ensemble de propriétés héréditaires qui constituent sa nature propre et dont nous avons parlé au début de cet article. On peut dire alors que l'aliment est comme tout entier extérieur à la plante.

Répartition interne. — On peut, au contraire, prendre la plante pour point de départ à un état tel qu'elle se trouve, par suite de sa vie antérieure, posséder déjà dans son corps l'aliment complet. Elle pourra continuer alors de vivre et de se développer, même si le milieu externe ne lui offre aucune des conditions d'aliment nécessaires à sa vie. Il en sera ainsi, par exemple, d'une Cactée volumineuse ou d'une plante aquatique à larges lacunes, qui continue de vivre dans une atmosphère desséchée d'azote. Si l'on ne tenait pas compte de l'état de la plante, de ce qu'elle a condensé et mis en réserve dans son corps l'aliment tout entier qui lui est nécessaire, on pourrait, à la voir vivre dans un milieu stérile, croire qu'elle échappe à la règle posée plus haut. En réalité elle vit conformément à la règle et exige l'aliment complet que nous avons fixé ; mais elle trouve en elle-même cet aliment, elle vit sur elle-même en épuisant peu à peu ses réserves.

Répartition mixte. — Le cas de beaucoup le plus général, le mode habituel de distribution est ce qu'on peut appeler la répartition mixte, où, parmi les éléments nécessaires à la vie, certains se trouvent dans le milieu extérieur, les autres dans le milieu intérieur de la plante.

C'est l'état ordinaire des choses quand on prend pour point de départ une plante en voie de développement dans les conditions naturelles. Cette plante pa-

qu'on obtient dans du sable calciné, du charbon, etc., sont loin d'être comparables aux plantes venues dans les conditions naturelles, ce qui montre qu'on n'est maître encore de d'une partie de la question. Il en est tout autrement, on l'a vu, pour la végétation du Champignon dans l'exemple étudié plus haut.

rait alors n'exiger pour vivre, au moment considéré, que les éléments qui résident dans le milieu externe. Mais ce n'est là qu'une illusion, puisqu'elle trouve les autres dans son corps même et qu'elle va les épuisant peu à peu. C'est pourtant cette illusion que l'on exprime d'ordinaire comme étant la loi générale. En effet, les parties de l'aliment complet qui sont le plus ordinairement situées dans le milieu extérieur, parce qu'elles sont moins faciles à mettre en réserve dans le corps de la plante, sont l'oxygène libre et l'eau. Aussi, quand on cherche à déterminer les conditions du milieu pondérable nécessaires et suffisantes à la continuation de la vie, se contente-t-on toujours de dire, en n'envisageant que le milieu externe : il faut de l'air et de l'eau. Nous savons maintenant que c'est là une façon très incomplète de voir les choses et que ces conditions ne suffisent en général que parce que la plante donnée, à l'état de développement où on la considère, possède déjà dans son corps toutes les autres parties de l'aliment complet.

Il en est de même si l'on considère, non plus la plante développée, pour dire à quelles conditions se continue sa vie manifestée, mais une graine, un tubercule, un bulbe, un rhizome, etc., pour déterminer à quelles conditions ont lieu le réveil de la vie manifestée et les premiers développements de la plante. Sauf l'oxygène libre et l'eau, le corps qui sert de point de départ possède en lui, mis en réserve pendant une époque antérieure, tous les autres éléments que nous avons fixés. Il lui suffira donc, pour passer de vie latente à vie active, qu'on lui complète l'aliment en lui présentant dans le milieu extérieur l'oxygène et l'eau. C'est ce qui fait dire, en général, que pour le réveil de la vie latente il faut et il suffit de ces deux conditions : l'oxygène libre et l'eau.

On a donc pris l'habitude de dire : Pour le passage de la vie latente à la vie manifestée, comme pour l'entretien de la vie manifestée à partir d'un moment donné, il faut et il suffit que le milieu externe pondérable remplisse deux conditions : qu'il fournisse de l'oxygène et de l'eau ; à quoi l'on ajoute de la chaleur, si l'on veut donner toutes les conditions que le milieu extérieur doit remplir.

Cette façon, très simple assurément, d'exprimer les choses repose, nous le savons maintenant, sur une illusion dont il est nécessaire de se dégager sous peine de ne plus apercevoir la loi générale. En effet, ces deux conditions sont loin de suffire dans le premier mode de répartition, si général au début des cultures chez les plantes inférieures, et elles ne sont en aucune façon nécessaires dans le second mode de répartition. Même dans le troisième mode, elles peuvent à un moment donné n'être pas nécessaires, et à un autre moment n'être plus suffisantes. Cette illusion consiste à ne pas tenir compte de l'état où l'on prend la plante et de l'état où on la laisse après l'expérience, en d'autres termes de l'état initial et de l'état final des réserves, ainsi que de leur dépense. Si on s'impose la condition, soit de prendre la plante à un état où elle n'ait pour ainsi dire pas de réserves, à l'état de spore infiniment petite par exemple, soit de la laisser après l'expérience avec exactement autant de réserves qu'elle en avait au début, on voit apparaître dans tous les cas la nécessité de lui fournir, dans le milieu extérieur, l'aliment complet qui a été déterminé plus haut.

Changements amenés dans le mode de répartition de l'aliment par l'âge de la plante. — Au reste, le mode de répartition de l'aliment varie, avec le temps, dans le cours du développement d'une seule et même plante.

Ainsi, à la répartition presque tout extérieure qui préside au début des cultures dans les plantes inférieures, succède bientôt, quand leur corps a pris un certain développement et que des réserves se sont formées en lui, une répartition mixte. Plus tard même, les réserves s'accumulant en certains points renflés du corps (scélérotés, corps reproducteurs, etc.), la répartition devient de plus en plus intérieure, ne laissant en dehors que l'oxygène et l'eau, qui paraîtront seuls indispensables plus tard au développement de ces parties.

Ainsi encore, le second mode de répartition est nécessairement éphémère; car au fur et à mesure de la consommation des éléments mis en réserve, il faudra, pour entretenir la vie, réaliser dans le milieu extérieur la présence d'un nombre toujours croissant de ces éléments, et la répartition deviendra mixte. Ou bien, si l'on attend que tous les éléments internes soient consommés entièrement, la plante ainsi épuisée se retrouvera dans les conditions du germe infiniment petit, et, pour qu'elle revive, il faudra que le milieu extérieur lui fournisse tout d'un coup, comme à ce germe, l'aliment complet. A la répartition tout intérieure succède donc fatalement ou la mort, ou la répartition extérieure.

Enfin, dans le troisième mode, si l'on ne réalise indéfiniment que les deux conditions extrinsèques nécessaires au début, les réserves se consomment sans pouvoir se reformer, et l'on est ramené encore à la distribution complètement extérieure.

On voit, en résumé, que dans le cours de la vie d'une plante quelconque le mode de répartition de l'aliment peut passer par tous les états intermédiaires et atteindre les deux états extrêmes : celui où l'aliment presque tout entier est extérieur, et celui où il est tout entier intérieur.

Pour fixer la nature des éléments nécessaires et suffisants à la vie, nous n'avons donc pas dû nous inquiéter d'abord de leur mode de répartition par rapport à la plante, puisque ce mode est essentiellement variable, et que dans tous les cas l'aliment complet demeure le même, les éléments externes complétant à à tout instant les internes. Dans tous les cas, si l'on veut que la plante, prise avec des réserves, se retrouve à la fin avec ces mêmes réserves, il faut nécessairement lui donner du dehors l'aliment complet.

Forme assimilable des divers éléments de l'aliment complet. — Connaissant la nature des éléments et leurs divers modes de répartition par rapport à la plante, nous devons rechercher maintenant sous quelle forme chacun d'eux doit exister, soit dans le milieu extérieur, soit dans le milieu intérieur, pour pouvoir entrer dans la composition du corps de la plante, pour pouvoir, comme on dit, être *assimilé*.

Forme assimilable des éléments externes. — Considérons d'abord les éléments situés dans le milieu extérieur. Chacun d'eux, non seulement pour pénétrer dans le corps de la plante, mais pour entrer dans sa constitution, ce qui n'est pas la même chose, doit se trouver sous une certaine forme, qu'on appelle sa forme assimilable. Et comme ils peuvent tous être tour à tour ou simultanément extérieurs, il faudra résoudre la question pour chacun d'eux.

La méthode analytique est impuissante, on l'a vu, à résoudre cette question. La méthode synthétique la résout, au contraire, en même temps que celle de la nature même des éléments. Seulement il faudra, dans une série d'essais comparatifs, varier la forme sous laquelle on présente chaque élément à la plante, de

manière à démêler toutes les formes assimilables d'un élément d'avec toutes celles qui ne le sont pas.

Aux plantes non vertes, le carbone peut être présenté sous bien des formes. Le glucose, l'acide tartrique, sont généralement préférables; mais la mannite, le tannin, les acides citrique et malique, la glycérine, l'alcool, l'acide acétique et même l'acide oxalique sont des composés où la plante peut aussi, du moins dans certains cas, puiser son carbone. L'acide carbonique et l'oxyde de carbone, au contraire, ne peuvent donner du carbone à la plante non verte. Si la plante est pourvue de chlorophylle, outre les sources dont nous venons de parler, elle puise du carbone dans l'acide carbonique de l'air, qu'elle décompose sous l'influence combinée de la chlorophylle et des rayons solaires.

L'oxygène est assimilable sous forme gazeuse libre. Il faut faire une exception pour un certain nombre d'organismes, appartenant pour la plupart à la famille des Bactériacées, qui ne peuvent vivre en présence de l'oxygène libre. Devant y revenir plus tard, bornons-nous à citer ici comme exemple le *Bacillus Amylobacter*. La présence de l'oxygène libre est même nécessaire à la vie normale de la plupart des plantes qui peuvent l'assimiler; quelques-unes, comme la Levûre de bière, peuvent cependant vivre assez longtemps sans oxygène libre; elles provoquent alors dans le sucre une décomposition particulière qu'on appelle la fermentation alcoolique. L'oxygène est assimilé aussi à l'état de combinaison soit avec l'hydrogène dans l'eau, soit à la fois avec l'hydrogène et le carbone dans le glucose, soit avec des métalloïdes et des métaux dans les acides et les oxydes minéraux.

L'azote n'est pas assimilé à l'état de gaz libre; il ne l'est pas davantage en combinaison avec le carbone sous forme de cyanogène, ou avec l'oxygène sous forme d'acide nitreux. Il l'est éminemment sous forme d'acide nitrique et d'ammoniaque; en sorte que le nitrate d'ammoniaque est une forme doublement assimilable. Il l'est aussi sous forme de composés complexes, comme l'urée, l'asparagine et les principes albuminoïdes.

L'hydrogène n'est pas assimilé à l'état gazeux libre. Il l'est sous forme d'eau et d'ammoniaque; il l'est encore sous forme de glucose, ou d'autres composés ternaires et quaternaires.

Le phosphore est assimilé sous forme d'acide phosphorique, quel que soit le sel; le soufre sous forme d'acide sulfurique, quel que soit le sel; le silicium sous forme d'acide silicique, dans un silicate soluble. Le potassium et le magnésium sont assimilés sous forme d'oxydes, quel que soit le sel, et aussi sous forme de chlorures. Le fer, le zinc, le manganèse sont assimilés aussi sous forme d'oxydes.

Ainsi, en associant en présence de l'oxygène libre en dissolution dans l'eau les substances suivantes: sucre, nitrate de potasse, phosphate de magnésie, sulfates de fer, de zinc et de manganèse, silicate de potasse, on obtient le milieu complet où une plante pourra se développer.

Forme assimilable des éléments du milieu interne.— Avec les éléments externes ainsi assimilés, la plante forme une réserve plus ou moins durable qui constitue, à un moment donné, la portion interne de son aliment. Cette portion interne présuppose donc une première assimilation des produits de laquelle elle forme une part. Une autre part des produits de cette première assimilation est consommée au fur et à mesure pour la croissance du corps et l'entretien de sa

chaleur. La part économisée, mise en réserve, passe nécessairement à un état non assimilable actuellement. Et pour qu'elle puisse être réemployée plus tard, il faudra l'intervention d'un mécanisme spécial qui la rende de nouveau assimilable au corps de la plante. C'est ce second état qu'on peut désigner sous le nom d'état de maturité des réserves. Tant qu'il n'est pas atteint, c'est en vain qu'on réunit autour de la plante prise à l'état de vie latente et sous leur forme assimilable les éléments externes qui complètent ceux qu'elle renferme déjà et qui constituent avec eux l'aliment complet; la vie ne s'y manifeste pas. Les exemples abondent. Un tubercule de Pomme de terre auquel on donne en automne ou en hiver de l'air et de l'eau, avec le degré de chaleur convenable, ne se développe pas; tandis que quelques mois plus tard, au printemps, ces mêmes conditions suffisent à provoquer son développement. Il n'était pas mûr en automne et en hiver; il est mûr au printemps. Beaucoup de graines sont dans le même cas, et la plante adulte offre souvent le même phénomène. Après la chute des feuilles, son corps aérien entre dans un état de repos qui persiste plus ou moins longtemps malgré des circonstances extérieures favorables. Toutes ses réserves ne deviennent mûres, assimilables qu'au printemps suivant, où les mêmes conditions extérieures qui demeureraient impuissantes tout l'hiver, suffisent maintenant à provoquer sa croissance.

Cet état de maturité des réserves s'acquiert peu à peu sous l'influence du temps, se conserve quelque temps, puis se perd peu à peu (1). Il y a donc ici trois époques et trois états à considérer. L'état de maturité commençante *m*, l'état de maturité finissante *M*, et quelque part entre les deux l'état de pleine et complète maturité *μ*. La détermination de ces trois âges pour la plante qui sert de point de départ est très importante. Car en deçà de *m* et au delà de *M*, c'est en vain que vous lui offrirez les conditions d'aliment extérieur sous la forme la plus assimilable. Au contraire, à l'époque de pleine maturité et autour de cette époque dans un intervalle qui est plus ou moins long suivant les plantes, l'aliment complet est assimilable aussi bien au dedans qu'au dehors; le développement est donc fatalement provoqué, et si tout est au mieux dans la plante et dans le milieu extérieur pour l'aliment et pour la température, il s'accomplit avec son maximum d'énergie.

Quantité utile des divers composés assimilables qui composent l'aliment. — Une question encore nous reste à résoudre. Dans quelle proportion faut-il que les divers éléments, chacun sous sa forme assimilable, entrent dans l'aliment complet?

Pour la portion interne de l'aliment, pour la réserve, cette recherche est sans objet, parce que le mécanisme qui rend la réserve assimilable se réalise assez lentement pour ne dégager l'état assimilable que peu à peu et au fur et à mesure de son emploi. Les choses se règlent ici d'elles-mêmes.

Pour la portion externe de l'aliment, au contraire, cette recherche est très

(1) Par influence du temps, il faut entendre une série de transformations lentes dont nous ignorons le mécanisme et qui amènent peu à peu les matériaux de réserve d'un état non assimilable à un état assimilable. Si nous connaissions ces transformations internes, nous pourrions en accélérer le cours et réaliser à volonté l'état de maturité. Voici par exemple des spores d'un Champignon, d'un *Ascobolus*; impossible de les faire germer quand elles s'échappent du fruit; elles ne sont pas mûres. Avalées par un lapin et légèrement attaquées dans son corps par les sucs digestifs, elles acquièrent leur maturité et germent immédiatement à la sortie du corps dans les excréments. Il serait facile de citer bien d'autres exemples.

importante. Il y a en effet pour chaque élément une certaine quantité de sa forme assimilable telle, que le développement s'opère mieux avec elle qu'avec toute autre quantité plus grande ou plus petite. Au delà et en deçà de cette proportion, le développement marche de moins en moins bien, et enfin il cesse tout à fait si l'élément atteint dans le milieu une proportion trop élevée, à laquelle il devient pour la plante une sorte de poison. La méthode synthétique donne immédiatement ces proportions. C'est ainsi, par exemple, que pour la Moisissure choisie plus haut on a trouvé, après beaucoup d'essais, que la proportion d'eau et de matières solides la meilleure était de 1500 contre 80, et qu'on a déterminé pour chacun des composés assimilables du milieu la proportion inscrite au tableau.

C'est à l'expérience de montrer quelle est, dans chaque cas particulier, la valeur de l'optimum pour chacun des douze éléments du milieu, considéré sous la forme assimilable que l'on emploie.

Action des anesthésiques et des poisons. — Avant de résumer les conclusions de cette étude, il est nécessaire de faire remarquer que certaines causes peuvent empêcher la plante de profiter de l'aliment mis à sa portée, soit momentanément en suspendant sa faculté de croître, soit pour toujours en la tuant. Il faudra donc qu'aucune de ces causes ne soit présente, il faudra savoir les écarter s'il y a lieu, et pour cela il est nécessaire de les connaître.

C'est ainsi par exemple qu'une petite quantité de chloroforme ou d'éther, placée dans l'eau où se trouvent en présence de la Levûre de bière et son aliment sucré, empêche cette Levûre de se nourrir de cet aliment et de se développer. Dès que le principe est évaporé, le développement commence; ce n'était donc qu'un arrêt, une suspension momentanée. Les mêmes substances empêchent non seulement le développement des cellules à l'état de vie active, mais encore le passage de vie latente à vie manifestée; elles arrêtent, tant qu'elles sont présentes, la germination des graines, par exemple, qui s'opère parfaitement dès qu'on les a écartées (1). Ces substances sont appelées des *anesthésiques*.

D'autres principes, même à des doses extrêmement minimes, se comportent comme des poisons énergiques. Il suffira d'en citer un exemple. Dans les cultures de *Sterigmatocystis* dont nous avons rendu compte, si l'on remplace le vase de porcelaine par un vase d'argent, aucun développement ne se produit. Pourquoi? Parce que le liquide artificiel agit sur le métal et produit une très petite quantité de nitrate d'argent, suffisante pour empêcher le développement de la plante. L'analyse du liquide n'y laisse pas, il est vrai, reconnaître de traces d'argent, mais l'analyse ne peut pas apprécier l'argent au-dessous de $\frac{1}{500000}$. Or, pour cette plante :

Le nitrate d'argent est encore vénéneux à la dose de	$\frac{1}{1600000}$	du poids du liquide.
Le chlorure de mercure.	$\frac{1}{512000}$	»
Le chlorure de platine	$\frac{1}{8000}$	»
Le sulfate de cuivre.	$\frac{1}{240}$	»
L'acide sulfurique libre.	$\frac{1}{500}$	»

(1) Claude Bernard : *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, p. 250 et suiv. 1878.

Au-dessous de ces doses, ces mêmes substances se montrent sans aucun effet nuisible (1). La plante est ainsi un réactif d'une sensibilité exquise, permettant d'apprécier la présence de l'argent ou du mercure, par exemple, à une dose où l'analyse est impuissante à la manifester.

Résumé. — Nous avons maintenant envisagé la question sous toutes ses faces et nous pouvons la résumer en quelques mots :

L'aliment complet, suffisant et nécessaire à la plante, comprend douze corps simples. Chacun d'eux, qu'il appartienne au milieu extérieur ou au milieu intérieur, doit se trouver actuellement sous une forme assimilable et en une proportion déterminée.

Si la plante est prise à son état de jeunesse et de développement, si autour d'elle et en elle la chaleur est à son optimum, si autour d'elle et en elle l'aliment est complet, assimilable de tous points et en proportion convenablement réglée dans toutes ses parties, si la continuation de ces conditions favorables est assurée et si leur action n'est empêchée par aucun anesthésique et par aucun poison, la vie s'y manifeste dans toute sa plénitude et la croissance s'y poursuit avec sa plus grande énergie.

ARTICLE II

CE QUE LA PLANTE REÇOIT DU MILIEU EXTÉRIEUR.

Connaissant les conditions d'exercice de la vie, nous devons maintenant en étudier toutes les manifestations externes, c'est-à-dire tous les phénomènes qui, se passant entre la plante et le milieu extérieur, n'exigent pour être compris que les connaissances générales que nous possédons sur la morphologie de son corps et sur les éléments nutritifs du milieu. L'étude des manifestations internes, des phénomènes qui se passent dans les profondeurs du végétal, trouvera sa place naturelle plus tard quand nous aurons étudié la forme intérieure du corps ou sa structure.

Les manifestations externes de la vie comprennent deux catégories de phénomènes que nous exposerons en deux articles distincts. On doit étudier l'action du milieu extérieur sur la plante, chercher tout ce qu'elle reçoit du milieu, établir sa recette : c'est l'objet du présent article. On doit aussi étudier l'action de la plante sur le milieu extérieur, chercher tout ce qu'elle donne au milieu, établir sa dépense : c'est le sujet de l'article suivant. Plus tard viendra le moment de rechercher ce qui se passe à l'intérieur même du corps, son économie interne, d'où résulte à la fois l'explication de la recette et de la dépense.

Analyse du milieu extérieur. — Pour étudier avec ordre toute la série des phénomènes que le milieu ambiant exerce sur la plante et qui se traduisent en elle par une recette, il faut tout d'abord analyser ce milieu.

Le milieu extérieur se compose d'une partie impondérable et d'une partie pondérable. La première comprend la force de pesanteur, ainsi que la radiation solaire qui se traduit par les effets connus sous le nom de chaleur, de lumière

(1) Raulin, *loc. cit.*, p. 205.

et d'énergie chimique. La seconde comprend, d'une part tous les corps non vivants, sous les trois états : gazeux, liquide et solide, qu'ils affectent, d'autre part tous les corps vivants, animaux et plantes autres que la plante considérée. C'est ce que résume le tableau suivant, dont nous allons étudier les diverses parties dans autant de paragraphes :

Milieu extérieur	}	impondérable.	{	Pesanteur.	
				Radiation.	
			Électricité.		
	}	pondérable.	non vivant.	{	gaz.
liquides.					
				solides.	
		vivant.	{	animaux.	
				plantes (autres que la plante considérée).	

§ 12.

Action de la pesanteur.

Divers modes d'action de la pesanteur. — Le corps vivant et massif de la plante est soumis à l'attraction de masse que le globe terrestre exerce sur tous les corps placés à sa surface et qu'on appelle la *pesanteur* : il pèse. Mais, en outre, la pesanteur exerce sur la plante une action toute spéciale qu'il s'agit d'étudier ici.

Si le corps est immobile, la pesanteur en modifie la croissance de manière à placer son axe dans sa propre direction, c'est-à-dire suivant la verticale du lieu, et à le rétablir dans cette direction aussitôt qu'une cause quelconque est venue l'en écarter. C'est une action directrice. Une fois cette direction obtenue et fixée, les ramifications du corps, s'il y en a, échappent ordinairement à l'action directrice de la pesanteur d'autant plus qu'elles ont un rang plus élevé par rapport au tronc primitif.

Si le corps est mobile, la pesanteur peut l'influencer en l'obligeant à se mouvoir de haut en bas ou de bas en haut, suivant la verticale. C'est encore une action directrice, mais qui, ne s'exerçant pas sur la croissance comme la première, doit en être distinguée avec soin.

Ces deux actions sont directes et immédiates. A mesure que le corps immobile croît dans la direction qui lui est assignée par la pesanteur, les parties inférieures ont à supporter une charge toujours croissante. Il faut donc, ou bien que leur résistance augmente dans la même proportion, ce qui exige que de certaines transformations s'accomplissent dans leur profondeur, ou bien que des dispositions spéciales interviennent pour leur permettre de s'appuyer sur des supports solides voisins qui supporteront la charge. Ces transformations internes et ces dispositions externes, toujours d'autant plus marquées que la croissance dure plus longtemps et que le corps atteint une dimension plus élevée et un poids plus considérable, doivent donc être considérées comme des conséquences indirectes et tardives de l'action de la pesanteur. Considérons maintenant tour à tour ces trois sortes d'actions.

Action de la pesanteur sur la croissance. Géotropisme. — Tout le monde sait bien qu'une plante phanérogame quelconque, dans quelque position que sa graine ait germé à la surface du sol, se trouve toujours plus tard dressée verticalement, la tige en haut, la racine en bas. Mais cette même direction se manifeste aussi dans les plantes les plus simples. Que l'on place horizontalement le tube unicellulaire qui constitue le corps d'un *Vaucheria* ou d'un *Mucor*, par exemple, bientôt une moitié se relèvera, l'autre s'abaissera, jusqu'à ce qu'enfin le tube se soit placé verticalement, une moitié se développant vers le haut, l'autre vers le bas. La plupart des plantes de tout ordre sont ainsi sensibles à l'action de la pesanteur; on les dit *géotropiques*. La partie du corps qui se dirige vers le bas, dans la direction de la pesanteur, est douée de *géotropisme positif*, ou positivement géotropique. La région qui se redresse au contraire en sens opposé est douée de *géotropisme négatif*, ou négativement géotropique.

Démontrer que la direction verticale où s'établit et où se rétablit la plante à la suite de sa croissance est bien due à l'action de la pesanteur, est à peine nécessaire. Car il suffit de remarquer que la position de l'axe de croissance des plantes dressées est toujours la même en tous les points de la surface du globe, par rapport à la verticale du lieu, pour en conclure que la force qui produit cette direction doit être dirigée suivant la verticale. Or il n'existe qu'une seule force de ce genre, qui est la pesanteur.

Expériences de rotation. — On possède cependant une démonstration expérimentale de cette causalité. Exécutée dès le commencement de ce siècle (1), l'expérience a été bien souvent reproduite dans ces derniers temps.

Elle consiste en principe à fixer la plante en voie de croissance au bord d'un disque mù rapidement par un mouvement d'horlogerie, de manière à faire 100 à 200 tours par minute. Tout se passe comme si le mouvement de rotation développait une force dirigée suivant le rayon du disque, et cette *force centrifuge* est d'autant plus grande que la rotation est plus rapide. L'expérience montre que cette force agit sur la plante pour la diriger.

Si l'axe de rotation est horizontal, la pesanteur agit successivement et également sur tous les côtés de la plante, et son action s'égalise pour un tour; en d'autres termes, la plante se trouve soustraite à l'action fléchissante de la pesanteur. La force centrifuge agit seule; sous son influence, si l'axe du corps a été placé d'abord suivant la tangente, on voit l'une des extrémités s'infléchir à angle droit et se diriger, en s'accroissant, dans la direction du rayon et en dehors; c'est celle qui dans les conditions ordinaires se tourne en bas. L'autre extrémité s'infléchit aussi dans la direction du rayon, mais en dedans; c'est celle qui dans les conditions ordinaires se dirige en haut.

Si l'axe de rotation est vertical, la plante demeure soumise à l'action de la pesanteur, qui tend à placer son axe verticalement; mais en même temps elle est sollicitée par la force centrifuge qui tend à le placer horizontalement suivant le rayon de la roue. Elle se dirige alors obliquement, suivant la résultante de ces deux forces. De plus, comme la vitesse de rotation de l'extrémité inférieure va croissant à mesure qu'elle s'allonge, et avec elle la force centrifuge qui la solli-

(1) Knight : Philosophical Transactions, 1806, p. 99.

cite, tandis que la pesanteur est constante, cette extrémité se relève peu à peu, de manière à se rapprocher de la direction horizontale. L'extrémité supérieure, au contraire, sollicitée par une force centrifuge décroissante, se redresse de manière à se rapprocher peu à peu de la verticale, qu'elle suit dès qu'elle a atteint l'axe de rotation.

Ainsi quand on soustrait la plante à l'action fléchissante de la pesanteur pour la soumettre à une autre force de même nature, c'est-à-dire ne dépendant comme elle que de la masse des corps qu'elle sollicite, les parties terminales en voie d'allongement obéissent à cette force nouvelle et se dirigent l'une dans le sens de la force, l'autre en sens contraire. Ainsi encore quand on applique à la plante, déjà soumise à la pesanteur, une autre force de même nature, les parties en voie de croissance se dirigent suivant la résultante de ces deux forces, l'une dans le sens de la résultante, l'autre en sens contraire. Il en faut conclure que, puisque dans les circonstances naturelles la pesanteur est la seule force de cette nature qui sollicite la plante, et que la plante se dirige suivant la verticale, une extrémité dans le sens de la force, vers le bas, l'autre en sens opposé, vers le haut, c'est bien la pesanteur qui est la cause de cette direction.

Comment on soustrait la plante à toute force dirigeante de ce genre. —

En modifiant un peu l'expérience précédente, il est facile de soustraire la plante aussi bien à la force centrifuge qu'à la pesanteur. L'ayant fixée au bord d'un disque se mouvant dans un plan vertical, ce qui supprime, comme on l'a vu, l'action fléchissante de la pesanteur, il suffit de donner au disque une vitesse de rotation assez faible pour que la force centrifuge développée soit insensible. Ce résultat est atteint, par exemple, avec une roue de 10 centimètres de diamètre, qui met 20 minutes à faire un tour (1). La plante est alors soustraite à la pesanteur sans être sollicitée néanmoins par la force centrifuge. Si donc aucune autre force n'agit sur elle, ses extrémités en voie de croissance s'allongeront alors simplement dans la direction même où on les a placées en fixant la plante au disque.

Il est très utile dans certaines circonstances de pouvoir considérer une plante dans cet état d'indifférence vis-à-vis de la pesanteur et de toute autre force de même nature émanée du milieu extérieur, et nous aurons à revenir plusieurs fois sur cette expérience.

La flexion géotropique n'a lieu que dans la région en voie de croissance et son maximum coïncide avec le maximum de croissance. —

La courbure géotropique n'a lieu que dans la région du corps actuellement en voie de croissance terminale ou intercalaire (voir § 1). Dès que la croissance est achevée, la région considérée devient insensible à l'action dirigeante de la pesanteur (2). On constate aussi que la plus forte courbure a toujours lieu précisément au point où, au même instant, la croissance est la plus rapide. Au delà et en

(1) J. Sachs : Würzburger medic. phys. Gesellschaft, 16 mars 1872. — Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg I, p. 597, 1874. — *Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg II, p. 209, 1879).

(2) Il faut remarquer pourtant que certaines régions du corps qui ont achevé leur croissance normale dans la position verticale, recommencent à croître si l'on vient à les placer horizontalement : tels sont les nœuds de la tige des Graminées et les renflements de la base des pétioles du Haricot.

delà de ce point, la courbure va diminuant peu à peu jusqu'à s'effacer, comme l'allongement décroît jusqu'à s'annuler. Il en résulte que si l'on connaît pour une région donnée du corps la marche de son allongement du sommet à la base, on connaît en même temps la marche des courbures géotropiques que cette région prendra sous l'influence de la pesanteur, si l'on vient à la placer horizontalement. Inversement, si l'on a trouvé la marche de la courbure géotropique dans une partie du corps placée horizontalement, on peut en déduire la marche de son allongement au même instant.

Le géotropisme se montre donc directement lié à la croissance, et il faut chercher à préciser ce lien. C'est en modifiant la croissance que la pesanteur détermine la flexion.

Le géotropisme est provoqué par la croissance inégale de la face supérieure et de la face inférieure du corps, supposé horizontal. — En effet, mesurons l'accroissement pris, pendant un temps donné, par un membre placé dans la situation verticale, et sur lequel la pesanteur agit dans tous les sens également. Plaçons ensuite ce membre horizontalement et, toutes les autres conditions étant égales d'ailleurs, mesurons son accroissement dans le même temps d'une part sur la face supérieure, d'autre part sur la face inférieure. Ces deux accroissements sont inégaux et c'est cette inégalité qui détermine la courbure.

Si la face supérieure s'accroît plus que la face inférieure, elle devient convexe pendant que l'autre devient concave; la courbure a lieu vers le bas, le membre est positivement géotropique. Si la face supérieure s'accroît moins que la face inférieure, elle devient concave pendant que l'autre devient convexe; la courbure s'opère vers le haut; le membre est négativement géotropique. Si maintenant on compare l'allongement de la face inférieure i , et celui de la face supérieure s avec l'allongement vertical r , on voit que l'accroissement de la face concave est moindre et celui de la face convexe plus grand que l'accroissement normal. Avec $s > r > i$, le géotropisme est positif; avec $s < r < i$, le géotropisme est négatif.

En résumé, que le corps de la plante soit placé verticalement ou horizontalement, ses deux parties antérieure et postérieure en voie de croissance s'allongent sensiblement de la même quantité dans le même temps, toutes choses étant égales d'ailleurs; mais si l'accroissement total est le même, il est tout autrement réparti. Quand le corps est vertical il est le même en tous les points. Quand le corps est horizontal ou oblique, la pesanteur intervient pour le ralentir sur une face et l'accélérer d'autant sur la face opposée, jusqu'à ce que la flexion qui en résulte ait replacé le corps dans la situation verticale. Suivant la région du corps, c'est tantôt la face supérieure et tantôt la face inférieure dont la croissance est ralentie; le géotropisme est négatif dans le premier cas, positif dans le second. Ces deux parties du corps sur les quelles la pesanteur agit en sens inverse peuvent d'ailleurs être très rapprochées l'une de l'autre; dans certains cas, comme dans le tube des *Vaucheria* et des *Mucor*, ce sont les deux portions d'une seule et même cellule.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible d'expliquer par quel mécanisme s'opère l'action modificatrice de la pesanteur sur la croissance. Toujours est-il qu'une théorie du géotropisme devra nécessairement expliquer du même coup le géotropisme positif et le géotropisme négatif, c'est-à-dire montrer

pourquoi la même cause extérieure, agissant sur des parties du corps souvent très voisines et douées de la même structure, bien plus sur deux régions d'une seule et même cellule, y provoque des effets opposés.

L'action de la pesanteur sur la croissance est progressive et douée d'effet ultérieur. Induction géomécanique. — Quoi qu'il en soit, l'action de la pesanteur sur la croissance d'un corps horizontal ou oblique ne se traduit par une courbure qu'après un certain temps. Et de même, l'effet produit par la pesanteur se continue pendant un certain temps après qu'on a soustrait la plante à son action. Considérons, par exemple, une tige couchée horizontalement pendant une heure ou deux et qui commence seulement à se redresser sous l'influence de son géotropisme négatif. Si on la place aussitôt verticalement, elle continue à se courber de plus en plus fortement dans la direction de l'impulsion première (1). Avant toute trace de courbure, si l'on redresse la tige ou si on la soustrait à la pesanteur dans un appareil à rotation lente, on voit se manifester plus tard une flexion dans le sens indiqué.

La pesanteur agit donc lentement et progressivement. L'effet mécanique ne se manifeste qu'au bout d'un certain temps; mais cette manifestation a lieu tout aussi bien si la cause a cessé d'agir au moment considéré que si elle continue son action. Nous retrouverons bien des fois de semblables effets ultérieurs produits par d'autres causes. Ce paraît être une règle générale. Tous les facteurs de la croissance, toutes les causes qui la modifient, agissent lentement et par conséquent ont un effet ultérieur.

Comment expliquer cette persistance de l'effet après la cessation de la cause? Sans doute la cause n'agit pas tout d'abord: elle commence à un certain moment à produire un effet; cet effet va croissant jusqu'à un certain maximum, puis décroît lentement jusqu'à devenir nul. Si l'on réunit tous les phénomènes qui suivent cette marche sous le nom de phénomènes d'*induction*, on dira que le géotropisme est un phénomène d'induction mécanique.

Travail accompli par la pesanteur sur la croissance (2). — On peut se proposer de mesurer la force avec laquelle s'opère la courbure géotropique.

Que cette force soit assez considérable, c'est ce qu'attestent les deux expériences suivantes. On prend un membre doué de géotropisme positif, une racine de germination, par exemple. On la place horizontalement sur une lame de verre en la fixant par sa base. En se courbant vers le bas, à son extrémité, elle appuie sa pointe sur le verre et c'est en soulevant avec effort toute sa portion ancienne, qu'elle arrive à placer verticalement son sommet. En mettant sur la racine un poids assez lourd pour empêcher ce soulèvement et obliger la pointe à continuer de s'accroître horizontalement, on aurait une idée de la puissance de flexion.

Si l'on remplace la lame de verre par une couche de mercure, la pointe s'enfonce dans le mercure en surmontant la résistance que celui-ci oppose en raison de sa très grande densité. Mais aussi la réaction du mercure se fait sentir par le soulèvement et la courbure de la partie ancienne.

Ces deux expériences montrent que la force de flexion est considérable. Es-

(1) J. Sachs: Flora, 1875, p. 524.

(2) J. Sachs: Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg I, p. 447, 1875).

sayons de la mesurer. Sur une poulie très mobile, posons un fil de cocon ayant à chaque bout un morceau de cire molle d'environ un gramme. L'un de ces morceaux de cire, creusé en cuiller, reçoit une goutte d'eau et l'on y pose la pointe d'une racine fixée horizontalement. A l'autre morceau de cire on fixe un cavalier d'étain préalablement pesé. On place le tout sous une cloche dans une atmosphère humide. La racine courbe sa pointe, presse la cuiller de cire et la fait descendre en soulevant le poids de l'autre côté. Une racine de Fève peut soulever ainsi un poids de un gramme. Ce poids de un gramme soulevé ne provoque aucune anomalie de développement dans la racine. Si l'on augmente la charge, la cuiller ne descend plus, mais alors la croissance se trouve modifiée par la pression. Ce ne sont là, et ce ne peuvent être que des mesures approchées; mais elles suffisent à donner une idée du travail minimum accompli par la pesanteur.

Rôle du géotropisme. — En quoi le géotropisme est-il utile à la plante, quel rôle joue-t-il dans l'ensemble de ses fonctions? Il est aisé de voir que ce rôle est considérable. C'est par le géotropisme positif de sa région postérieure et la force de pénétration qui en résulte, que la plante se fixe au sol, pour y puiser une partie de sa nourriture. C'est par le géotropisme négatif de sa région antérieure, que la plante se dresse dans l'air, où elle puise une autre partie de son aliment. Pour atteindre ce double résultat et assurer au corps de la plante sa station verticale, il suffit que le tronc possède énergiquement dans ses deux moitiés ce géotropisme inverse. Il serait inutile, il serait même nuisible que les membres issus de ces deux régions continuassent à en être pourvus au même degré; aussi voit-on la sensibilité à la pesanteur s'affaiblir déjà dans les membres de premier ordre, et s'atténuer rapidement ensuite de manière à disparaître bientôt. Une fois établis en possession du sol et de l'atmosphère par le géotropisme du tronc, ce qui assure le meilleur accomplissement des fonctions qui leur sont dévolues, les membres peuvent donc s'y étaler librement en se développant dans toutes les directions.

En résumé, cette étude sommaire nous a montré que l'attraction universelle exerce une action énergique sur certaines parties du végétal; mais encore et surtout elle nous a fait voir que cette action est l'un des phénomènes les plus nécessaires au développement du corps vivant de la plante, les plus utiles au bon exercice de ses fonctions, et qu'elle se limite aux parties du corps où elle est nécessaire et utile.

Action de la pesanteur sur le mouvement des corps mobiles. Géotactisme.

— Quand le corps de la plante est mobile, la pesanteur exerce parfois une action directe sur son mouvement. Ainsi le corps protoplasmique nu des Myxomycètes, celui du *Fuligo septica*, par exemple, qui vit dans la tannée, sous l'influence de la pesanteur s'élève en grimpant le long des parois verticales humides, en soulevant son poids. Sous l'influence de la force centrifuge, il se dirige, sur le disque vertical tournant, vers le centre de rotation (1). Ce phénomène n'est pas lié à la croissance, et il est nécessaire de le séparer du géotropisme avec lequel il a été jusqu'ici confondu. Appelons *géotactisme* cette sensibilité des

(1) Rosanoff : *De l'influence de l'attraction terrestre sur la direction des plasmodes des Myxomycètes* (Mémoires de la Société des sc. nat. de Cherbourg, t. XIV, 1869).

corps à l'action de la pesanteur. Nous dirons que le plasmode des Myxomycètes est doué de géotactisme négatif, qu'il est négativement géotactique.

Peut-être y a-t-il d'autres corps mobiles où la sensibilité se manifeste en sens inverse, et qui se dirigent vers le bas; leur géotactisme serait positif. Il y en a certainement un grand nombre qui sont dépourvus de cette sensibilité. Peut-être aussi le géotactisme est-il une condition qui préside au géotropisme. On peut croire, en effet, que le protoplasma des cellules en voie de croissance prend sous l'influence de la pesanteur une position déterminée, position qui à son tour gêne ou favorise localement la croissance de la cellule entière. Mais ce n'est là qu'une conjecture et le sujet mérite de nouvelles recherches.

Action indirecte de la pesanteur. — La pesanteur fait encore sentir son action sur la plante d'une manière indirecte. Le végétal, en se développant, prend un ensemble de dispositions spéciales qui tendent toutes à corriger, à contrebalancer l'effet de son poids croissant et à l'empêcher de nuire au bon accomplissement de ses fonctions en détournant son corps de la direction que lui a donné et que tend à lui conserver son géotropisme. Ces dispositions spéciales sont un effet indirect de l'action de la pesanteur.

Nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard, à plusieurs reprises. Bornons-nous ici à signaler celles que l'étude de la forme générale du corps nous a déjà mis à même d'apprécier.

Équilibre de disposition des membres sur le tronc qui les porte. — Dominant toutes les dispositions que prend la plante pour arriver au but que nous venons d'indiquer, il faut signaler la suivante. Le tronc étant placé verticalement par l'action directe de la pesanteur, tous les membres qui se développent sur ses flancs se disposent de manière à égaliser leur charge tout autour de lui, de façon qu'au fur et à mesure de son développement le corps vivant tout entier demeure en équilibre autour de la verticale.

Ce résultat est atteint par la disposition même des membres, telle que nous l'avons fait connaître au § 4. Dans la ramification terminale la dichotomie ou la polytomie, dans la ramification latérale la disposition verticillée, la disposition isolée avec une divergence qui est fraction de la circonférence et la superposition des membres en un certain nombre de rangées verticales également espacées qui en résulte : tout concourt précisément à ce but. Le sympode, qu'il provienne de ramification terminale ou latérale, s'il est hélicoïdes, atteint encore le même résultat. S'il est scorpioides, le but est manqué, il est vrai, pour chaque sympode; mais il faut observer que les sympodes scorpioides se forment d'habitude, non pas directement sur le tronc, mais sur des membres latéraux; de telle sorte que le tronc en porte plusieurs, au moins deux, qui se font équilibre sur lui. L'exception n'est ainsi qu'apparente.

Voilà donc rattachée à sa cause physiologique la règle de position des membres sur le tronc et les uns sur les autres, qui a été étudiée dans la première section de ce chapitre. Nous verrons plus loin comment un certain nombre d'autres dispositions externes, et plus loin encore comment la structure interne elle-même se trouvent déterminées par le besoin de satisfaire à cette condition.

§ 15.

Action de la radiation.

Nous savons déjà que la radiation, dont le foyer principal est le Soleil, exerce sur la plante une puissante action. Une certaine partie de cette radiation est, en effet, nous l'avons vu, indispensable à l'exercice même de la vie; c'est en général l'ensemble des radiations thermiques obscures, les moins réfrangibles, où la vibration est lente et la longueur d'onde considérable; pourtant certaines plantes exigent pour vivre des vibrations plus rapides et lumineuses. Pour n'être pas nécessaires à la vie générale, les autres parties de la radiation totale, comprenant les radiations de moyenne et de grande réfrangibilité, c'est-à-dire les vibrations de moyenne et de grande rapidité, n'en exercent pas moins sur la plante une grande influence, qui se traduit souvent par des phénomènes nutritifs de la plus haute importance.

Divers effets de la radiation. — La radiation solaire qui tombe sur la plante pénètre en partie dans son corps et y est en partie absorbée. Il est évident qu'elle n'agit sur lui que dans la proportion même où elle y pénètre et où elle y est absorbée. Toute la radiation qui est réfléchiée ou transmise est sans action. Or, si nous négligeons certains effets accessoires pour nous en tenir à ce qui est essentiel, nous voyons que la radiation solaire totale, en s'absorbant en partie dans le corps de la plante, y produit trois effets différents: 1° un effet thermique: la température du corps s'élève peu à peu; 2° un effet mécanique: certaines parties du corps de la plante ou même le corps tout entier se trouve déplacé et mis en mouvement; 3° un effet chimique: certaines substances se trouvent décomposées, pendant que d'autres se forment à la suite de combinaisons nouvelles. Ce sont ces trois effets que nous devons étudier successivement, d'abord en eux-mêmes, puis au point de vue de la réfrangibilité des radiations qui les provoquent, au point de vue du mécanisme de leur absorption, enfin au point de vue de l'intensité des radiations efficaces.

L'effet thermique est nécessaire, comme on l'a vu plus haut, et l'ayant déjà étudié sous ce rapport, il nous reste ici peu de chose à en dire. Les deux autres actions, bien que très utiles à la plante, ne sont pas indispensables à sa vie actuelle; elles devront être traitées ici complètement.

1. Effet thermique de la radiation.

Influence de la réfrangibilité. — Abstraction faite de la chaleur communiquée par conductibilité, c'est en absorbant dans la radiation du Soleil ou des sources terrestres les rayons de faible réfrangibilité, qui sont aussi, on l'a vu, les plus chauds, que la plante se procure la chaleur nécessaire à sa vie, qu'elle élève sa température jusqu'au degré favorable et qu'elle l'y maintient.

En général la plante ne réclame, à cet effet, aucun rayon de réfrangibilité plus grande que le rouge extrême. et on peut la faire prospérer en ne lui donnant que

des radiations infrarouges. Par deux moyens on atteindra ce but : 1° En se servant d'une source artificielle assez froide pour ne donner que des radiations infrarouges, c'est-à-dire d'une source dont la température soit inférieure à 600°. C'est le cas lorsqu'on cultive la plante dans une chambre obscure maintenue par un moyen quelconque à une température convenable; 2° en se servant du Soleil ou d'une source artificielle lumineuse, mais en filtrant le faisceau de rayons de manière à arrêter toutes les radiations lumineuses et ultraviolettes pour ne laisser arriver à la plante que les infrarouges. Cette filtration s'opère soit avec une plaque de quartz ou de sel gemme noirci, soit avec une dissolution d'iode dans le sulfure de carbone. Le sulfure de carbone arrête tous les rayons réducteurs des sels d'argent, l'iode tous les rayons lumineux.

L'expérience prouve que d'ordinaire, dans ces conditions, l'effet thermique est entièrement rempli, et que si la plante trouve autour d'elle l'aliment nécessaire, elle prospère aussi bien que dans la radiation totale. Mais on a vu que chez certaines plantes, comme les Fougères et les Hépatiques germantes, l'effet thermique exige pour se produire entièrement le concours de radiations plus réfrangibles, appartenant à la région lumineuse.

Mécanisme de l'absorption. — Le mécanisme de l'absorption de ces rayons peu réfrangibles est facile à comprendre. L'eau les absorbe énergiquement, comme on sait, et les acides végétaux en dissolution dans l'eau (acide citrique, etc.) augmentent encore ce pouvoir absorbant. Le suc cellulaire, qui tient en dissolution de pareils acides ou d'autres corps d'action analogue, est donc doué au plus haut degré de cette faculté absorbante. La membrane et le protoplasma en sont également pourvus. Il en résulte que dès leur passage à travers les couches cellulaires superficielles, les vibrations calorifiques se trouvent fixées dans le corps de la plante.

Influence de l'intensité. — Pour ce qui est de l'intensité de ces radiations, qui se mesure par la température de la plante et par celle du milieu où elle est placée et avec lequel elle se met en équilibre, il suffira de rappeler ici ce qui en a été dit plus haut. Il y a deux intensités limites, au-dessous et au-dessus desquelles la vie s'arrête, et quelque part entre les deux une intensité moyenne la plus favorable, où elle s'exerce dans toute sa plénitude.

Ces trois intensités varient avec la nature de la plante considérée, et il est nécessaire de les connaître pour s'efforcer dans la pratique de se rapprocher toujours de l'optimum. Elles varient aussi avec la nature du phénomène particulier que l'on étudie. Elles n'ont pas la même valeur, par exemple, pour la vitesse du mouvement du protoplasma dans les cellules d'un corps développé que pour la vitesse de croissance de ce corps.

Influence de l'intensité thermique sur la croissance. — Bornons-nous à prendre pour exemple l'un des phénomènes les plus généraux de la vie, la croissance du corps. Voici, pour la croissance de la racine de quelques plantes communes, les valeurs de l'optimum de température :

Lupin et Pois	26°,6
Cresson et Lin.	27°,4
Maïs	33°,5
Melon.	37°,2

La température optima une fois obtenue, il faut s'appliquer à la maintenir constante. Ce serait, en effet, une erreur de croire qu'il suffit de la réaliser en moyenne. Il est clair que deux plantes semblables, l'une maintenue constamment à l'optimum, l'autre soumise à des températures oscillant au-dessus et au-dessous de l'optimum comme moyenne, prendront dans le même temps et dans les mêmes conditions des accroissements d'autant plus inégaux que l'amplitude des oscillations sera plus grande.

Influence d'un échauffement inéquilatéral sur la croissance. Thermotropisme. — Dans ce qui précède nous avons supposé que la radiation calorifique agissait à la fois et également sur tous les côtés de la plante. Le corps poursuit alors sa croissance en ligne droite, dans la direction que lui a imprimée la pesanteur.

S'il n'en est pas ainsi, si la source de radiation est placée latéralement de manière que la plante reçoive plus de chaleur d'un côté que de l'autre, sa croissance sera inégale, et en conséquence elle s'infléchira vers la source, ou en sens contraire, suivant le sens de la différence des températures. Si la plante reçoit la radiation, d'un côté à son optimum d'intensité et du côté opposé à un degré notablement plus élevé ou plus faible, elle devient convexe du côté de l'optimum où elle s'accroît le plus, concave du côté opposé où elle s'accroît le moins, et s'infléchit en fuyant l'optimum. Si les deux températures différentes sont toutes deux au-dessous, ou toutes deux au-dessus de l'optimum, le corps se courbe dans le premier cas vers la température la plus basse, dans le second vers la température la plus haute, toujours vers celle qui est le plus éloignée de l'optimum. Il en est de même si l'une des températures est située au-dessus de l'optimum et l'autre au-dessous, à moins qu'elles ne soient telles précisément que la vitesse de croissance y ait la même valeur, auquel cas le corps ne se courbe pas du tout.

La courbure n'a lieu, bien entendu, que dans la région de croissance, et présente son maximum au niveau où la vitesse de croissance a elle-même son maximum. Au-dessus et au-dessous, elle s'atténue progressivement jusqu'à s'annuler. On peut appeler *thermotropisme* cette propriété de se courber sous l'influence d'un échauffement inéquilatéral et courbures *thermotropiques* les flexions dues à ces différences de température.

Pour obtenir nettement ces flexions, il faut réaliser un écart notable dans les températures des deux côtés du corps, et surtout éliminer avec un appareil à rotation la résistance opposée par le géotropisme, qui tend à maintenir la plante dans la verticale. Quand le corps est fortement géotropique, cette résistance est assez grande pour n'être pas vaincue par une différence de température de plusieurs degrés, et aucune flexion n'a lieu dans ces conditions.

Au lieu d'éliminer l'action de la pesanteur, on peut disposer les choses de manière à ce qu'elle contribue au contraire à manifester le thermotropisme. Il suffit pour cela de renverser le corps dans la verticale, de manière à ce que sa région positivement géotropique, sa racine par exemple, tourne sa pointe en haut. De cette manière, la plus légère flexion provoquée par la différence d'échauffement sera aussitôt accusée et amplifiée dans le même sens par la courbure géotropique vers le bas. Celle-ci, s'opérant toujours dans la direction marquée, comme il

a été dit plus haut, par la différence des températures, manifestera aussitôt l'action de cette différence.

2. Effet mécanique de la radiation.

L'effet mécanique de la radiation est double. — La radiation que la plante s'incorpore exerce sur elle une action mécanique qui se traduit de deux manières différentes. Si le corps est en voie de croissance, la radiation modifie sa croissance. Si le corps a cessé de croître, la radiation y provoque des mouvements déterminés. Ces mouvements affectent le corps tout entier s'il est libre et mobile; ils n'intéressent que ceux de ses membres qui ont conservé quelque mobilité, s'il est fixé; ils sont limités aux protoplasmas des cellules, s'il est entièrement rigide.

Étudions successivement ces deux effets, d'abord en eux-mêmes à l'aide d'une radiation totale d'intensité moyenne; nous chercherons ensuite quels sont dans la radiation totale les rayons vraiment efficaces, et comment le phénomène varie avec l'intensité de ces rayons efficaces.

A. Action de la radiation sur la croissance.

Pour étudier l'action mécanique de la radiation sur la croissance, on peut employer deux méthodes: 1^o exposer la plante à une radiation équilatérale et comparer son accroissement dans ces conditions à ce qu'il est à l'obscurité; 2^o soumettre la plante à une radiation inéquilatérale et observer les courbures qui s'y produisent.

Effet d'une radiation équilatérale. — Pour savoir tout d'abord s'il agit sur la croissance d'autres radiations que les infrarouges nécessaires pour réaliser la température indispensable au phénomène lui-même, il suffit de comparer, toutes choses égales d'ailleurs, l'accroissement acquis par une plante dans la chambre obscure à l'accroissement acquis par cette même plante quand elle est soumise également de tous les côtés à une radiation totale de moyenne intensité.

Son action est retardatrice. — On sait que la croissance en longueur d'un corps multicellulaire comprend deux périodes. Il y a d'abord formation de cellules nouvelles par la segmentation des anciennes; il y a ensuite allongement des cellules récemment formées. Pour la formation des cellules nouvelles, les choses se passent ordinairement en pleine radiation comme dans la chambre obscure. Sur cette phase du phénomène, les radiations autres que les radiations thermiques obscures sont donc habituellement sans action. Au contraire, l'agrandissement des cellules formées s'opère le plus souvent d'une manière bien différente dans les deux cas. L'allongement est plus considérable dans la chambre obscure qu'en pleine radiation. Tout le monde sait bien qu'à l'obscurité la tige d'une plante s'allonge ordinairement beaucoup plus qu'à la lumière. Ce qui est vrai de la tige s'applique, comme on le verra plus tard, à la feuille, à la racine et au corps tout entier des Thallophytes, même quand il est unicellulaire, comme dans les Mucorinées (*Mucor*, *Phycomyces*, *Pilobolus*).

En un mot, les radiations autres que les moins réfrangibles parmi les infra-

rouges retardent et diminuent la croissance; sous leur influence, le corps demeure plus court.

Influence de la réfrangibilité sur l'action retardatrice. — Quelle est, dans l'action retardatrice exercée par la radiation totale, la part qui revient aux rayons des diverses réfrangibilités? Pour le savoir, soumettons des plantes semblables à une radiation équilatérale de moyenne intensité, sous des cloches doubles remplies des diverses substances dont nous avons déterminé plus haut le pouvoir absorbant pour les diverses radiations, et mesurons l'accroissement au bout du même temps. Voici les nombres obtenus de la sorte pour la tige de la Vesce (*Vicia sativa*) et du Cresson (*Lepidium sativum*) (1) :

Réfrangibilité.	Vesce.	Cresson.
Obscur froid (gypse très fin)	52 ^{mm}	61 ^{mm} ,5
Bleu (sulfate de cuivre ammoniacal)	17 ^{mm}	44 ^{mm} ,5
Vert (mélange de bichromate de potasse et de sulfate de cuivre ammoniacal)	25 ^{mm}	»
Jaune (bichromate de potasse)	29 ^{mm}	58 ^{mm} ,5
Rouge (æscorcéine)	26 ^{mm}	»
Obscur chaud (iode dans le sulfure de carbone)	25 ^{mm}	»
Blanc	16 ^{mm}	41 ^{mm} ,8

On voit d'abord que la Vesce est plus sensible à la radiation que le Cresson, puisque sa croissance est diminuée de moitié par la radiation totale, pendant que celle du Cresson n'est diminuée que d'un tiers. On voit ensuite que tous les

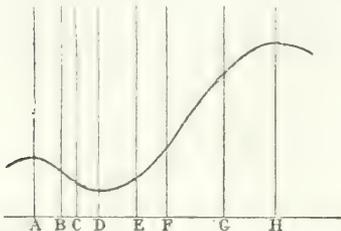


Fig. 45. — Courbe montrant comment varie, avec la réfrangibilité, l'action retardatrice de la radiation équilatérale sur la croissance.

rayons, y compris les infrarouges, ont une action retardatrice sur la croissance; mais cette action est fort inégale. Ce sont les rayons jaunes qui agissent le moins. A partir du jaune l'action va augmentant faiblement vers le rouge et l'infrarouge, où elle atteint un premier et faible maximum. Elle augmente plus rapidement vers le bleu, le violet et l'ultra-violet, où elle atteint un second maximum beaucoup plus élevé. Si sur les divers rayons du spectre pris comme abscisses on élève des ordonnées proportionnelles à l'effet retardateur, on obtient une courbe à deux branches inégales (fig. 45).

En somme, c'est dans la moitié la plus réfrangible du spectre que l'action retardatrice est le plus intense. Isolée, cette partie de la radiation retarde en effet la croissance presque autant que la radiation totale.

On obtient des résultats semblables avec un thalle, même unicellulaire, comme est, par exemple, parmi les Mucorinées celui du *Phycomyces nitens* (2). La loi est générale.

Influence de l'intensité sur l'action retardatrice (5). — Pour apprécier

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, II Theil. (Denkschriften der k. Akademie der Wiss. zu Wien. t. XLIII, 1880). Expériences de MM. Wiesner et Mikosch, *loc. cit.*, p. 10.

(2) Sydney Vines : *The influence of Light upon the Growth of unicellular Organs* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. II, p. 159. 1878.)

(5) Wiesner : *loc. cit.* II, 1880.

l'influence de l'intensité, soumettons des tiges de Grand-Soleil, par exemple, ou de Cresson dans les mêmes conditions à une radiation totale et équilatérale, en les échelonnant à diverses distances de la source, et mesurons leurs accroissements après le même espace de temps.

A partir de la source, on voit l'accroissement diminuer d'abord jusqu'à une certaine distance où il atteint son minimum, puis augmenter de plus en plus à mesure qu'on s'éloigne, jusqu'à prendre enfin la valeur qui correspond à l'obscurité complète. Voici en millimètres l'accroissement pour 12 heures des diverses plantes A, B, C, D, énumérées à partir de la source :

	A.	B.	C.	D.
Cresson	4,8	4,5	5,1	7,2
Grand-Soleil	4,6	5,9	4,2	6,8

C'est donc quand la radiation possède une certaine intensité moyenne qu'elle exerce sur la croissance sa plus grande action. Plus faible ou plus forte, elle agit moins. Il y a ici, comme pour l'effet thermique, un optimum d'intensité, dont il faudra se rapprocher le plus possible dans les expériences, si l'on veut que la radiation exerce sur la croissance toute l'action mécanique dont elle est capable.

La valeur de cet optimum varie d'ailleurs avec la nature de la plante, et c'est une de ses constantes spécifiques. Nous n'avons encore sur ce sujet que quelques données très incomplètes; il y a là toute une série de déterminations à faire.

Influence de la nature de la plante ou de la partie de plante considérée.

— Quand on expose deux plantes différentes à la même radiation équilatérale, on obtient des retards de croissance différents. Il y a pour cela deux motifs. D'abord les deux plantes, ayant chacune un optimum différent, se trouvent être, dans ces conditions, inégalement éloignées de l'intensité qui arrête le mieux leur croissance. Ensuite elles reçoivent réellement de la radiation un retard différent. Pour éliminer la première cause et mettre en évidence l'influence de la nature propre de la plante, on exposera toujours les plantes étudiées chacune à son optimum d'intensité, préalablement déterminé. On les comparera ainsi dans des conditions où elles sont vraiment comparables, et l'on déterminera le retard de croissance propre à chacune d'elles. C'est là encore une des constantes spécifiques; elle mesure ce qu'on peut appeler le degré de sensibilité de la plante (pour sa croissance) à la radiation.

On n'a pas encore de déterminations exactes sur ce point; il y a là toute une série de recherches à faire. On sait seulement qu'il y a sous ce rapport de très grandes différences non seulement d'une plante à l'autre, même entre plantes voisines, mais encore entre les divers membres différenciés d'une seule et même plante, entre sa tige par exemple et sa racine. On sait aussi qu'il y a des plantes ou parties de plante sur la croissance desquelles la radiation n'exerce aucune influence retardatrice, qui croissent tout autant en pleine lumière qu'à l'obscurité.

Utilité pour la plante de l'action retardatrice de la radiation équilatérale. — Pour comprendre l'avantage que la plante retire de l'effet retardateur exercé sur sa croissance par la radiation, il suffit de comparer deux tiges de même espèce et de même âge, développées aux dépens de la même quantité de matériaux de réserve et dans les mêmes conditions de milieu, l'une dans la chambre

obscur, l'autre en pleine lumière. La première est longue, grêle et retombe sans pouvoir se soutenir; la seconde est courte, épaisse et solidement dressée.

C'est la solidité, et une solidité égale dans tous les sens, condition certainement avantageuse et même nécessaire aux développements ultérieurs, qui est ici le résultat utile de l'action mécanique de la radiation. Aussi quand la croissance est rapide et l'action retardatrice très faible, comme dans la Vigne et le Liseron, ou nulle comme dans la Cuscute, etc., la tige, ne pouvant se soutenir d'elle-même, s'accroche à des supports étrangers ou bien s'enroule autour d'eux; elle est grimpante, ou volubile.

Effet d'une radiation inéquilatérale. Heliotropisme. — Ceci bien établi, disposons les choses de manière que la plante reçoive la radiation totale, non plus à la fois et également dans toutes les directions, mais suivant une seule direction latérale. Le côté tourné vers la source et le côté opposé, se trouvant irradiés inégalement, vont s'accroître aussi inégalement. Il en résultera une courbure vers la source, ou en sens contraire, suivant le sens de la différence d'intensité.

Si l'intensité de la radiation incidente est à l'optimum ou au-dessous de l'optimum, ce qui est le cas le plus général, la face irradiée, dont l'allongement est notablement diminué, deviendra concave; la face opposée, dont l'allongement est moins diminué ou même, si le corps est opaque, s'opère comme dans la chambre obscure, deviendra convexe; le corps s'infléchira vers la source, la plante cherchera la lumière, comme on dit. Si l'intensité de la radiation incidente est au-dessus de l'optimum, la face irradiée subira dans sa croissance un retard moindre que dans le premier cas. La face opposée, suivant l'écart entre l'intensité incidente et l'optimum, suivant l'épaisseur et la faculté absorbante du corps, pourra se comporter de trois manières différentes. Si elle est moins retardée que l'autre, la courbure aura encore lieu vers la source. Si elle est retardée exactement autant que l'autre, il n'y aura pas de flexion du tout. Enfin si elle est plus retardée que l'autre, ce qui arrive dans un assez grand nombre de cas où la radiation incidente est très intense, la flexion aura lieu en sens contraire de la source, la plante fuira la lumière, comme on dit.

Pour produire une forte courbure dans un sens ou dans l'autre, il suffit d'une bien légère différence entre les intensités des radiations qui frappent les deux faces opposées. Ainsi, par exemple, un tube sporangifère de *Mucor* ou de *Pilobolus*, ou encore un poil absorbant de *Marchantia*, qui sont de longues cellules minces et transparentes, s'infléchissent fortement sous l'influence d'une radiation latérale, le premier vers la source, le second en sens contraire. L'absorption exercée par la faible épaisseur de la cellule suffit pour établir, entre les radiations qui parviennent aux deux faces opposées et entre les accroissements correspondants, une différence notable d'intensité.

C'est naturellement dans la région de croissance que la flexion est exclusivement localisée. Elle présente son maximum soit au point même où la vitesse de croissance atteint son maximum à l'instant considéré (tige de la Fève et du Grand-Soleil, par exemple), soit du moins dans le voisinage immédiat de ce point, un peu au-dessus (tige du Haricot) ou un peu au-dessous (tige du Cresson) (1).

(1) Wiesner: *loc. cit.*, 1880.

En deçà et au delà, elle va diminuant peu à peu, comme la vitesse de croissance, pour s'annuler enfin avec elle. Il en résulte que si l'on connaît la courbe de croissance, on en peut déduire aussitôt la forme de la flexion, et *vice versa*.

On appelle *héliotropisme* cette faculté qu'ont les corps en voie de croissance de s'infléchir sous l'influence d'une radiation unilatérale, et courbures *héliotropiques* les flexions ainsi provoquées. Quand la courbure a lieu vers la source, l'héliotropisme est dit *positif*; quand elle s'opère en sens contraire, il est dit *négalif*. Suivant l'intensité de la radiation latérale qui la frappe, une même plante ou partie de plante peut d'ailleurs se montrer tour à tour positivement ou négativement héliotropique. Il n'en est pas de même, on le sait, pour le géotropisme, la pesanteur étant une force d'intensité constante.

Quand elle s'exerce ainsi latéralement, de manière à se traduire par une flexion plus ou moins prononcée, l'action de la radiation sur la croissance est un phénomène facile à constater et à mesurer, qui a, depuis bien longtemps, attiré l'attention et excité les recherches (1). On s'est attaché surtout à savoir comment l'héliotropisme varie avec la réfrangibilité et l'intensité de la radiation incidente, avec la permanence ou l'intermittence de l'irradiation, avec la nature de la plante ou partie de plante considérée. On s'est demandé aussi de quelle utilité il est pour la plante, et comment ses effets se combinent avec ceux du géotropisme. Les résultats obtenus avec cette méthode, plus facile et plus sensible, peuvent ensuite être étendus à l'action retardatrice équilatérale. Ceux qui ont été déjà constatés, comme on vient de le voir, par l'étude directe de cette action équilatérale, fourniront une vérification qui justifiera la généralisation des autres.

Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'héliotropisme (2). — En appliquant à des tiges verticales développées dans la chambre obscure et énergiquement douées d'héliotropisme positif (Cresson, Vesce, Saule, etc.), d'une part la méthode spectrale avec un spectre bien pur, d'autre part le procédé des écrans absorbants ne laissant passer que des radiations de réfrangibilité parfaitement déterminée (voir plus haut § 10, p. 84), on est arrivé au résultat suivant.

Les rayons jaunes sont sans action, et, si la plante est suffisamment sensible à la radiation, ils sont seuls sans effet. A partir du vert, la flexion commence; elle va croissant à mesure qu'on avance dans le bleu et dans le violet, et atteint son maximum à la limite du violet et de l'ultraviolet, entre les raies H et I. Elle décroît ensuite lentement dans la région ultraviolette; à l'extrémité de cette région, là où les sels d'argent cessent de noircir, où les substances fluorescentes ne luisent plus, elle se manifeste encore faiblement; elle ne cesse tout à fait qu'un peu plus loin, à une distance ordinairement égale à deux fois la longueur de la bande lumineuse (avec un prisme de quartz).

(1) Les deux grands mémoires que M. Wiesner vient de publier à Vienne sur l'héliotropisme sont de vrais modèles qu'on ne saurait trop recommander à l'attention des physiologistes et des élèves. On y trouvera l'histoire de la question. Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche* : I Theil (Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, t. XXXIX, 1878) ; II Theil (ibid. t. XLIII, 1880).

(2) Gardner : *Philosophical Magazine*, 1844. — Guillemin : *Production de la chlorophylle et direction des tiges, etc.* (Ann. des sc. nat. 4^e Série, t. VII, p. 161, 1857). — Sachs : *Wirkungen des farbigen Lichts auf Pflanzen* (Botanische Zeitung, 1865). — Wiesner : *loc. cit.*, I Theil, 1878.

Dans la région la plus réfrangible du spectre, l'influence de la radiation sur la croissance, traduite ici par la flexion héliotropique, suit donc sensiblement la même marche que son influence sur les sels d'argent et présente son maximum au même endroit. Seulement elle se prolonge plus loin, et il existe, à l'extrémité du spectre, un groupe de rayons assez réfrangibles pour n'agir plus ni sur les sels d'argent, ni sur les substances fluorescentes et qui, pourtant, influencent encore la croissance des plantes. C'est même par cet effet, et seulement par cet effet, qu'ils deviennent accessibles à l'observation ; on les a appelés quelquefois *rayons végétaux*.

Mais ce n'est pas tout. Si du jaune où l'action est nulle, on se dirige vers l'extrémité la moins réfrangible du spectre, une nouvelle flexion commence dans l'orangé, va croissant dans le rouge et dans l'infrarouge jusqu'à un certain maximum, puis décroît et devient nulle, laissant les radiations calorifiques les plus lentes et les moins réfrangibles en dehors de toute action. Ce second maximum de flexion est beaucoup moins élevé que l'autre ; il coïncide sensiblement avec le maximum thermique et change aussi de position avec la nature du prisme. Avec un prisme en sel gemme, il est situé dans la région obscure à une distance du rouge égale à celle qui sépare le rouge du jaune ; avec un prisme de verre, il est ramené dans le rouge. La présence abondante de vapeurs d'eau dans l'air qui, en augmentant l'absorption des rayons thermiques, déplace vers le jaune le maximum de chaleur, déplace de la même manière ce second maximum de flexion et peut même l'annuler.

Les radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre provoquent donc aussi l'héliotropisme, mais beaucoup moins fortement que celles de la moitié la plus réfrangible. Tel est du moins le résultat obtenu avec les plantes qui se montrent le plus sensibles à la radiation, comme la Vesce, par exemple.

Si sur les divers rayons du spectre pris comme abscisses, on élève des ordonnées inversement propor-

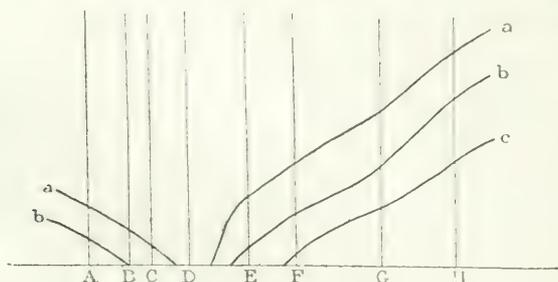


Fig. 44. — Courbes montrant comment varie dans le spectre l'action fléchissante de la radiation : *aa* pour la Vesce, *bb* pour le Cresson, *c* pour le Saule. D'après Wiesner.

tionnelles au temps nécessaire pour que la tige d'une pareille plante commence à s'y infléchir, on obtient une courbe que les rayons jaunes de chaque côté de la raie D séparent en deux branches (a a, fig. 44).

A mesure que l'on s'adresse à des plantes de moins en moins sensibles,

on voit d'abord l'orangé perdre toute action fléchissante, comme dans le Pois ; puis le rouge et en même temps le vert cessent d'agir, comme on le voit pour le Cresson (courbe *bb*, fig. 44) et pour le Lin, où tous les rayons compris entre les raies B et C se montrent inactifs, et où les deux branches de la courbe s'écartent de plus en plus. Enfin l'infrarouge et en même temps le bleu vert deviennent sans effet, ce qui a lieu par exemple pour les jeunes pousses étiolées du

Saule. Le second maximum n'existe plus alors et toute la région la moins réfrangible du spectre, jusqu'à la raie F, est sans action héliotropique; la courbe n'a plus qu'une seule branche (c, fig. 44).

On remarquera que, dans leur marche générale, ces résultats sont conformes à ceux que l'on obtient avec la même plante, la Vesce par exemple, quand on mesure les retards de croissance provoqués chez elle par des irradiations équilatérales de diverse réfrangibilité. Il y a pourtant une différence. Les rayons jaunes, on l'a vu, ont une action retardatrice faible, il est vrai, mais très sensible. On ne leur a pas trouvé jusqu'ici d'action fléchissante. Toutefois, en voyant les rayons orangés, verts, rouges se montrer successivement sans action à mesure qu'on s'adresse à des plantes de moins en moins sensibles, on est autorisé à croire que sur des plantes plus sensibles encore que la Vesce on réussirait à manifester aussi dans les rayons jaunes une action héliotropique. La brèche disparaîtrait alors dans la courbe aa, figure 44, qui deviendrait continue comme celle de la figure 45. Toujours est-il que, sur une plante donnée, la méthode indirecte de l'héliotropisme se montre moins sensible que la méthode directe des retards de croissance. Il suffit, pour s'en assurer, de comparer les courbes figure 45 et aa, figure 44, qui s'appliquent toutes deux au *Vicia sativa* (1).

Sur les plantes ou parties de plante dont l'héliotropisme est négatif dans les conditions d'intensité où l'on opère, la flexion en sens inverse de la source est influencée par les rayons de diverse réfrangibilité absolument de la même manière que l'héliotropisme positif. On s'en assure facilement avec les racines de *Sinapis alba* et d'*Hartwegia comosa*, par exemple, soumises à une radiation de moyenne intensité.

En résumé, l'action fléchissante de la radiation, et en général l'action retardatrice de la radiation sur la croissance, se montre une fonction assez compliquée de la réfrangibilité ou de la longueur d'onde. Nulle pour les très grandes longueurs d'onde, pour les vibrations qui se propagent dans la chambre obscure, par exemple, l'action va d'abord croissant à mesure que la longueur d'onde décroît, passe par un maximum quelque part à la limite du rouge, décroît ensuite, passe par un minimum dans le jaune moyen, croît de nouveau plus rapidement que la première fois, atteint un maximum beaucoup plus élevé quelque part à la limite du violet, décroît de nouveau et enfin redevient nulle.

On voit encore que les radiations les plus réfrangibles de la région infrarouge

(1) Non seulement les rayons jaunes sont absolument dépourvus d'action fléchissante, mais leur présence dans un mélange de radiations diverses paraît gêner l'action fléchissante des radiations efficaces. Ainsi par exemple, dans une radiation contenant à la fois le rouge, l'orangé et le jaune, comme celle qui traverse une dissolution de bichromate de potasse, les tiges se courbent beaucoup plus lentement que dans une radiation rouge de même réfrangibilité.

C'est ce qui explique pourquoi les plantes se courbent moins vite dans la radiation totale, que dans une radiation ne contenant que les rayons de la moitié la plus réfrangible du spectre, sous une cloche double non remplie, par exemple, que sous une cloche double remplie de la solution cupro-ammoniacale. Il semble donc que, sous l'influence des rayons jaunes, la tige entre dans des conditions mécaniques défavorables aux flexions héliotropiques.

On voit aussi par là combien la méthode des écrans absorbants peut conduire à des résultats erronés. C'est en effet pour n'avoir pas observé d'action derrière la dissolution de bichromate de potasse, que M. Sachs a été conduit à refuser, contrairement aux expériences pourtant si précises de Guillemin, toute action sur la croissance à la moitié la moins réfrangible du spectre.

et les moins réfringibles de la région lumineuse exercent sur la plante une double action : elles élèvent sa température et retardent sa croissance.

Influence de l'intensité de la radiation sur l'héliotropisme (1). — Pour étudier l'influence de l'intensité de la radiation latérale sur l'héliotropisme, on applique la méthode générale indiquée au § 10, page 86. La plante, développée à l'obscurité, est soumise dans la chambre obscure à la radiation latérale d'une source artificielle constante, d'une flamme de gaz valant 6 bougies, par exemple. On la place successivement à diverses distances de cette source et l'on mesure chaque fois l'effet produit. Si l'on prend pour unité l'intensité de la radiation à 1 mètre de cette source, l'intensité à une distance quelconque est donnée chaque fois en divisant l'unité par le carré de cette distance.

Quant à l'effet produit, il se mesure chaque fois de deux manières : 1^o par l'inverse du temps nécessaire à la première manifestation de la flexion héliotropique ; 2^o par la valeur définitive de l'angle que fait l'organe avec la verticale, valeur qui est obtenue après 4 heures d'exposition avec une plante très sensible, comme le *Vicia sativa*.

Voici, par exemple, les résultats d'une expérience faite avec le *Vicia sativa*.

Distances	Intensités	Temps de flexion	Angles de flexion
0 ^m ,1	100	5 40 ^m	50 ^o
0,2	25	2 15	40 ^o
0,5	4	1 55	44 ^o
1,0	1	1 50	55 ^o
1,5	0,44	1 10	90 ^o Maximum
2,0	0,25	1 50	60 ^o
2,5	0,16	2 10	50 ^o
5,0	0,11	2 40	45 ^o

Comme on le voit déjà par cette expérience, à mesure que l'intensité diminue, l'effet héliotropique augmente d'abord lentement, puis de plus en plus vite, passe par un maximum, puis décroît très rapidement. En soumettant la plante à des intensités plus fortes et à des intensités plus faibles que les précédentes, on parvient, d'un côté comme de l'autre, à une limite où tout effet héliotropique disparaît. Avec les intensités comme abscisses et les angles définitifs comme ordonnées, on peut construire une courbe qui donne la marche de l'héliotropisme en fonction de l'intensité; elle ressemble à la courbe des températures (fig. 40).

Ainsi donc la flexion ne commence qu'à partir d'une certaine intensité faible; elle croît ensuite avec l'intensité pour acquérir son maximum à une certaine intensité moyenne, à partir de laquelle elle décroît à mesure que l'intensité augmente, jusqu'à devenir nulle pour une certaine intensité forte.

Suivant les plantes, les deux limites inférieure et supérieure entre lesquelles s'étendent toutes les intensités efficaces, ainsi que l'intensité optima, en d'autres termes la largeur et la hauteur de la courbe, ont des valeurs notablement différentes. On en jugera par les nombres suivants :

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Theil, p. 145, 1878.

	Limite inférieure	Optimum.	Limite supérieure.
<i>Vicia sativa</i> au-dessous de	0,008	0,44	204
<i>Lepidium sativum</i>	0,008	0,25	816
<i>Pisum sativum</i>	0,008	0,11	210
<i>Faba vulgaris</i>	0,012	0,16	125
<i>Phaseolus multiflorus</i>	0,008	0,11	125
<i>Helianthus annuus</i>	0,027	0,16	550
<i>Salix alba</i> (rameau)	1,560	6,25 au delà de	400

Il s'agit, dans tous les cas précédents, de l'héliotropisme positif. L'héliotropisme négatif est soumis à la même loi; pour lui aussi il y a deux limites d'intensité et, quelque part entre les deux, un optimum. Ainsi, pour la tige hypocotylée du Gui, la limite inférieure des intensités actives est 22; elle est un peu au-dessus de 4 pour les racines de *Sinapis alba* et d'*Hartwegia comosa*.

C'est toujours à cet optimum d'intensité qu'il faudra exposer une plante pour étudier son héliotropisme dans toute son énergie. Si l'on veut comparer diverses plantes sous le rapport de leur énergie héliotropique, il faudra les placer chacune à son optimum; c'est seulement alors qu'elles seront comparables.

On voit que l'influence de l'intensité sur l'héliotropisme suit la même marche que sur le retard de croissance (1). Dès lors il est permis d'appliquer à l'étude de l'action retardatrice de la radiation sur la croissance tous les résultats des mesures héliotropiques, beaucoup plus nombreuses et plus précises jusqu'à présent que les mesures directes des retards de croissance.

Emploi des plantes comme photomètres différentiels (2).— Il résulte de ce qui précède qu'à l'aide de plantes très sensibles à la radiation, il est possible de comparer les intensités de deux sources semblables, ayant même spectre, avec plus d'exactitude qu'avec les meilleurs photomètres.

Prenons deux sources de même nature supposées parfaitement égales et vérifiées telles avec le photomètre Bunsen. Exactement au milieu de la distance qui les sépare, plaçons une tige très sensible, développée à l'obscurité, une tige de *Vicia sativa*, par exemple. Elle devrait rester verticale. Au contraire, nous la voyons s'incliner peu à peu vers l'une des flammes. Les deux sources n'étaient donc pas égales et le sens de la flexion indique la plus active. En cherchant le point où l'action héliotropique est nulle, on aura, par le rapport inverse des carrés des distances, le rapport réel des deux intensités. En général il faut déplacer la tige d'un côté ou de l'autre de 4 à 6 millim. pour obtenir sa verticalité; ce qui donne l'erreur moyenne du photomètre Bunsen.

Influence de la nature spécifique de la plante sur l'héliotropisme. — Des plantes différentes, soumises à une radiation latérale de même nature et de même intensité, prennent au bout du même temps dans le même membre des courbures différentes. Cela tient d'abord à ce que l'intensité commune à laquelle

(1) Il y a une petite différence cependant, et qui se comprend bien. Dans les organes très sensibles à la radiation (tiges de *Vicia sativa*, de *Lepidium sativum*, etc.), la limite supérieure pour l'héliotropisme a été trouvée un peu plus élevée que la limite supérieure pour le retard de croissance; en d'autres termes, une radiation assez intense pour arrêter complètement la croissance provoque encore une flexion héliotropique. Dans les organes moins sensibles (tiges de *Pisum sativum*, *Phaseolus multiflorus*, etc.), la première limite est au contraire située un peu plus bas que la seconde. (Wiesner: *loc. cit.*, I Theil, p. 180.)

(2) Wiesner: *loc. cit.*, I Th., p. 185.

elles sont exposées se trouve pour chacune d'elles différemment éloignée de l'optimum héliotropique qui lui est propre. Pour faire disparaître cette première cause d'inégalité et ramener les plantes à être vraiment comparables, il faut exposer chacune d'elles à son optimum particulier.

Cela fait, on observe encore dans les courbures une différence, qui dépend cette fois uniquement de la différence de nature spécifique des plantes considérées. Il en est où l'effet est très prompt et la courbure définitive très intense, comme la tige de la Vesce, d'autres où l'action est très lente et la flexion définitive très faible, comme la tige du Saule, d'autres enfin où aucune flexion n'a lieu et qui se montrent totalement dépourvues d'héliotropisme, comme la tige de la Cuscuta. L'énergie héliotropique d'un membre est donc très variable d'une plante à l'autre, et la différence peut être très grande même entre plantes très voisines. Ainsi, par exemple, il faut pour commencer à courber la tige : 1^h 10^m pour la Vesce, 4 heures pour le Pois, 16^h 50^m pour la Fève. Le tube sporangifère est fortement héliotropique dans les *Mucor*, *Pilobolus*, etc. ; il ne l'est pas du tout dans les *Rhizopus*, *Mortierella*, etc. L'énergie héliotropique d'un membre déterminé, qui est une des constantes spécifiques de la plante et qui mesure dans ce membre la sensibilité de la plante à la radiation, devra donc toujours être déterminée directement, jamais par analogie.

La grandeur et souvent même le sens de l'héliotropisme varient d'ailleurs d'un membre à l'autre dans un corps différencié. Ainsi, par exemple, la Vesce est douée dans sa tige d'un fort héliotropisme positif, dans sa racine d'un faible héliotropisme négatif.

Ici encore, dans tous les points qui sont connus de part et d'autre, nous constatons une entière conformité entre les observations héliotropiques et la mesure directe des retards de croissance. Pour une plante donnée, considérée bien entendu dans le même membre, les deux constantes spécifiques se confondent. Il est donc permis de transporter à l'action retardatrice spécifique de la radiation équilatérale tous les résultats, jusqu'ici beaucoup plus nombreux et plus précis, obtenus par l'étude de l'héliotropisme spécifique.

Utilité de l'héliotropisme pour la plante. — Quand une plante verticale est exposée à une radiation latérale, son héliotropisme a pour résultat d'amener son corps dans la direction du rayon incident ; après quoi, la croissance continue en ligne droite. Or, c'est justement dans cette direction que le corps reçoit le moins possible la radiation incidente, et qu'il se trouve, par conséquent, le moins possible retardé par elle dans sa croissance. Le résultat de l'héliotropisme est donc favorable à la croissance. Et comme ce sont précisément les rayons les plus actifs pour l'héliotropisme, par leur nature et par leur intensité, qui retardent le plus activement la croissance, on voit qu'il y a là une régulation de la radiation par la radiation, une régulation automatique toute à l'avantage de la croissance de la plante.

Comment on soustrait la plante à l'action fléchissante de la radiation inéquilatérale. — Il est très facile de soumettre une plante en voie de croissance, même très héliotropique, à l'action d'une radiation unilatérale même à l'optimum d'intensité, en empêchant toute flexion de se produire. Il suffit de poser la plante dans son vase de culture sur un plateau horizontal qui tourne

lentement autour d'un axe vertical au moyen d'un mouvement d'horlogerie. Pendant la durée d'une rotation, l'action unilatérale de la source s'exerce successivement sur tous les côtés du corps et par conséquent s'égalise. Aucune flexion ne peut donc se produire, et la croissance du corps est simplement retardée comme s'il était irradié également de tous les côtés à la fois.

Dans toutes les mesures des retards de croissance, où l'on a toujours affaire, que la lumière employée soit artificielle ou naturelle, à une irradiation inéquilatérale et où il est nécessaire, cependant, d'interdire les flexions, il est indispensable de disposer toujours la plante en expérience sur l'appareil à rotation horizontale.

L'action de la radiation sur la croissance et notamment l'héliotropisme est un phénomène progressif. Induction photomécanique (1). — La radiation ne produit pas aussitôt qu'elle tombe sur la plante en voie de croissance, l'effet mécanique qui lui appartient. Cet effet met un certain temps à se manifester, grandit peu à peu, atteint un maximum, puis diminue progressivement jusqu'à s'annuler. Ainsi, dans le *Vicia sativa*, dont la tige compte parmi les plus sensibles, c'est seulement après une heure dix minutes d'exposition à l'optimum d'intensité que le retard de croissance, accusé par la flexion héliotropique, commence à s'apercevoir.

Par contre, si l'on supprime tout à coup la radiation active, l'effet mécanique produit par elle continue d'abord à se développer comme si elle était présente, et ce n'est que petit à petit qu'il s'efface ensuite et disparaît. Exposons une tige de Fritillaire à une radiation unilatérale jusqu'à ce qu'elle commence à s'infléchir vers la source : puis, disposons-la sur le disque horizontal tournant pour la soustraire à toute action fléchissante ultérieure. La flexion héliotropique continue de s'y développer dans la direction où elle a commencé (2). Exposée à la radiation d'une flamme de gaz à l'optimum d'intensité, une tige de Haricot ne présente encore aucune courbure après une heure, une tige de Fève après trois heures. Recouvrons alors la plante d'un récipient obscur. Deux heures après, chez l'une et l'autre plante, la tige a pris une forte courbure vers la source. Il en est de même pour un grand nombre d'autres végétaux ; le fait est général.

Après une heure d'irradiation unilatérale et avant toute trace de flexion, retournons la tige du Haricot de 180° de manière à faire agir la source en sens inverse. Une heure et demie après ce retournement, nous verrons la flexion héliotropique se manifester en sens opposé de la source, se développer et prendre en définitive la même valeur que celle d'une plante témoin placée à l'obscurité au moment où l'autre est retournée. Ainsi, l'action actuelle de la radiation n'exerce aucune influence sur l'effet de la radiation antérieure, qui se développe comme si elle n'existait pas. Il est, dès lors, probable que lorsque la plante demeure exposée à la radiation pendant longtemps, et toujours dans le même sens, l'action actuelle ne s'ajoute pas à l'action ancienne. Et en effet, une troisième plante laissée en place pendant qu'on retourne la première et qu'on obscurcit la seconde, ne prend pas au bout du même temps une courbure plus grande que les deux autres.

On voit donc que les choses se passent pour la radiation comme pour la pesan-

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Th., p. 201.

(2) Müller : *Flora*, 1876, p. 68.

teur. Si l'on appelle phénomènes *induits* tous ceux qui suivent cette marche progressive et qui présentent un effet ultérieur, on dira que l'action retardatrice de la radiation sur la croissance, et notamment l'héliotropisme positif qui n'en est qu'un cas particulier, est un phénomène d'*induction photomécanique* (1).

Héliotropisme induit par une irradiation intermittente (2). — Puisque, dans une radiation continue, une fois que l'héliotropisme est induit, toute radiation nouvelle n'agit pas plus que l'obscurité, on doit se poser la question suivante : quelle est la plus petite quantité de radiation nécessaire pour provoquer une flexion héliotropique déterminée ? Pour y répondre, il faut soumettre la plante à une irradiation intermittente à l'optimum d'intensité, en diminuant les temps d'éclairement et augmentant les temps d'obscurité, jusqu'à ce que les choses se passent pour cette plante dans cette lumière intermittente comme pour une plante témoin dans la lumière continue.

Dans la radiation continue, il faut vingt-cinq minutes d'exposition pour que la tige du Cresson se courbe ensuite à l'obscurité. Pour la Vesce, le temps d'induction dans la lumière continue est de trente-cinq minutes. Pour produire sur ces deux plantes le même effet, dans le même temps, avec une radiation intermittente, il suffit que les illuminations durent une seconde et les éclipses deux secondes. L'impulsion donnée pendant une seconde se continue pendant les deux secondes suivantes avec la même force, que la plante soit à la lumière ou à l'obscurité. Pour induire l'héliotropisme dans le Cresson et la Vesce, il suffit donc que la radiation intermittente agisse pendant le tiers du temps nécessaire à la radiation continue : huit minutes vingt secondes pour le Cresson, onze minutes quarante secondes pour la Vesce. En d'autres termes, quand la radiation est continue, les deux tiers de son temps d'action sont inutiles.

L'étude expérimentale de ce mode d'action de la radiation sur la croissance, qui la caractérise comme une fonction du temps, c'est-à-dire comme un phénomène d'induction, n'a été faite jusqu'ici que par la méthode des courbures héliotropiques. Il est nécessaire que l'on étudie aussi à ce point de vue le retard de croissance, en l'induisant soit par une radiation continue, soit par une radiation intermittente.

Action simultanée de la pesanteur et de la radiation sur la croissance. Combinaison du géotropisme et de l'héliotropisme (5). — La radiation et la pesanteur modifient toutes deux la croissance, et par conséquent, si leur action est inéquilatérale, elles provoquent toutes deux des courbures dans les diverses régions du corps. Comment lorsqu'elles agissent ensemble, comme c'est le cas dans les conditions naturelles, ces deux causes combinent-elles leurs effets ?

Le plus souvent elles s'exercent en sens inverse sur la même partie du corps, qui est à la fois négativement géotropique et positivement héliotropique, comme

(1) Par comparaison avec la combinaison bien connue du chlore et de l'hydrogène sous l'influence de la lumière, phénomène également progressif et pourvu d'effet ultérieur que MM. Bunsen et Roscoe ont nommé *induction photochimique*. Cette comparaison et la dénomination qui en résulte ne s'appliquent d'ailleurs qu'à la marche des choses, et ne fournissent aucune explication du phénomène. Il faudra seulement que toute explication de l'action de la radiation sur la croissance, explique en même temps la marche du phénomène et son effet ultérieur.

(2) Wiesner et Stöhr : *loc. cit.*, II Th., p. 25, 1880.

(5) Wiesner : *loc. cit.*, I Th., p. 201.

la plupart de tiges, ou au contraire positivement géotropique et négativement héliotropique, comme la plupart des racines. Elles agissent d'ailleurs chacune avec son énergie propre et cette énergie est souvent très différente. Prenons quelques exemples.

Irradiée latéralement à l'optimum d'intensité, une plantule de Fève incline sa tige à 45° vers l'horizon; elle la relève si on la rapproche ou si on l'éloigne de la source. Ici le géotropisme négatif et l'héliotropisme positif ont une énergie sensiblement égale, ils combinent leurs effets et c'est suivant la résultante que la tige se dirige.

Il en est tout autrement dans la Vesce. Sa tige se place horizontalement dans la direction même de la source, et cela, non seulement à l'optimum d'intensité, mais encore aux deux limites extrêmes. Le géotropisme très faible paraît avoir été complètement vaincu par l'héliotropisme très énergique. On arrive au même résultat par une autre méthode, qui permet en même temps de manifester l'existence de ce faible géotropisme. On expose simultanément à une radiation unilatérale une tige de Vesce ou de Cresson, verticale et immobile, soumise à la pesanteur, et une autre tige de la même plante tournant lentement dans un plan vertical disposé perpendiculairement aux rayons incidents et soustrait ainsi, comme on sait, à l'action fléchissante de la pesanteur. A l'optimum d'intensité et dans de larges limites en deçà et au delà, il n'y a aucune différence ni dans la rapidité, ni dans la quantité de flexion de ces deux tiges. Le géotropisme est donc encore complètement annulé par l'héliotropisme. Mais si l'on se rapproche des deux limites, on voit la flexion être notablement retardée et amoindrie dans la tige soumise à la pesanteur. A ce moment, le géotropisme fait sentir son action et la combine à celle de l'héliotropisme affaibli.

Le Grand-Soleil se comporte en sens inverse de la Vesce et du Cresson. Ici c'est le géotropisme qui est très fort et l'héliotropisme qui est très faible. Il en est de même, comme on le verra plus tard, dans les plantes volubiles.

On obtient le même résultat avec un membre doué à la fois d'héliotropisme négatif et de géotropisme positif, avec une racine de Moutarde ou de Cresson, par exemple. Dans la plante qui tourne vis-à-vis de la source dans un plan vertical, la flexion de la racine est plus rapide et plus forte que dans la plante immobile. A une distance de la flamme où celle-ci ne s'infléchit plus, la première se courbe encore énergiquement.

Il résulte de ce qui précède que pour mettre en évidence un héliotropisme faible dans un membre fortement géotropique, ou un géotropisme faible dans un membre fortement héliotropique, il faudra affaiblir beaucoup et mieux encore annuler la force prédominante antagoniste. On élimine, comme on sait, l'héliotropisme seul en mettant la plante à l'obscurité, ou en la faisant tourner vis-à-vis de la source autour d'un axe vertical. On élimine, comme on sait, le géotropisme seul en faisant tourner le corps autour d'un axe horizontal disposé dans la direction des rayons incidents. De là le fréquent emploi des appareils à rotation dans ce genre de recherches.

Comment on soustrait une plante à la fois à l'action fléchissante de la pesanteur et à celle de la radiation. Clinostat. — Il est nécessaire, dans certaines circonstances, de pouvoir observer la plante soustraite à la fois à l'action

fléchissante de la radiation et de la pesanteur, à l'héliotropisme et au géotropisme. On pourra de la sorte rechercher, par exemple, s'il n'existe pas d'autres causes modificatrices de la croissance, capables de produire des flexions quand elles agissent d'un seul côté, causes qui dans les circonstances naturelles se trouvent en général masquées par l'influence prépondérante de la pesanteur et de la radiation.

Rien n'est plus facile. Si la plante ne souffre pas de la privation de lumière, il suffit de la faire tourner lentement dans la chambre obscure autour d'un axe horizontal. Si la plante a besoin de lumière pour se maintenir en bon état, il faudra disposer l'appareil à rotation verticale de manière que la source soit située dans le plan de rotation. Devant une fenêtre, par exemple, l'axe horizontal de rotation sera dirigé parallèlement à la fenêtre. Il est clair que dans un tour complet qui dure, par exemple, vingt minutes, la pesanteur et la radiation s'exercent alors successivement et également sur tous les côtés du corps et égalisent leur action inductive de manière à ne produire aucune flexion. Un appareil ainsi disposé, où les flexions géotropiques et héliotropiques sont à la fois supprimées, s'appelle un *clinostat* (1).

En l'absence de toute autre cause fléchissante, une plante placée dans le clinostat continue de croître dans la direction même où on l'a tout d'abord disposée.

Induction successive géotropique et héliotropique (2). — Puisque l'effet de la radiation actuelle, ni ne s'ajoute à l'effet induit par la radiation antérieure s'il est de même sens, ni ne s'en retranche s'il est de sens contraire, il est probable qu'il en sera de même si l'on fait agir la pesanteur sur une plante en cours d'induction héliotropique, ou la radiation sur une plante en cours d'induction géotropique. L'expérience a montré qu'il en est bien ainsi, même quand la plante, préalablement induite par une force, est soumise à l'action de l'autre force dans les conditions où celle-ci possède toute sa puissance. La force actuelle agit sur la croissance de manière à engendrer plus tard un effet qui se traduira, à son tour, quand l'effet de la cause ancienne se sera entièrement développé. Ainsi les impulsions successives et isolées de la radiation, de la pesanteur, puis de nouveau de la radiation, etc., se manifestent toujours indépendamment sans s'ajouter, ni se retrancher.

Prenons un exemple. On place horizontalement pendant une demi-heure une tige de Grand-Soleil, plante très géotropique et peu héliotropique. Puis, avant toute flexion géotropique, on la redresse et on l'expose du côté de la face inférieure à une radiation latérale d'intensité optimum. Sous l'influence ancienne de la pesanteur, la tige s'infléchit d'abord énergiquement en sens contraire de la source, comme si celle-ci n'existait pas. Plus tard seulement elle se redresse, puis enfin se penche vers la source, lorsque l'effet produit par la pesanteur se trouve complètement épuisé.

(1) Sachs: *Ueber Anschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachstums* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. II, p. 209, 1879).

(2) Wiesner et Ambronn: *loc. cit.* I Th., p. 201 et suiv. 1878.

B. Action de la radiation sur la plante développée. Phototactisme.

Non seulement la radiation modifie la croissance, mais elle exerce encore un effet mécanique sur les corps qui ont cessé de croître. Sans doute cet effet se produit quand la radiation est équilatérale, mais il nous échappe alors complètement, parce qu'il ne se traduit par aucun changement de forme ou de position qu'on ait pu observer jusqu'ici. Il ne se manifeste que sous l'influence d'une radiation unilatérale. Des deux méthodes d'investigation employées pour étudier la croissance, il ne nous reste que la seconde.

Étudions donc l'effet d'une irradiation unilatérale de faible intensité, d'abord sur les corps libres et mobiles, puis sur les corps fixés.

Effets de la radiation unilatérale sur les corps libres et mobiles. — Si la plante est libre et mobile, l'influence de la radiation se traduit d'abord par une orientation déterminée de son corps par rapport à la direction du rayon incident, et ensuite par un déplacement du corps soit vers la source, soit en sens contraire.

Considérons d'abord, parmi les Algues de la famille des Desmidiées, dont le corps est formé d'une seule cellule libre pourvue de chlorophylle, le genre *Clostérie*, où cette cellule est allongée et effilée aux deux bouts (1). La plante étant mise dans une petite cuve de glace, on projette la lumière avec un miroir sur l'une quelconque des faces latérales ou sur la face inférieure de la cuve, en observant chaque fois le résultat. D'abord la *Clostérie*, appuyant une de ses extrémités contre le fond de la cuve, place son axe dans la direction de la lumière incidente; autant de fois on change cette direction, autant de fois la cellule, tournant autour de son extrémité postérieure, se replace, après une ou deux minutes, dans le rayon incident. Si la lumière vient d'en bas, la cellule tournant vers le bas sa pointe libre, vient l'appliquer sur le fond, et, détachant l'autre pointe, la relève en haut, de manière à prendre une direction verticale. Si l'on fait brusquement arriver la lumière dans la même direction, mais en sens opposé, la cellule tourne de 180° autour de sa pointe fixée et replace sa même extrémité libre dans la direction nouvelle de la source.

Ainsi, non seulement il y a une influence directrice, mais encore il y a entre les deux moitiés de la cellule une différence telle que l'une des extrémités est attirée et l'autre repoussée par la lumière. De ces deux moitiés de la cellule, l'une est plus jeune, l'autre plus âgée, et l'on pourrait croire que c'est toujours l'une ou l'autre qui est repoussée ou attirée. Il n'en est rien cependant. Si la direction de la lumière incidente est constante et que l'on examine longtemps la *Clostérie*, on voit qu'après avoir tourné vers la source son extrémité la plus jeune en fixant l'autre, elle détache à un moment donné sa pointe postérieure et l'élève, tandis qu'elle abaisse la pointe antérieure et la fixe au fond; puis, pirouettant autour de ce point fixe, elle vient placer son extrémité postérieure et libre dans la direction de la source. Après un instant de repos, le même mou-

(1) Stahl : *Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche* (Botanische Zeitung, 1880, p. 297).

vement se reproduit. En un mot, la Clostérie exécute une série de pirouettes, se succédant à intervalles réguliers, avec une phase de repos de 6 à 8 minutes si la température est de 55°, plus longue si la température est plus basse: elle présente donc tour à tour chacune de ses deux moitiés à la lumière. Par ces pirouettes répétées, la Clostérie se dirige peu à peu vers la source, en décrivant une ligne brisée. En outre, il y a un glissement du point d'appui dans la même direction. Si l'on éclaire la cuve par-dessous, les pirouettes ont lieu sur place.

Il y a donc à la fois orientation longitudinale de la cellule, polarité périodiquement renversée de ses deux moitiés et déplacement vers la source (1).

D'autres Desmidiées présentent des phénomènes analogues. Le *Pleurotenium*, le *Penium*, par exemple, s'orientent de même et se dirigent vers la source lumineuse. Le *Penium* glisse vers la source en tournant constamment vers elle sa moitié jeune (2). La polarité est constante ici, et sans renversement. Les cellules aplaties du *Micrasterias Rota* s'orientent de face et se placent perpendiculairement au rayon incident, horizontalement, par exemple, si le rayon vient de bas en haut.

Sur certaines zoospores aussi, qu'elles soient d'ailleurs pourvues de chlorophylle comme celles des Algues (*Ulothrix*, *Uva*, etc.), ou incolores comme celles des Champignons (*Chytridium*), la radiation exerce un puissant effet mécanique. La zoospore s'oriente toujours de manière à placer son axe dans la direction du rayon incident. Mais elle change de sens périodiquement, tournant son extrémité incolore et ciliée et par conséquent se dirigeant tantôt vers la source, tantôt en sens contraire. Pour une intensité faible, c'est l'orientation et le mouvement vers la source qui l'emportent le plus souvent sur l'orientation et le mouvement contraires: la zoospore, en définitive, se rapproche donc de plus en plus de la source (5).

Les Algues de la famille des Diatomées manifestent dans leur corps unicellulaire un effet mécanique analogue, mais moins nettement déterminé. Les *Navicules*, par exemple, n'affectent aucune orientation fixe par rapport au rayon incident: elles se meuvent aussi tantôt dans une direction, tantôt dans la direction opposée. Néanmoins, après un certain nombre d'oscillations, elles se sont rapprochées de la source. Il n'y a ici ni orientation, ni polarité, mais seulement une attraction générale vers la lumière.

Enfin le corps des Oscillaires, composé d'une suite de cellules empilées, le corps des Myxomycètes, formé d'une masse protoplasmique nue, sont aussi, par une radiation d'intensité faible, attirés vers la source.

En résumé, on voit que les corps libres et mobiles sont souvent sensibles à l'action d'une radiation unilatérale: mais ils le sont de diverses manières et à divers degrés. Si l'on appelle *phototactisme* cette propriété qu'ils ont de se diriger et de se déplacer sous l'influence de la lumière, on dira qu'ils sont à divers

(1) Ce renversement périodique de l'effet prolongé de la radiation sur la plante, est un fait analogue à l'inversion périodique des images produites sur les sels d'argent par l'action prolongée de la radiation solaire. Ce dernier phénomène a été constaté tout récemment par M. Janssen (*Comptes rendus*, 21 juin et 26 juillet 1880).

(2) Braun: *Verjüngung in der Natur*, p. 217.

(3) Strasbürger: *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen*, Jena, 1878. — Stahl: *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen der Schwärmosporen* (*Verhandl. der phys. medic. Gesellschaft in Würzburg*, XI, 1878).

degrés *phototactiques*. Et il en existe, comme certaines zoospores, qui ne le sont pas du tout.

Action de la radiation unilatérale sur la distribution du protoplasma dans les cellules développées des corps fixes. — Les faits qui précèdent nous portent à rechercher si, dans les corps immobiles, une radiation unilatérale ne déterminerait pas aussi à l'intérieur des cellules, après qu'elles ont fini de croître, des directions et des déplacements du protoplasma; en d'autres termes, si les corps protoplasmiques enfermés dans une membrane rigide ne sont pas aussi à quelque degré *phototactiques*.

De pareils déplacements ont lieu en effet (1), et il faut en citer ici quelques exemples.

Prenons d'abord une de ces Algues vertes de la famille des Conjuguées, formée d'une file de cellules superposées, qu'on appelle un *Mesocarpus*. Cette plante possède dans chaque cellule une lame de protoplasma imprégnée de chlorophylle, qui traverse toute la cellule dans sa longueur et suivant son axe. Si l'on éclaire le filament dans une direction déterminée, perpendiculairement à sa longueur, par une lumière d'intensité faible, cette lame se tourne sur elle-même, de manière à se présenter toujours de face, c'est-à-dire perpendiculairement au rayon incident, quelle que soit la direction de celui-ci. Si l'on vient subitement à retourner de 180° la direction de la source, aucun changement ne se manifeste dans la lame verte, qui reste en place.

Dans les plantes formées soit d'une cellule, soit d'une file de cellules, où la chlorophylle est concentrée sur des grains séparés, comme dans les *Vaucheria*, par exemple, on voit les grains se répartir exclusivement sur la face irradiée et sur la face opposée, en abandonnant les faces latérales. Considéré dans son ensemble, l'appareil chlorophyllien prend donc, ici encore, une position de face, comme la plaque verte du *Mesocarpus*. Et si la radiation incidente change de direction, les deux bandes opposées se déplacent peu à peu de façon à conserver toujours la même position relative par rapport au rayon incident (2).

Toutes les plantes formées d'une cellule ou d'une rangée de cellules sont loin d'avoir la même sensibilité vis-à-vis de la radiation. Les cellules des *Nitella* (*N. syncarpa*), par exemple, sont même tout à fait insensibles à l'action de la lumière; irradiés dans diverses directions, les grains de chlorophylle n'y subissent aucun déplacement. Les *Nitella* ne sont donc pas *phototactiques*.

Quand le corps de la plante est formé d'une lame ou d'un massif de cellules, les choses sont un peu plus compliquées, mais se passent au fond de la même manière. Considérons d'abord les feuilles des Mousses (*Funaria*, *Mnium*, etc.), qui sont formées d'un seul plan de cellules. Dès qu'une radiation totale de moyenne intensité vient à tomber sur ces feuilles perpendiculairement à leur surface, après moins d'une heure dans le *Funaria*, on voit les grains de chlorophylle venir se placer sur les faces supérieure et inférieure des cellules en quittant les faces latérales. Il en est de même dans les corps massifs, composés

(1) D'après les nombreuses observations de MM. Bœhm (1856), Famintzin (1867), Borodin (1868), Prillieux (1870), et surtout de MM. Frank (1871) et Stahl (1880).

(2) Stahl: *loc. cit.* (Botanische Zeitung 1880, p. 524.)

de plusieurs épaisseurs de cellules, quand la radiation les frappe perpendiculairement à leur surface (*Lemna*, feuilles d'*Elodea*, *Callitriche*, *Sempervivum*, etc.).

Si l'on fait agir la radiation obliquement, les bandes vertes se déplacent de manière à garder toujours leur même position de face par rapport au rayon incident. Enfin si l'on dirige la radiation latéralement, les grains de chlorophylle viennent se placer sur les faces latérales des cellules, en abandonnant tout à fait les faces supérieure et inférieure.

Il résulte de là que, pendant le jour, la radiation solaire frappant presque perpendiculairement les feuilles, les grains de chlorophylle se rassemblent sur les faces supérieure et inférieure des cellules (position diurne). Vers le soir, la radiation devenant oblique, puis horizontale, ils se placent de plus en plus sur les faces latérales, et ils y restent pendant la nuit (position nocturne), pour revenir peu à peu le lendemain matin à leur situation première. Ce que l'on a appelé la position diurne et la position nocturne des grains de chlorophylle, dans les conditions normales de végétation, ne sont donc pas autre chose que des cas particuliers de la règle générale.

Il est certain d'ailleurs que dans tous ces exemples et dans les autres cas semblables, les grains de chlorophylle sont passivement entraînés par le protoplasma de la cellule, et que leur accumulation sur les deux faces qui reçoivent le plus directement la radiation incidente ne fait que trahir à l'œil la position correspondante prise par le protoplasma lui-même sous l'influence de la radiation.

Influence de la réfrangibilité des radiations sur les mouvements phototactiques. — Les divers mouvements phototactiques que nous venons de passer en revue sont attribués exclusivement aux radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre, à partir du bleu jusqu'à la limite de l'ultraviolet. La plupart des auteurs qui ont étudié la question se sont bornés à constater que derrière une dissolution ammoniacale d'oxyde de cuivre l'effet mécanique s'opère aussi bien que dans la radiation totale, tandis que derrière une dissolution de bichromate de potasse il ne se manifeste pas plus que dans la chambre obscure (1). Mais on a vu plus haut, en étudiant l'héliotropisme, que cette expérience, tout en mettant hors de doute la puissante action des radiations les plus réfrangibles, ne suffit pas à démontrer qu'aucune part d'influence ne revient à d'autres radiations.

En ce qui concerne les zoospores phototactiques, on s'est assuré récemment par la méthode spectrale que les rayons bleus, indigos et violets sont en effet seuls actifs et que le maximum a lieu dans l'indigo. Les radiations rouges et infrarouges y sont sans aucune influence (2).

Influence de l'intensité des radiations actives sur les mouvements phototactiques. — Dans les divers exemples cités plus haut, en faisant agir la radiation unilatérale sur des cellules complètement développées, nous avons toujours supposé que nous avions affaire à une radiation de faible intensité. Le degré d'intensité où la radiation commence d'agir est d'ailleurs très variable suivant les plantes, et pour une même plante suivant les conditions où elle se trouve. Quoi qu'il

(1) M. Cohn pour les mouvements des zoospores (1866), M. Borodin pour le déplacement des grains de chlorophylle dans les cellules (1868), M. Baranetzki pour les mouvements du plasmode des Myxomycètes (1876).

(2) Strasburger : *loc. cit.*, p. 45, 1878.

en soit, à partir de ce minimum, et tant que l'intensité ne dépasse pas une certaine valeur, les effets sont ceux que nous avons décrits plus haut.

Mais si l'on augmente beaucoup l'intensité de la radiation incidente, si par exemple, au lieu de lumière diffuse, on emploie la lumière solaire directe, on voit se manifester dans le phénomène un changement profond. Reprenons, en effet, un à un les exemples cités plus haut, en les soumettant à cette nouvelle condition d'une lumière très intense (1). Considérons d'abord les corps mobiles.

La Clostérie tourne aussitôt de 90° autour de son extrémité postérieure fixée et se place perpendiculairement au rayon incident. Elle conserve cette nouvelle direction sans faire désormais aucune pirouette, tant que l'intensité conserve sa haute valeur. En même temps un lent mouvement de glissement de l'extrémité fixée éloigne peu à peu la plante de la source radiante, jusqu'à ce qu'elle ait atteint la paroi opposée du vase. Même orientation perpendiculaire et même éloignement de la source chez le *Pleurotenium*. Les Diatomées, qui ne s'orientent pas plus dans ces nouvelles conditions que dans les anciennes, s'éloignent aussi de la source quand elle dépasse une certaine intensité. Les zoospores sensibles à la radiation conservent leur corps orienté suivant le rayon incident, et subissent encore les renversements périodiques dont on a parlé plus haut; mais la position inverse prédomine alors de beaucoup sur la position directe et par conséquent elles s'éloignent en définitive de la source radiante. Les Oscillaires vont aussi s'écartant de la source quand la radiation devient très intense. Enfin il suffit déjà de la lumière diffuse du jour, pour que le corps protoplasmique nu des Myxomycètes s'éloigne de la source. La fuite est plus prompte et plus rapide avec la lumière directe du soleil (2).

Si le corps de la plante est fixé, la différence d'action se manifeste de la même manière. Quand la radiation dépasse une certaine intensité, en effet, la lame de chlorophylle des *Mesocarpus*, tournant sur elle-même de 90°, présente désormais sa tranche à la source radiante. Les grains de chlorophylle du *Vaucheria* quittent tous peu à peu les faces antérieure et postérieure du tube, pour venir s'accumuler sur les faces latérales. Quand les cellules sont rangées côte à côte en une lame, comme dans les feuilles des Mousses, ou disposées en organes massifs comme dans les feuilles d'*Elodea*, de *Sempervivum*, etc., les grains de chlorophylle se comportent exactement comme dans la cellule simple des *Vaucheria*. Partout, à la position de face déterminée par les rayons de faible intensité, succède la position de profil sous l'influence des rayons de forte intensité. En même temps chaque grain vert, qui se présentait de face dans la première position, se met de profil dans la seconde.

En résumé, sur les cellules qui ont achevé leur croissance, une radiation de forte intensité intervertit l'effet d'une radiation de faible intensité. A l'orientation suivant le rayon, succède l'orientation perpendiculaire ou opposée; au transport vers la source, succède le transport en sens contraire. Entre ces deux intensités extrêmes, qui déterminent des effets contraires, il y a évidemment quelque part une intensité moyenne qui ne produit aucun effet, une radiation telle que le

(1) Stahl: *loc. cit.* (Bot. Zeitung, p. 297. 1880.)

(2) Baranetzki: *Influence de la lumière sur les plasmodes de Myxomycètes* (Mémoires de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg, XIX, p. 521. 1876).

corps de la plante y demeure absolument insensible, à la fois indifférent à toute orientation et sans tendance à s'éloigner ou à se rapprocher de la source. Cette intensité neutre, qui varie beaucoup suivant les plantes, n'a pas été déterminée jusqu'ici.

Influence exercée sur le phototactisme par la nature spécifique de la plante, ainsi que par la nature et l'âge de la partie de son corps que l'on considère. — Lié, comme on vient de le voir, à la réfrangibilité et à l'intensité de la radiation incidente, le phototactisme dépend encore, pour sa forme, pour son énergie et pour les limites d'intensité où il s'exerce, de la nature spécifique de la plante considérée.

Pour la forme, puisque nous avons vu que, toutes choses égales d'ailleurs, l'effet de la radiation unilatérale se traduit, suivant les plantes, tantôt à la fois par une orientation et un déplacement total (Clostérie, etc.), tantôt par un déplacement total sans orientation (Diatomées, etc.), tantôt par une orientation sans déplacement total (feuilles des Mousses). Pour l'énergie, car il y a suivant les plantes, même entre espèces très voisines, une très grande différence dans la rapidité avec laquelle elles obéissent à l'action de la lumière; l'*Acetabularia*, par exemple, est beaucoup plus sensible que le *Vaucheria*. Pour les limites d'intensité, car les zoospores du *Botrydium*, par exemple, se dirigent vers la source aussi bien en plein soleil qu'à la lumière diffuse; leur intensité neutre est plus forte que celle de la radiation solaire directe.

Puisque le phototactisme varie beaucoup de forme et de grandeur, on peut s'attendre à trouver des plantes où il ne se manifeste pas du tout. Et en effet il existe des corps mobiles qui ne s'orientent, ni ne se déplacent sous l'influence d'une radiation unilatérale, qui sont, en d'autres termes, pour toutes les intensités de cette radiation, dans cette phase d'indifférence où nous avons vu que les corps mobiles phototactiques se trouvent pour une intensité déterminée. Certaines zoospores sont dans ce cas, celles des *Vaucheria*, *Codium*, *Ectocarpus*, par exemple; ces zoospores sont aphototactiques. Il existe aussi des plantes immobiles, à l'intérieur desquelles les corps protoplasmiques, avec les grains de chlorophylle qu'ils renferment, ne sont pas influencés dans leur disposition par la radiation incidente. Telles sont les Characées, par exemple.

De plus, dans une plante phototactique, la sensibilité change avec l'âge. Ainsi les Clostéries que nous avons vues si sensibles à la radiation pendant leur jeunesse, deviennent très paresseuses ou même tout à fait insensibles plus tard, quand la cellule a durci sa membrane et chargé son corps protoplasmique de matériaux de réserve.

Pour étudier le phototactisme dans toute sa puissance, il faut donc choisir les plantes les plus sensibles et les prendre à l'âge et dans la région de leur corps où leur sensibilité est la plus grande.

Utilité du phototactisme pour la plante. — De quelle utilité peut bien être le phototactisme pour la plante qui le possède à un haut degré? La réponse à cette question paraît facile, au moins dans certains cas.

Admettons, par exemple, qu'une Clostérie, pour vivre le mieux possible, tout au moins pour accomplir le mieux possible l'ensemble des phénomènes physico-chimiques qui dépendent de la radiation et dont dépend à son tour sa nutrition, ait besoin d'une certaine intensité moyenne. Plaçons-la très loin d'une source in-

tense dont aucun obstacle ne l'empêche de se rapprocher indéfiniment. Elle s'oriente et se déplace d'abord vers la source, comme nous l'avons vu ; à mesure qu'elle s'en rapproche, se trouvant soumise à une intensité de plus en plus grande, elle ralentit peu à peu son mouvement ; enfin elle s'arrête tout à fait, indifférente désormais à toute orientation déterminée, quand elle est parvenue dans la région de l'espace où règne l'intensité moyenne qu'elle préfère. Plaçons-la, au contraire, très près d'une source intense dont aucun obstacle ne l'empêche de s'éloigner indéfiniment. Elle se dirige perpendiculairement au rayon incident et se déplace en sens inverse de la source ; à mesure qu'elle s'en éloigne, se trouvant soumise à une intensité de moins en moins forte, elle ralentit peu à peu son mouvement ; enfin elle s'arrête tout à fait et prend une direction quelconque quand elle est parvenue dans la zone d'intensité moyenne qu'elle préfère. Plaçons-la directement dans cette zone moyenne, elle y reste sans prendre d'orientation déterminée et sans se déplacer ni dans un sens, ni dans l'autre. Une fois parvenue ou placée dans cette zone neutre, elle paraîtra désormais complètement insensible à la radiation.

Ici et dans tous les cas analogues (zoosporesphototactiques, plasmodes des Myxomycètes, etc.) l'utilité de l'effet mécanique de la radiation est évidente. Par lui, la plante est amenée ou ramenée sans cesse dans la zone où règne actuellement l'optimum d'intensité pour les phénomènes physico-chimiques qui sont la clef de sa nutrition, zone où lui-même s'annule. Dans les conditions naturelles, l'intensité de la radiation solaire aux divers points du liquide habité par la plante change à tout instant, et avec elle se déplace continuellement cette zone d'indifférence mécanique et d'optimum physico-chimique. Pour s'y maintenir, le corps de la plante doit donc éprouver aussi des mouvements continuels. Tout cela n'est pas autre chose, en résumé, qu'une régulation automatique, c'est-à-dire une régulation de la radiation par elle-même.

Si quelque obstacle infranchissable empêche la plante d'atteindre la zone neutre, elle s'en rapproche du moins autant que possible et vient se presser contre l'obstacle. C'est ainsi que dans un vase de verre placé en deçà ou au delà de la zone neutre, les Clostéries et autres plantes analogues viennent toutes s'accumuler sur la paroi tournée vers la source ou sur la paroi opposée. C'est seulement quand la zone neutre traverse le vase, qu'elles se maintiennent au milieu du liquide sans se rapprocher ni de l'une ni de l'autre paroi.

Quand la plante est fixée et par conséquent ne peut pas d'elle-même modifier l'intensité de la radiation qui tombe sur elle, le phototactisme lui permet de profiter le plus possible de cette radiation si elle est au-dessous de l'optimum physico-chimique, et de n'en utiliser qu'une partie si elle est au-dessus de cet optimum. Rappelons-nous en effet que, dans ce cas, pour une radiation d'intensité faible, le protoplasma des cellules se dispose de manière à placer de face l'appareil chlorophyllien qu'il renferme ; toute la radiation incidente est alors utilisée pour les phénomènes chimiques dont la chlorophylle est l'agent. Au contraire, pour une radiation de forte intensité, le protoplasma se dispose de manière à placer de profil l'appareil chlorophyllien qu'il renferme ; une petite partie seulement de la radiation incidente est alors reçue et utilisée par la chlorophylle. Aux intensités intermédiaires correspondent des dispositions intermédiaires. Par l'effet mécanique de la radiation, le même but est atteint en

définitive que dans la première catégorie d'exemples, mais d'une autre manière. Ici encore il y a une régulation automatique.

III. Effet chimique de la radiation.

Dans les plantes dépourvues de chlorophylle et dans les parties incolores de celles qui en sont pourvues, la radiation solaire se borne aux deux effets que nous venons d'étudier successivement : l'effet thermique et l'effet mécanique. Dans les cellules vertes des plantes pourvues de chlorophylle, elle exerce en outre une troisième action. Elle donne naissance à de certains composés et elle en détruit d'autres ; c'est donc une action chimique.

L'effet chimique de la radiation est double. — L'effet chimique de la radiation est double, comprend deux phénomènes distincts et successifs. Le premier, de nature complexe et encore inconnue, c'est la production même, la synthèse de la chlorophylle au sein du protoplasma. Le second, plus simple et mieux connu, dont la chlorophylle une fois formée est l'agent nécessaire, c'est la décomposition de l'acide carbonique. Nous allons étudier ces deux effets séparément.

A. Production de la chlorophylle.

La radiation est nécessaire à la production de la chlorophylle. — C'est un fait bien connu que la radiation est nécessaire à la formation de la chlorophylle ; il faut même ordinairement que la radiation soit lumineuse. Tout le monde sait que la plupart des plantes maintenues à l'obscurité, en même temps qu'elles allongent démesurément leur corps, demeurent incolores ou jaunâtres : ce sont les deux caractères les plus frappants des plantes dites *étiolées*. La différenciation interne du protoplasma et la formation des grains spéciaux destinés à porter la chlorophylle, s'opèrent cependant à l'obscurité tout comme en pleine lumière. Le principe colorant jaune qui se trouve mêlé à la chlorophylle dans le grain, la xanthophylle, qu'on appelle aussi pour cette raison *étioline*, s'y développe parfaitement. Ces deux formations sont donc toujours indépendantes de la radiation lumineuse. Seul, le principe colorant vert, la chlorophylle pure, n'y apparaît ordinairement pas dans ces conditions, et son développement dépend alors nécessairement de la lumière.

Après avoir ainsi constaté le fait même de la production de la chlorophylle, tel qu'il a lieu dans une radiation totale de moyenne intensité, cherchons comment il dépend de la réfrangibilité des rayons, de leur intensité, de la nature de la plante et de quelques autres circonstances.

Influence de la réfrangibilité des rayons sur la production de la chlorophylle. — Pour savoir comment la production de la chlorophylle est liée à la réfrangibilité des rayons, on soumet de jeunes plantes développées à l'obscurité complète, des plantes étiolées, soit à la radiation totale étalée dans un spectre, soit à des radiations partielles et bien déterminées, obtenues en tamisant la radiation solaire par des écrans absorbants.

Méthode du spectre (1). — Si l'on dispose des plantules étiolées dans les diverses régions d'un spectre, séparées par des écrans, on voit d'abord que la chlorophylle s'y développe dans toute la portion lumineuse, mais inégalement. C'est dans le jaune qu'est le maximum et de chaque côté le phénomène va décroissant vers le violet et vers le rouge. Dans les rayons ultraviolets, la chlorophylle se développe encore, mais avec une intensité décroissante et, si le spectre est obtenu avec un prisme de quartz, substance qui absorbe le moins ce genre de rayons, le verdissement peut se manifester dans une plantule d'Orge, par exemple, jusqu'à une distance du violet égale à l'étendue de la région lumineuse. Dans les rayons infrarouges, la chlorophylle se développe aussi avec une intensité décroissante, et si le spectre est obtenu avec un prisme de sel gemme, substance qui absorbe le moins les radiations les moins réfrangibles, le verdissement ne cesse d'avoir lieu qu'à une distance du bord rouge égale à celle qui le sépare du jaune moyen, c'est-à-dire jusqu'au point où, avec le sel gemme, se trouve placé le maximum de chaleur. Si le spectre est obtenu avec un prisme de flint et surtout de flint pesant, substance qui absorbe une grande partie des radiations extrêmes infrarouges et ultraviolettes, et qui reporte le maximum de chaleur dans le rouge et même dans l'orangé et le jaune, le verdissement n'a plus lieu dans la région infrarouge ni même dans le rouge extrême, et il s'étend beaucoup moins loin dans la région ultraviolette ; il se trouve alors presque exclusivement concentré dans la région lumineuse.

En résumé, dans les conditions où le spectre est le plus complet, la courbe qui représente la marche de la production de la chlorophylle commence dans l'infrarouge à une distance de A égale à celle qui sépare A de L, s'élève rapidement, atteint son maximum en L, puis s'abaisse plus lentement, et, arrivée en H, se prolonge dans l'ultraviolet jusqu'à une distance égale à AH.

Telle est, du moins, la marche du phénomène avec les plantes ordinaires ; mais il en est quelques-unes qui font ici une remarquable exception : ce sont les Fougères, les Conifères, certaines plantes bulbeuses, comme l'Oignon (*Allium Cepa*) et le Safran (*Crocus vernus*) (2), et probablement aussi le Gui. Dans les feuilles de ces plantes, la chlorophylle se développe dans la région infrarouge bien en deçà du maximum de chaleur et jusque dans les radiations les moins réfrangibles avec un prisme de sel gemme. Pour elles, la courbe du verdissement se prolongerait donc dans l'infrarouge au moins autant que dans l'ultraviolet.

Méthode des écrans absorbants (3). — La méthode des écrans absorbants conduit aux mêmes résultats. Un écran solide, opaque, frappé d'un côté par la radiation solaire, ne transmet de l'autre côté que des radiations calorifiques très lentes, correspondant à la partie la moins réfrangible de l'infrarouge dans le spectre. Aussi, derrière cet écran, dans ce qu'on est convenu d'appeler l'obscur-

(1) Gardner : *Philosophical Magazine*, janvier 1844. — Draper : *Bibliothèque universelle de Genève*, 1844. — Guillemin : *Production de la chlorophylle sous l'influence des rayons ultraviolets, calorifiques et lumineux du spectre solaire* (Ann. des sc., nat. 4^e Série, t. VII, p. 54, 1857).

(2) Flahault : *Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu* (Ann. des sc. nat. 6^e Série, t. 9, p. 175, 1880).

(3) Gardner : *loc. cit.* — Wiesner : *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze*, Wien, 1877, p. 59.

rité complète, les plantes ordinaires ne produisent-elles pas de chlorophylle. Seules les Conifères, les Fougères et certaines plantes bulbeuses (*Allium Cepa*, *Crocus vernus*) verdissent dans ces conditions. Un écran, formé d'une dissolution d'iode dans le sulfure de carbone absorbe toutes les radiations de grande et de moyenne réfrangibilité : ultraviolettes, lumineuses, et même les plus réfrangibles parmi les infrarouges. Aussi, derrière cet écran, les choses se passent-elles comme dans la chambre obscure. Aucune production de chlorophylle n'a lieu dans les plantes ordinaires, tandis que les Conifères et les Fougères verdissent parfaitement ; il en est de même du Gui (1).

Une dissolution de bichromate de potasse laisse passer, comme on sait, les rayons rouges, orangés, jaunes et une partie des rayons verts, en absorbant toute la partie la plus réfrangible du spectre. Derrière cet écran, la production de chlorophylle s'opère très énergiquement. Une dissolution d'oxyde de cuivre dans l'ammoniaque laisse passer une partie des rayons verts, les rayons bleus, indigos, violets et ultraviolets, et absorbe toute la partie la moins réfrangible. Derrière cet écran, la production de chlorophylle a lieu encore, mais avec une intensité beaucoup plus faible que dans le cas précédent.

Influence de l'intensité de la radiation sur la production de la chlorophylle (2). — Si nous faisons tomber sur la plante une radiation totale, émanée soit du soleil, soit d'une source artificielle, il suffit que cette radiation ait une intensité très faible pour amener le verdissement. Ainsi, la coloration commence à s'opérer à une lumière diffuse assez faible pour permettre à peine à l'œil de lire les caractères d'un livre. Cette intensité a pourtant une limite inférieure dans les plantes ordinaires, et cette limite paraît être la même pour toutes. Pour les Conifères, les Fougères, le Gui, et les plantes bulbeuses citées plus haut, où les radiations calorifiques infrarouges suffisent à elles seules pour provoquer le phénomène, cette limite n'existe plus, ou du moins elle se réduit à une limite de température qui est supérieure à la limite inférieure de température exigée pour les manifestations ordinaires de la vie. En d'autres termes, pour qu'une plantule de Conifère verdisse dans la chambre obscure, il y faut une température plus élevée que celle qui est nécessaire à sa germination et à sa croissance.

A partir de cette limite inférieure, si l'intensité va croissant, la production de la chlorophylle s'opère de mieux en mieux jusqu'à une certaine intensité optimum, à partir de laquelle elle s'opère de moins en moins bien. Enfin, si l'intensité dépasse une certaine limite, non seulement la chlorophylle ne se produit pas, mais celle qui avait pu être produite antérieurement est promptement détruite. C'est, en effet, un fait bien connu que des feuilles étiolées ne verdissent pas ou ne verdissent que très lentement à la lumière directe du soleil. L'intensité lumineuse qui suffit à empêcher la chlorophylle de se former, et même à détruire la chlorophylle préexistante, n'étant pas encore de nature à altérer profondément le protoplasma de la cellule, on conçoit que, si plus tard l'intensité diminue, la

(1) D'après M. Wiesner.

(2) Wiesner : *loc. cit.*, p. 61. — Böhm : *Ueber die Verfärbung grüner Blätter im intensiven Sonnenlichte* (Landwirthschaftliche Versuchsstationen XXI, p. 465, 1877). — Famintzin : *Mélanges biologiques de Saint-Petersbourg*, VI, p. 94, 1866.

chlorophylle pourra se produire ou se régénérer. L'optimum d'intensité et la limite supérieure ont d'ailleurs, suivant les plantes, des valeurs différentes qui n'ont pas été jusqu'ici déterminées avec précision.

Influence de la température sur la production de la chlorophylle (1). — Dans les plantes ordinaires, les radiations calorifiques très lentes, comme celles qui émanent de sources obscures, sont impuissantes, il est vrai, à provoquer la production de la chlorophylle; mais elles agissent cependant sur ce phénomène, comme sur tous ceux qui s'accomplissent dans les végétaux, en amenant le corps vivant au degré de température nécessaire à sa manifestation.

En exposant la plante à une source lumineuse d'intensité constante fixée à son optimum, ce qui ne peut s'obtenir qu'avec une source artificielle, car l'intensité de la radiation solaire varie à tout instant, et en soumettant cette plante à une série de températures maintenues constantes pendant toute la durée de l'expérience, on a vu que, pour la production de la chlorophylle, il y a, comme nous l'avons dit pour la manifestation générale de la vie, trois températures critiques : une limite inférieure au-dessous de laquelle elle ne se produit pas, une limite supérieure au-dessus de laquelle elle ne se produit plus, et quelque part entre les deux une température optimum, qui est la plus favorable de toutes au verdissement. Ces trois températures varient d'ailleurs avec les plantes, comme le montrent les quelques exemples suivants :

Plantules.	Limite inférieure.	Optimum.	Limite supérieure.
Orge	4°—5°	50°	57°—58°
Mais	10°	55°	40°
Radis	10°	55°	45°
Pois	4°—5°	55°	40°

Influence de la nature de la plante sur la production de la chlorophylle (2). — Pour obtenir dans une plante donnée la production de chlorophylle la plus rapide et la plus forte, il faut donc l'exposer à la fois à l'optimum de température et à l'optimum d'intensité lumineuse. En procédant ainsi avec les plantes les plus diverses, on verrait apparaître l'influence qu'exerce la nature propre du végétal sur la rapidité et l'intensité de son verdissement. La comparaison n'a pas été faite jusqu'ici avec cette rigueur. On s'est contenté de réaliser des conditions moyennes et constantes d'intensité lumineuse et de température, et d'y soumettre un certain nombre de plantes. Ainsi, par exemple, à la température moyenne de 17 degrés, une flamme de gaz valant 6,5 bougies, placée à 1^m,50 de la plante, a produit le verdissement visible à l'œil comme il suit :

<i>Impatiens Balsamina</i>	après 1	heure
<i>Raphanus sativus</i>	» 5	heures
<i>Iberis amara</i>	» 4,5	»
<i>Convolvulus tricolor</i>	» 6,5	»
<i>Cucurbita Pepo</i>	» 9,5	»

Dans les mêmes conditions, si l'on recherche la première apparition de la

(1) Wiesner : *loc. cit.*, p. 82—91.

(2) Wiesner : *loc. cit.*, p. 91.

chlorophylle dans les cellules à l'aide du spectroscope, on voit qu'elle s'y manifeste de la manière suivante :

Avoine après	5	minutes
Orge	10	»
Mais	20	»
Cresson	25	»
Courge	55	»
Haricot	45	»

Une partie de ces différences peut tenir sans doute à ce que, dans les conditions de l'expérience, les diverses plantes se trouvaient inégalement éloignées des deux optimums d'intensité et de température. Mais, à coup sûr, une bonne partie revient à la différence de nature des plantes elles-mêmes.

La production de la chlorophylle est un phénomène d'induction (1). — La chlorophylle, on le voit par ce qui précède, n'apparaît pas aussitôt après que la radiation active a frappé la plante : sa production exige un certain temps d'action. Elle ne cesse pas non plus brusquement quand, après avoir exposé la plante à la lumière pendant un certain temps, on la place à l'obscurité.

Ainsi, après avoir éclairé une plante pendant un temps insuffisant pour que l'œil y perçoive la moindre trace de matière verte, une Balsamine par exemple pendant trois quarts d'heure, si on la place à l'obscurité, on la voit bientôt verdir comme en pleine lumière. Comme les flexions géotropique et héliotropique, la production de la chlorophylle est donc un phénomène induit ; en d'autres termes, elle est une fonction du temps et présente un effet ultérieur. C'est une induction photochimique.

Production de la chlorophylle dans une radiation intermittente (2). — On le démontre encore en soumettant à l'influence d'une radiation intermittente une plantule développée à l'obscurité.

Exposons des plantules étiolées d'Orge et d'Avoine à une distance de 4^m,50 d'une flamme de gaz valant 6,5 bougies. Dans ces conditions, il faut 5 minutes d'éclairage continu pour que l'extrait alcoolique des feuilles manifeste nettement la bande d'absorption I du spectre de la chlorophylle ; après 2 minutes et demie, il n'y en a pas encore trace. Si l'on rend l'éclairage intermittent en couvrant et découvrant alternativement la plante pendant une seconde, on constate au bout de 5 minutes la production de la même quantité de chlorophylle que si l'éclairage avait été continu pendant le même temps. Or, dans cette expérience, la radiation n'a agi en tout que pendant 2 minutes et demie. Dans les mêmes conditions, les plantules de Cresson forment leur première chlorophylle après 12 minutes et demie, tout aussi bien si la radiation est intermittente de seconde en seconde que si elle est continue. Dans le premier cas la radiation n'a frappé la plante que pendant 6 minutes un quart. Or après 6 minutes un quart d'irradiation continue, il n'y a encore aucune trace de chlorophylle.

On voit donc que la radiation n'agit qu'après un certain temps, et que son effet se développe quand elle a cessé. On voit aussi que lorsque l'irradiation est continue, la moitié de son action est inutile. Nous avons déjà constaté les mêmes

(1) Wiesner : *loc. cit.*, p. 82.

(2) Mikosch et Stöhr : *Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Wien*, 15 juillet 1880.

faits pour l'héliotropisme, et ce sont là, comme on sait, les caractères essentiels des phénomènes d'induction.

En appliquant la même méthode à la destruction de la chlorophylle sous l'influence d'une radiation de très forte intensité, on s'assure que ce phénomène est d'une nature toute différente. S'il faut 4 minutes pour décolorer la dissolution dans une lumière continue, il en faudra 8 dans une radiation intermittente de seconde en seconde.

B. Action de la chlorophylle.

La chlorophylle une fois produite dans la plante, voyons comment elle agit sur la radiation incidente et quelles sont les conséquences immédiates de cette action. Elle agit sur la radiation incidente en en absorbant une partie, et la conséquence immédiate de ce fait est l'accomplissement d'un certain travail chimique au moyen des radiations absorbées. Étudions ces deux points.

Absorption des radiations par la chlorophylle. — La radiation totale qui tombe sur un organe pourvu de chlorophylle, sur une feuille verte par exemple, éprouve en y pénétrant une modification considérable. Nous savons déjà que le protoplasma retient les radiations obscures infrarouges et ultraviolettes. En outre, une partie des radiations lumineuses est absorbée par la chlorophylle, tandis qu'une autre partie de ces radiations traverse sans altération l'organe. C'est la nature de cette absorption lumineuse qu'il s'agit ici de déterminer.

Pour cela on fait tomber un faisceau de rayons solaires sur la chlorophylle et on l'analyse à sa sortie par un prisme, qui l'étale en un spectre. Dans ce spectre il manque toutes les radiations absorbées, qui sont remplacées par autant de bandes noires. On l'obtient de deux manières : 1^o avec une dissolution de chlorophylle ; 2^o avec un organe vivant, une feuille, par exemple.

Spectre de la dissolution (1). — Il suffit de faire bouillir des feuilles vertes dans l'eau, de les dessécher ensuite à une température qui ne soit pas trop élevée et de les pulvériser, pour obtenir des matériaux d'étude qui peuvent ensuite se conserver longtemps inaltérés. Le moment venu, on extrait de cette poudre la matière colorante verte mélangée à la xanthophylle par l'alcool, l'éther, l'huile grasse, l'huile de pétrole, le sulfure de carbone, etc. En agitant la dissolution alcoolique avec de la benzine et laissant reposer, on sépare la chlorophylle, qui entre en dissolution dans la benzine et forme la couche superficielle, de la xanthophylle qui reste en dissolution dans l'alcool et forme la couche profonde.

La dissolution verte ainsi obtenue doit toujours être employée de suite, car la chlorophylle dissoute s'altère si on l'expose à la lumière en présence de l'oxygène, et d'autant plus vite que l'intensité lumineuse est plus grande. Ce sont surtout les rayons jaunes et ceux qui les avoisinent immédiatement dans l'orangé et le vert qui déterminent cette altération. Celle-ci est d'autant plus rapide d'ailleurs que la dissolution est plus étendue. Le liquide altéré est d'un brun sale, verdâtre ou jaunâtre ; la chlorophylle, modifiée par oxydation, y a changé de couleur.

(1) Askenasy : *Botanische Zeitung*, 1867. — Kraus : *Sitzungsberichte der phys. med. Societät in Erlangen*, 1871. — Gerland et Rauwenhoff : *Archives néerlandaises*, VI, 1871. — Gerland : *Poggendorff's Annalen*, 1871, p. 585. — Chautard : *Comptes rendus*, 1872, 1875 et 1874.

En décomposant, à l'aide d'un prisme, la radiation solaire qui a traversé une couche moyennement épaisse de la dissolution de chlorophylle dans la benzine, on obtient un spectre sillonné de sept bandes sombres, comme le représente la partie médiane de la figure 45. Quatre de ces bandes sont étroites et situées dans

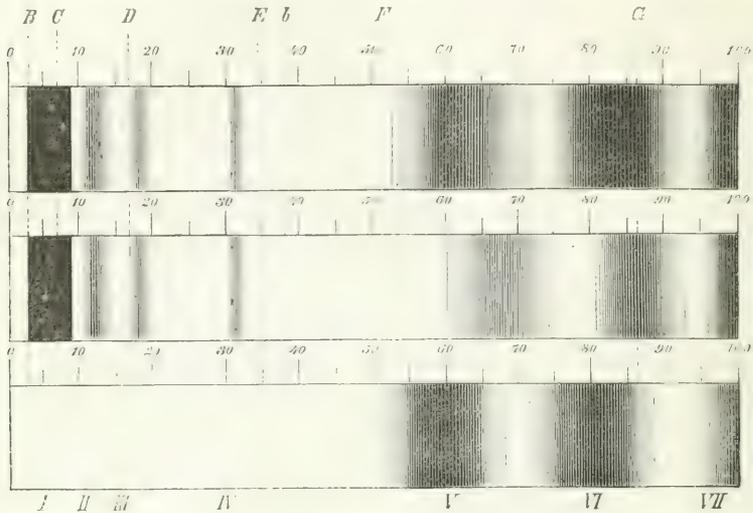


Fig. 45. — Spectres d'absorption de la chlorophylle, d'après M. Kraus. — Le spectre d'en haut est obtenu avec l'extrait alcoolique des feuilles; celui du milieu avec la chlorophylle dissoute dans la benzine; celui d'en bas avec la xanthophylle. Les bandes d'absorption sont figurées, dans la partie la moins réfrangible B-E telles que les donne une dissolution concentrée, et dans la partie la plus réfrangible F-II telles que les donne une dissolution faible. Les lettres A-G indiquent la position des principales raies; les nombres I-VII désignent les bandes d'absorption de la chlorophylle en marchant du rouge au violet; enfin les traits 0-100 divisent la longueur du spectre en 100 parties égales (Sachs).

la moitié la moins réfrangible du spectre; les trois autres sont larges et situées dans la moitié la plus réfrangible, la dernière à la limite même du violet. Ces dernières ne se montrent nettement séparées que si l'on se sert de dissolutions très étendues; déjà avec une concentration moyenne elles confluent en une seule et même bande d'absorption qui embrasse toute la seconde moitié du spectre.

La bande I, située dans le rouge et comprise entre les raies B et C, est assez large, d'un noir foncé et très nettement limitée de chaque côté. C'est la principale bande d'absorption. Les bandes II, III et IV situées respectivement dans l'orangé, le jaune et le jaune vert sont estompées sur les bords, de plus en plus étroites et de moins en moins sombres, suivant leur numéro d'ordre. En deçà de I, la lumière rouge sombre passe sans obstacle; entre I et II, elle est affaiblie; elle l'est moins entre II et III, moins encore entre III et IV.

Les larges bandes V, VI et VII sont toutes estompées des deux côtés. La bande V commence bien au delà de la raie F; la bande VI commence bien avant la raie G et s'étend au delà. Enfin la bande VII résulte de l'absorption totale de l'extrémité violette du spectre vers la raie II.

Avec la dissolution alcoolique de xanthophylle, on obtient un spectre tout différent, représenté dans la partie inférieure de la figure 45. Il ne possède que

trois larges bandes d'absorption dans la moitié la plus réfrangible. La première commence à la raie F, bien avant la bande V de la chlorophylle et s'étend moins loin; elle est aussi un peu plus large et beaucoup plus sombre que cette bande V. La seconde commence un peu au delà de la fin de la bande V de la chlorophylle et s'étend à peine au delà de la raie G. La troisième, plus large que la bande VII de la chlorophylle, occupe comme elle toute l'extrémité du spectre.

Enfin, avec la dissolution alcoolique directement préparée et qui contient la chlorophylle mélangée à la xanthophylle, on obtient un spectre qui résulte de la superposition des deux précédents, comme le montre la partie supérieure de la figure 45. Il a encore sept bandes. Les quatre premières sont celles de la chlorophylle pure. Les trois autres, plus larges et plus sombres que celles de la chlorophylle, résultent de la superposition des bandes de la chlorophylle avec les bandes correspondantes, mais un peu plus larges, plus sombres et moins réfrangibles, de la xanthophylle. Dès que la dissolution est un peu concentrée, ces trois bandes confluent en une seule.

On voit que les radiations vertes entre les raies E et F passent tout entières sans être absorbées. Elles sont accompagnées des radiations rouges extrêmes, d'un peu de radiations orangées, de radiations jaunes de deux réfrangibilités différentes et d'une petite quantité de radiations bleues et violettes. Ce mélange forme pour notre œil la couleur résultante verte des feuilles vues par transmission.

L'absorption des radiations par la chlorophylle, et par conséquent le nombre et la largeur des bandes sombres du spectre, varient avec la concentration de la

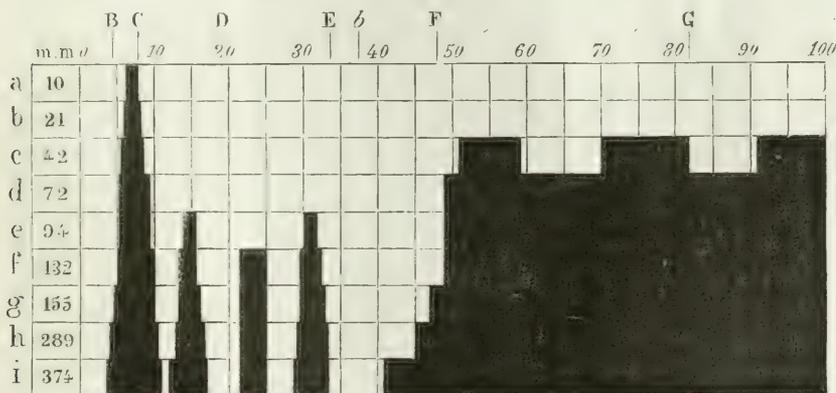


Fig. 46. — Variation du nombre et de la largeur des bandes d'absorption du spectre de la chlorophylle avec l'épaisseur de la couche de dissolution traversée. La colonne de gauche donne en millimètre l'épaisseur correspondante à chacun des neuf spectres a-i superposés (d'après Pringsheim).

dissolution, ou, ce qui est la même chose, avec l'épaisseur de la couche traversée. Il est nécessaire de pouvoir saisir d'un coup d'œil la marche de ces variations. On y parvient facilement en formant successivement les spectres d'absorption pour un certain nombre d'épaisseurs d'une dissolution peu concentrée, et en marquant chaque fois de haut en bas sur les lignes horizontales d'un papier quadrillé la position et la largeur des bandes. On obtient ainsi, par exemple, la figure 46, qui résume la composition de dix spectres d'absorption de

la chlorophylle correspondant à autant de concentrations ou d'épaisseurs différentes (1).

On peut traduire cette marche de l'absorption par une courbe, en réunissant par un trait continu les bords de chaque bande

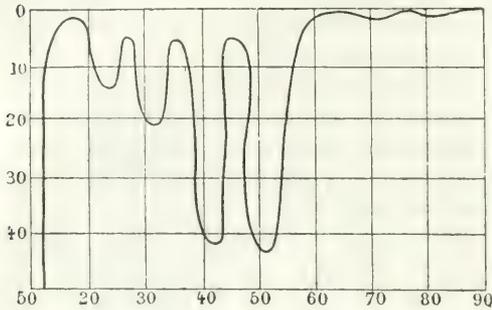


Fig. 47. — Courbe représentant la marche de l'absorption dans le spectre de la chlorophylle en fonction de la concentration de la dissolution. La bande supérieure de cette figure correspond à la fig. 46 tout entière (d'après Timiriazeff).

on obtient ainsi la figure 47, qui exprime clairement l'absorption de la chlorophylle pour une concentration donnée et comment elle varie avec la concentration. Si l'on veut en même temps exprimer le degré, l'intensité de l'absorption dans chaque bande, pour faire saisir son importance relative, il suffit de remplir les diverses branches de la courbe par une teinte plus ou moins sombre, comme on l'a fait dans la figure 48.

La chlorophylle solide appliquée avec un peu de gomme sur une lame de verre donne le même spectre d'absorption que la dissolution (2).

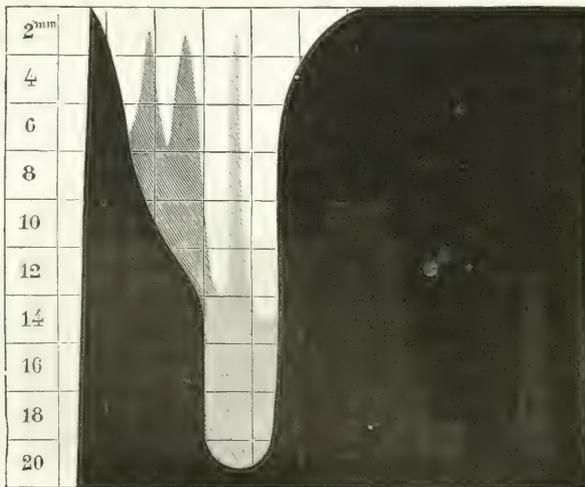


Fig. 48. — Intensité relative de l'absorption dans les diverses bandes du spectre de la chlorophylle, et comment elle varie avec la concentration des dissolutions. La colonne de gauche donne en millimètres les épaisseurs traversées correspondant aux dix spectres superposés (d'après Timiriazeff).

Spectre des feuilles vivantes. — Le spectre des feuilles vivantes coïncide, dans tous les traits essentiels, avec celui des dissolutions. Seulement, comme dans une dissolution de moyenne concentration, les bandes V, VI et VII se confondent en une seule qui occupe toute la moitié la plus réfrangible. Puis, les cinq bandes sont toutes

reculées plus loin du côté de l'extrémité rouge du spectre. Ce déplacement des bandes pouvait être prévu : car il est conforme à cette règle, d'après laquelle les bandes d'absorption reculent d'autant plus vers l'extrémité

(1) Pringsheim : *Untersuchungen über das Chlorophyll*. (Monatsberichte der k. Akademie der Wiss. zu Berlin. Octobre 1874 et décembre 1875).

(2) Vogel : *Berichte der deutsch. chem. Gesellschaft*, 1878, p. 915 et 1565.

rouge du spectre, que le dissolvant de la matière colorante a un indice de réfraction plus grand (1).

Travail accompli par les radiations absorbées. Décomposition de l'acide carbonique. — Une fois absorbées par la chlorophylle, les radiations sont transformées par le corps protoplasmique de la cellule en un travail chimique : la décomposition de l'acide carbonique.

Depuis près d'un siècle (2), on sait que les parties vertes des plantes, sous l'influence de la radiation solaire, décomposent l'acide carbonique qu'elles renferment. Dans ces conditions, elles absorbent par conséquent l'acide carbonique contenu dans l'air ou dans l'eau qui les baigne, et à mesure qu'elles le décomposent, tandis que le carbone est retenu, de l'oxygène se dégage à la surface dans le milieu extérieur. De l'ensemble des analyses il résulte que l'oxygène dégagé est en volume sensiblement égal à celui de l'acide carbonique absorbé. Nous reviendrons plus tard sur cet important phénomène chimique; nous ne faisons ici que le signaler pour en déterminer la cause.

Provoquée ainsi par l'action combinée de la chlorophylle et de la radiation sur le protoplasma de la cellule, comment la décomposition de l'acide carbonique est-elle liée à la réfrangibilité des rayons, à l'intensité des radiations efficaces, à la température et enfin à la nature spécifique de la plante? C'est ce que nous allons examiner.

Influence de la réfrangibilité des radiations sur la décomposition de l'acide carbonique. — À l'étude de ce problème on a appliqué tour à tour la méthode du spectre de prisme et la méthode des milieux absorbants. La première est susceptible de donner les résultats les plus précis, que la seconde vient ensuite utilement contrôler (5).

On forme avec un faisceau solaire fixé par un héliostat un spectre bien pur, dans la région lumineuse duquel on dispose côte à côte en batterie un certain nombre d'étroites éprouvettes renversées sur le mercure, et séparées l'une de l'autre par des écrans noirs. Chaque éprouvette est remplie d'eau contenant en dissolution une quantité connue d'acide carbonique et renferme une feuille longue et étroite, une feuille de Bambou, par exemple. Après six heures d'exposition, on mesure et on analyse avec toute la précision possible le gaz des diverses éprouvettes, et l'on détermine l'acide carbonique disparu dans chacune d'elles. En exprimant les nombres ainsi obtenus par des ordonnées placées dans les po-

(1) La généralité de cette règle, due à M. Kundt, a été restreinte par les recherches de M. Vogel (*loc. cit.*) et de M. Lepel (Berichte der deutsch. chem. Gesellschaft 1878, p. 1146). On connaît aujourd'hui des matières colorantes qui ne déplacent pas leurs bandes d'absorption et d'autres qui les déplacent vers le violet, quand l'indice de réfraction du dissolvant augmente.

(2) Par les expériences de Priestley (1772), Ingenhousz (1780), Senebier (1785), Th. de Saussure (1804), complétées depuis par les recherches analytiques de M. Boussingault. (Agronomie. Chimie agricole et Physiologie, III, p. 266, 1864, et IV, p. 267, 1868).

(5) Divers auteurs ont étudié cette question par l'une ou par l'autre de ces méthodes, ou par toutes les deux à la fois, notamment : MM. Daubeny (1856), Draper (1845), Cloëz et Gratiolet (1849), Sachs (1864), Cailletet (1867), Pfeffer (1871), Dehérain (1875) et plus récemment M. Timiriazef : *Botanische Zeitung*, 1869 et *Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux* (Ann. de Chimie et de Physique, 5^e série, t. XII, p. 555, 1877). C'est ce dernier travail, où l'auteur a fait avec beaucoup de sagacité la critique expérimentale des méthodes employées par ses devanciers, que je suis dans cet exposé.

sitions mêmes occupées dans le spectre par les éprouvettes respectives, on trace la ligne *a a' b c d e* de la figure 49.

On voit que le maximum de décomposition a lieu dans le rouge entre les raies B et C. A partir de ce point, le phénomène décroît très brusquement du côté le moins réfrangible de manière à s'annuler dans le rouge extrême. De l'autre côté, il décroît un peu moins vite et devient très faible à partir du vert (1).

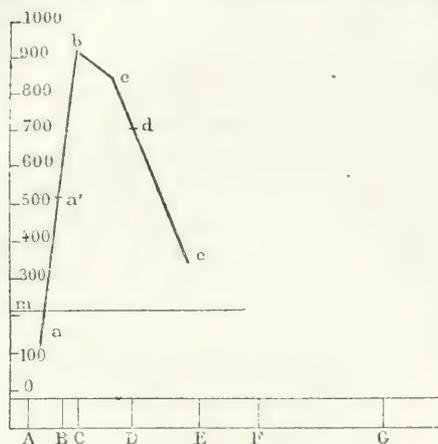


Fig. 49. — Courbe représentant la marche de la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre. Le maximum *b* correspond aux radiations comprises entre les raies B et C (d'après Timiriazeff).

les Conifères ou les Fougères, et pour ceux qui ne la produisent pas dans ces conditions, comme c'est la grande majorité.

Quel rapport y a-t-il maintenant entre cette marche de la décomposition de l'acide carbonique et l'absorption des radiations par la chlorophylle? Si l'on compare la courbe de décomposition (fig. 49) à la courbe d'absorption (fig. 46, 47 et 48), ce rapport est frappant. Le maximum de décomposition coïncide, en effet, avec la première et la plus forte bande d'absorption comprise entre les raies B et C. Dans le rouge extrême, où l'absorption est nulle, la décomposition est nulle. De l'autre côté, dans l'orangé, le jaune et le vert, où il y a une absorption, mais de plus en plus faible à mesure qu'on passe de la seconde bande à la quatrième, la décomposition continue, mais en s'affaiblissant dans la même proportion. Toutefois la méthode employée n'a pas permis de mettre en évidence les trois relèvements ou maximums secondaires de décomposition qui, sur cette portion descendante de la courbe, correspondraient aux trois bandes secondaires d'absorption. A cela près, on peut regarder la coïncidence des deux phénomènes comme complète en ce qui concerne la partie la moins réfrangible du spectre. Dans cette région, les radiations les plus efficaces sont précisément celles que la chlorophylle absorbe le mieux. Mais il n'en est pas de même pour la partie la

(1) Tous les auteurs précédents, et notamment MM. Draper, Pfeffer, Sachs (*Traité de Botanique*, p. 875, 1874), avaient placé le maximum de décomposition dans le jaune, au même point que le maximum d'intensité lumineuse, et ils avaient admis que la décomposition de l'acide carbonique suit dans le spectre la même marche que l'intensité lumineuse.

plus réfrangible. L'absorption des radiations y est très forte, tandis que la décomposition de l'acide carbonique y est très faible. Ce résultat, dû sans doute en partie à l'extrême dispersion de cette région du spectre, trouvera son explication si nous nous demandons maintenant quelle relation il y a dans le spectre entre la marche de la décomposition de l'acide carbonique et celle de l'énergie calorifique.

Pour être résolue par l'expérience, cette question exigerait la détermination directe de l'énergie thermique et de la puissance décomposante des diverses radiations dans un spectre de longueur d'onde; deux choses que l'on ignore jusqu'à présent. A défaut de ces expériences, qui seraient décisives, on peut par le calcul

rapporter au spectre normal la courbe d'énergie calorifique déterminée dans le spectre de prisme (1), et essayer de faire la même chose pour la courbe de décomposition. On obtient ainsi, pour le prisme de flint employé, les deux courbes (fig. 50). On voit que la courbe des intensités calorifiques *bb*, et la ligne *aa* qui exprime la marche de la décomposition de l'acide carbonique, ont leurs maximums presque au même point, au voisinage de la raie D. Il paraît donc bien qu'il y a une relation entre la puissance décomposante des radiations et leur énergie thermique, relation qui paraît toute naturelle si l'on remarque que la décomposition de l'acide carbonique exige pour s'opérer une absorption considérable de chaleur. Dès lors, la faible action des radiations fortement absorbées par la chlorophylle dans la moitié la plus réfrangible du spectre lumineux s'expliquerait par la faible

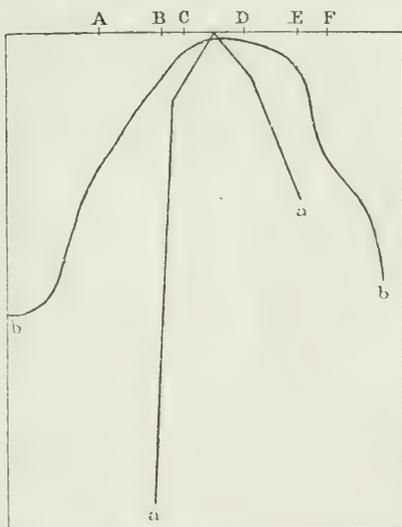


Fig. 50. Courbe des intensités thermiques (*bb*) et courbe de la décomposition de l'acide carbonique (*aa*), rapportées toutes deux par le calcul au spectre de longueur d'onde (d'après Timiriazeff).

énergie calorifique de ces radiations.

En résumé, on peut admettre que la décomposition de l'acide carbonique par la radiation dépend de deux éléments : d'abord de l'absorption élective de la chlorophylle, ensuite de l'énergie thermique des radiations absorbées. Les radiations les plus efficaces sont celles qui, étant le mieux absorbées par la chlorophylle, possèdent en même temps le plus d'énergie thermique. C'est ainsi que les rayons rouges extrêmes et infrarouges, malgré leur forte énergie, n'ont pas d'effet, parce qu'ils traversent la chlorophylle sans absorption visible, tandis que les rayons bleus, qui sont fortement absorbés, ne sauraient produire que peu d'effet par suite de leur faible énergie.

Influence de l'intensité des radiations actives sur la décomposition de

(1) Comme l'ont fait M. Lundquist d'après les données expérimentales de M. Lamansky, et M. Mouton d'après ses propres recherches.

l'acide carbonique (1). — Pour commencer la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la chlorophylle, il faut une radiation incidente d'intensité beaucoup plus grande que pour produire la chlorophylle elle-même. Il y a donc une certaine intensité faible, et même un certain nombre de degrés d'intensité faible qui suffisent pour que la chlorophylle prenne naissance, mais où elle est et demeure impuissante à décomposer l'acide carbonique. Ainsi un grand nombre de plantes (Haricot, Fève, Courge, Capucine, Dahlia), exposées au fond d'une chambre à la lumière diffuse d'un jour d'été verdissent rapidement, mais sans décomposer d'acide carbonique les jours suivants. Placées contre la fenêtre, elles verdissent de même, mais ensuite décomposent l'acide carbonique et fixent le carbone dans leurs tissus (2).

La radiation émise par une lampe Drummond valant 76 bougies, par une lampe Bourbouze à rayonnement de platine valant 62 bougies, et même par une lampe à gaz valant 50 bougies, pourvu qu'on absorbe les rayons infrarouges par un écran d'eau, a déjà une intensité suffisante pour provoquer dans les feuilles de Blé, de Tulipe, de Bambou, de Chamædoréa, une énergique décomposition d'acide carbonique.

Une fois commencée, la décomposition va croissant avec l'intensité de la radiation, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, jusqu'à une certaine intensité où elle atteint son maximum. Elle décroît ensuite à mesure que l'intensité augmente. Pour un grand nombre de plantes, l'optimum d'intensité est certainement inférieur à la radiation solaire directe; elles décomposent mieux l'acide carbonique derrière un écran qu'en plein soleil. Ainsi, par exemple, une feuille de Bambou qui décompose 9^{cc} d'acide carbonique en plein soleil, en décompose pendant le même temps 17^{cc}, près du double, si on l'abrite derrière une feuille de papier. Ces plantes peuvent donc décomposer tout autant d'acide carbonique à l'ombre qu'au soleil. Il en est sans doute ainsi pour tous les végétaux qui prospèrent à l'ombre.

En concentrant progressivement la radiation solaire, on verrait sans doute la décomposition d'acide carbonique décroître de plus en plus, jusqu'à devenir nulle quand l'intensité aurait acquis une valeur suffisamment grande, inférieure pourtant à celle où la chlorophylle est détruite.

Les deux limites inférieure et supérieure des intensités efficaces, ainsi que l'intensité optimum, varient sans doute beaucoup avec la nature des plantes. Tel végétal décompose le plus énergiquement l'acide carbonique en plein soleil, parce que son optimum n'y est pas encore atteint; il paraît en être ainsi pour la plupart de nos plantes de grande culture. Tel autre, qui a son optimum beaucoup plus bas, préfère l'ombre d'une épaisse forêt, comme les Mousses, les

(1) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, t. IV, p. 597, 1868. — Duchartre : *Comptes rendus*, XLII, 1856. — Wolkoff : *Jahrbücher für wiss. Botanik*, t. V, 1866. — Kreuster : *Landwirtsch. Jahrbücher*, VII, p. 566, 1878. — Dehérain et Maquenne : *Sur la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles éclairées par des lumières artificielles* (*Ann. des sc. nat.* 6^e série, t. IX, p. 47, 1880). — Famintzin : *Décomposition de l'acide carbonique par les plantes exposées à la lumière artificielle et De l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes* (*Mélanges biologiques de Saint-Petersbourg*, t. X, 1880, et *Ann. des sc. nat.*, 6^e série, t. IX, p. 62 et 67, 1880.)

(2) Sachs : *Botanische Zeitung*, 1862 et 1864.

Fougères, les Oxalis, etc. Mais pour aucune plante ces trois intensités critiques n'ont encore été déterminées avec précision.

Influence de la température sur la décomposition de l'acide carbonique.

La décomposition de l'acide carbonique dépend de la température comme tous les autres phénomènes de la vie végétale, c'est-à-dire qu'il y a une limite inférieure au-dessous de laquelle elle ne s'opère pas, une limite supérieure au-dessus de laquelle elle ne s'opère plus, et quelque part entre les deux une température où elle s'opère le mieux possible.

Toutes choses étant égales d'ailleurs, c'est-à-dire la plante étant toujours soumise à une même radiation totale d'intensité optimum, ces trois températures critiques varient beaucoup suivant les plantes. Mais on n'a déterminé jusqu'ici avec quelque précision que la limite inférieure, et seulement dans un très petit nombre de cas. Ainsi l'on sait que les feuilles du Méléze décomposent déjà l'acide carbonique entre 0°,5 et 2°,5, et les herbes des prairies entre 1°,5 et 5°,5 (1). Dans un grand nombre de Mousses et d'Algues le phénomène commence aussi à de très basses températures. Dans la Vallisnérie, il ne s'opère qu'au-dessus de 6° et dans les *Potamogeton* seulement entre 10° et 15° (2).

Influence de la nature de la plante sur la décomposition de l'acide carbonique (3). — Pour la décomposition de l'acide carbonique, les plantes ont déjà, comme on vient de le voir, vis-à-vis de l'intensité de la radiation et vis-à-vis du degré de la température, des exigences et des préférences très inégales. Aussi, pour voir se manifester l'influence de leur nature propre sur le phénomène lui-même, est-il nécessaire d'exposer chacune d'elles, sous la même surface, à l'effet d'une même radiation constante, sous son optimum d'intensité et à son optimum de température. A cette condition seule, on obtiendra des résultats comparables. Les expériences n'ont pas encore pu être faites avec cette méthode rigoureuse. On s'est contenté de réaliser certaines conditions moyennes d'intensité et de température et d'y exposer les plantes les plus diverses. On a vu alors qu'elles décomposent dans le même temps des quantités d'acide carbonique très différentes. Les plantes grasses, par exemple, en décomposent beaucoup moins que les plantes herbacées. Une partie de ces différences, sur lesquelles nous aurons à revenir plus tard à propos des feuilles, tient certainement à ce que les plantes soumises à l'expérience se trouvaient inégalement éloignées de leurs optimums respectifs d'intensité et de température; le reste exprime l'influence spécifique réelle. Mais dans les résultats complexes obtenus jusqu'ici il est impossible de faire la part de ces deux causes.

En résumé, pour étudier dans les conditions les plus favorables le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la radiation absorbée par la chlorophylle, il faut choisir les plantes dont l'énergie spécifique décomposante est la plus grande et les placer, dans une radiation totale et constante, à l'optimum d'intensité et de température qui leur est propre.

La décomposition de l'acide carbonique n'est pas un phénomène d'induction. — Les conditions d'intensité et de température étant remplies, aussitôt

(1) D'après M. Boussingault.

(2) D'après MM. Clôez et Gratiolet.

(3) Th. de Saussure: *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804.

que la radiation tombe sur l'organe vert, y pénètre et y est absorbée, aussitôt commence, avec l'énergie qui convient à la plante considérée et aux conditions où elle est placée, la décomposition de l'acide carbonique. Tant que ces conditions demeurent les mêmes, elle se poursuit avec la même intensité ; si les conditions deviennent plus ou moins favorables, l'énergie croît ou décroît aussitôt dans le même rapport. Enfin si la radiation franchit tout à coup la limite inférieure ou supérieure des intensités efficaces, ou si elle cesse tout à coup de parvenir à la plante, brusquement aussi s'arrête la décomposition de l'acide carbonique (1). On n'observe pas ici cet effet ultérieur dont nous avons constaté l'existence pour l'action mécanique de la radiation et pour son action sur la formation de la chlorophylle.

Dans certains cas cependant un pareil effet ultérieur paraît avoir lieu. C'est dans les plantes qui vivent submergées dans l'eau et dont le corps est creusé de grandes lacunes pleines d'air, où l'oxygène produit par la décomposition de l'acide carbonique peut s'accumuler et atteindre une assez forte pression, avant de se dégager çà et là sous forme de courants de bulles par toutes les ouvertures accidentelles. Si l'on supprime tout à coup par un écran opaque la radiation incidente, le gaz continue de se dégager aux mêmes points, d'abord sous l'influence de la pression interne et ensuite sous l'influence de l'échange osmotique qui s'opère entre l'atmosphère des lacunes et le gaz dissous dans l'eau extérieure. Les courants de bulles peuvent continuer ainsi dans l'obscurité plusieurs heures durant. Et il semble que ce soit la décomposition de l'acide carbonique elle-même qui se poursuit dans ces conditions, quand c'est seulement l'effet d'une décomposition antérieure qui va s'épuisant peu à peu (2).

Hypothèse de la décomposition simultanée de l'eau. — Depuis longtemps on a été conduit à supposer, et même à regarder comme probable que la radiation absorbée par la chlorophylle décompose, outre l'acide carbonique et en même temps que lui, une partie de l'eau contenue dans la plante, en fixant l'hydrogène et mettant l'oxygène en liberté (5).

On est amené à le penser quand on considère que la plante produit et contient un grand nombre de composés formés soit exclusivement de carbone et d'hydrogène, comme le caoutchouc, soit de carbone et d'hydrogène associés à une quantité d'oxygène inférieure à celle qui formerait de l'eau avec l'hydrogène, comme les huiles essentielles et les corps gras. Mais on n'a pas jusqu'à présent apporté la preuve directe de cette décomposition de l'eau, ni montré qu'elle exige pour s'opérer l'intervention de la chlorophylle et de la radiation solaire. On est donc toujours réduit sur ce sujet aux hypothèses et aux probabilités.

(1) Boussingault : Comptes rendus, t. LXVIII, p. 410, 1869.

(2) Van Tieghem : Comptes rendus, t. LXV, p. 867, 1867 et t. LXIX, p. 551, 1869.

(5) D'après M. Boussingault et contrairement à l'opinion de Th. de Saussure.

§ 14

Action de l'électricité.

L'électricité se présente sous deux formes, suivant qu'elle est statique ou dynamique. Essayons de préciser l'action que, sous l'une ou l'autre de ces manières d'être, elle exerce sur la plante.

Effet de l'électricité statique. — On sait que la Terre et l'atmosphère qui l'entoure sont toujours pénétrées d'électricité, dont la quantité et la tension varient à tout moment. Comme la tension du sol est généralement différente de celle de l'air, il se fait entre le sol et l'atmosphère un échange perpétuel d'électricité.

Plongée dans le sol par ses racines dans lesquelles l'électricité possède la tension du sol, élevant dans l'atmosphère une cime rameuse où s'épanouissent ses rameaux et ses feuilles et qui partage naturellement la tension électrique de l'air, une plante isolée a donc son corps incessamment traversé par des courants qui se dirigent tantôt de haut en bas, tantôt de bas en haut. Les échanges électriques qui s'opèrent ainsi à travers le corps vivant de la plante sont-ils favorables à son développement et au bon accomplissement de ses fonctions ?

Depuis le milieu du dix-huitième siècle, un grand nombre d'observateurs se sont appliqués à résoudre cette question. Les expériences ont été conduites suivant deux méthodes. Tantôt on électrisait la plante, tantôt au contraire, en la recouvrant d'une cage métallique isolante, on la soustrayait à tout échange électrique; dans les deux cas, on en comparait la végétation à celle d'une plante voisine placée dans les mêmes conditions, mais abandonnée aux influences électriques naturelles. Par l'un comme par l'autre de ces deux procédés, les observateurs les plus modernes comme les plus anciens sont arrivés aux résultats les plus contradictoires, les uns soutenant que les échanges électriques ont une influence favorable très marquée sur le développement de la plante, les autres niant que l'électricité atmosphérique exerce sur le végétal un effet quelconque. La question n'est donc pas résolue et appelle de nouvelles recherches.

Effet de l'électricité dynamique. — Quelle est maintenant l'influence exercée par les courants électriques extérieurs sur le corps de la plante? Tout ce qu'on peut dire de général à cet égard, c'est que de très faibles courants constants, ou de très petites étincelles d'induction ne produisent aucun effet visible; c'est qu'une force électromotrice d'intensité moyenne cause dans le protoplasma des dommages comparables à ceux d'une température trop élevée; c'est qu'enfin un courant de forte intensité tue le protoplasma sans retour. Le protoplasma étant très mauvais conducteur du courant électrique, l'effet nuisible demeure circonscrit assez étroitement autour du point excité.

Ainsi, par exemple, sur le mouvement du protoplasma dans les feuilles de la Vallisnérie, le courant d'un petit élément de Grove n'exerce aucune action. Avec deux à quatre éléments, le mouvement protoplasmique se ralentit peu à peu, mais reprend ensuite toute son activité si l'on interrompt le courant avant sa cessation complète. Une fois complet, l'arrêt est définitif. Enfin le cou-

rant de 50 éléments de Grove détermine instantanément l'arrêt définitif du protoplasma (1). Ainsi encore sur les parties excitables des feuilles des *Mimosa*, des étamines du *Berberis* et du *Centaurea*, sur le gynostème du *Stylidium*, de faibles étincelles d'induction agissent comme le contact d'un corps dur ou l'ébranlement mécanique, et ces organes manifestent alors les mêmes mouvements. Des courants plus forts y détruisent tout à fait la sensibilité. Ils anéantissent aussi la mobilité périodique des feuilles de l'*Hedysarum gyrrans* (2).

§ 15

Action des gaz.

Les gaz qui entourent la plante exercent sur son corps une multiple action. Par leurs mouvements divers, ils y provoquent des mouvements ou des pressions ; c'est un effet mécanique. Ils se condensent à sa surface. Enfin ils le pénètrent, sont absorbés et parfois consommés par lui.

Effet mécanique des gaz sur la plante. — Par les agitations de l'atmosphère qu'on appelle le vent, les gaz qui composent l'air commun agissent mécaniquement sur les plantes. Cette action est indirecte ou directe.

Indirectement, en mêlant sans cesse les couches d'air, le vent rétablit autour de la plante l'uniformité de constitution chimique de l'air, sans cesse altérée par le végétal lui-même ; en même temps, il balaye la surface du corps et en éloigne les produits gazeux de son activité, qui lui deviendraient bientôt nuisibles s'ils s'y accumulaient.

Directement, le vent imprime au corps de la plante des mouvements plus ou moins violents et de continuelles flexions. Cet ébranlement provoque dans le végétal un effet utile et favorise notamment sa croissance en épaisseur. Il résulte, en effet, d'expériences anciennes que si l'on attache un jeune arbre, un Pommier, par exemple, de manière que sa région inférieure, haute d'environ 1 mètre, soit et demeure complètement immobile, pendant que la partie supérieure de la tige et sa couronne peuvent se courber sous la pression du vent, les parties supérieures et mobiles de la tige s'épaississent beaucoup, tandis que la région inférieure immobile gagne à peine en diamètre. Si l'arbre est attaché de manière que les flexions ne puissent s'opérer sous l'influence du vent que dans une seule direction, la direction Nord-Sud par exemple, l'épaississement dans cette direction est notablement plus fort que dans la direction perpendiculaire Est-Ouest (5).

Condensation des gaz sur la plante. — Sur les parties aériennes de la plante, les gaz de l'atmosphère se condensent énergiquement et forment une couche très fortement adhérente et souvent assez épaisse. Il suffit, pour s'en assu-

(1) Jürgensen : Studien des physiolog. Instituts zu Breslau, 1861, Heft I, p. 58. — Voir aussi : Heidenhain : *ibid.* 1865, Heft II, p. 65. — Brücke : Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1865, t. 46, p. 1. — Kühne : *Untersuchungen über das Protoplasma*, 1864, p. 96.

(2) Cohn : Jahresberichte der schles. Gesellschaft für vaterl. Cultur, 1861, Heft I, p. 24. — Kabsch : Botanische Zeitung 1861, p. 368.

(5) Knight : Philosophical Transactions, 1805.

rer, de plonger dans l'eau des rameaux ou des feuilles; l'air les revêt d'une couche argentée qui les empêche d'être mouillés. Les feuilles de Maïs, par exemple, de Lupin, de Trèfle, etc., plongées dans l'eau, se montrent toutes couvertes d'une couche d'air argentée, à l'exception de la nervure médiane, qui est mouillée. Au bout d'un certain temps l'air disparaît en se dissolvant dans l'eau, et toute la surface offre alors un aspect uniforme.

La forme que prend la rosée sur les feuilles est évidemment due à cette cause. Elle se dépose moins et ne se fixe pas sur les parties recouvertes d'air condensé; elle se forme mieux et peut se fixer, puisqu'elle les mouille, sur les parties nues. Aussi, d'une façon générale, la distribution des gouttes de rosée suit-elle le cours des nervures; elles s'y disposent à intervalles égaux, offrant ainsi l'aspect de files de perles. Plus la nervure est grosse, plus grosses sont aussi les gouttes qu'elle porte; il y en a donc de toutes les tailles sur la surface d'une feuille (1).

Mécanisme général de l'absorption. Osmose et diffusion. — On sait que lorsqu'un gaz est amené en présence d'un espace qui n'en renferme pas, il s'y répand jusqu'à ce qu'il soit uniformément réparti dans l'espace total. Il est indifférent que le nouvel espace soit vide ou occupé par un autre gaz, ou rempli par un liquide capable de dissoudre le gaz en question, pourvu bien entendu que ce gaz ou ce liquide ne puissent agir chimiquement sur lui. Il est indifférent aussi que le gaz soit à l'état libre, ou à l'état de dissolution, ou même à l'état de faible combinaison. Ce mouvement du gaz, de l'espace qu'il occupait dans l'espace nouveau qui lui est offert, jusqu'à complet équilibre, c'est la *diffusion*.

On sait aussi que si, entre l'espace occupé par le gaz et l'espace qu'on lui offre, on tend une membrane solide et perméable, le gaz traverse la membrane; il se diffuse ensuite dans l'espace contigu jusqu'à équilibre. Ce passage du gaz à travers les membranes, c'est l'*osmose*, qui n'est qu'un cas particulier de la diffusion.

En l'absence de membrane séparatrice, la diffusion ne dépend que des propriétés particulières du gaz considéré, s'il est libre et se diffuse dans le vide ou dans un espace occupé par d'autres gaz. Si, dissous dans un liquide, il se diffuse dans un espace libre, ou si, libre, il se diffuse dans un espace occupé par un liquide, la diffusion dépend en outre de la solubilité du gaz dans le liquide qu'il quitte ou dans le liquide où il pénètre. Enfin, si d'un liquide il passe dans un autre liquide, elle dépend à la fois de la nature du gaz et de celle des deux liquides en présence.

S'il y a une membrane séparatrice, le phénomène dépend en outre des qualités particulières de cette membrane, et notamment de sa perméabilité qui est différente pour les divers gaz (2).

Différents gaz enveloppent de toutes parts le corps de la plante, soit à l'état libre, comme dans l'atmosphère extérieure ou dans l'air qui se trouve confiné dans les interstices du sol, soit à l'état de dissolution dans l'eau. Ces gaz pénètrent dans la plante à travers les membranes des cellules superficielles, se dis-

(1) Sachs : *Notiz über Thaubildung auf Pflanzen* (Landw. Versuchsstationen, 1861, III, p. 45).

(2) Avec une membrane de caoutchouc, par exemple, les vitesses de passage sont représentées, d'après les expériences de Graham, par les nombres suivants : azote, 1; air, 1,15; oxygène, 2,56; hydrogène, 5,50; acide carbonique, 15,56.

solvent dans le protoplasma et le suc cellulaire, cheminent ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps : le tout conformément aux lois physiques de l'osmose et de la diffusion. Si, comme il arrive presque toujours dans la tige et les feuilles aériennes des plantes vasculaires, le corps est percé de stomates communiquant avec un système continu de cavités internes, les gaz pénètrent aussi directement par ces ouvertures et forment dans le corps une atmosphère intérieure en communication directe avec l'air ambiant. Tout aussi bien que celles de la surface, les cellules qui bordent les lacunes aërifères absorbent les gaz, les dissolvent et les transmettent par diffusion à leurs voisines. Si le corps est creusé d'un système continu de cavités internes sans stomates, comme c'est le cas pour les plantes submergées, les gaz, quand ils arrivent en abondance à travers le corps jusqu'aux cellules de bordure de ces cavités, s'échappent de la dissolution et se répandent à l'état gazeux dans le système lacunaire, où ils constituent aussi une atmosphère intérieure, mais qui est confinée.

Cette pénétration toute physique du corps de la plante par les gaz ambiants a lieu pour les divers gaz, vis-à-vis d'une même plante, suivant leur nature propre et leurs qualités osmotiques spéciales, et pour les diverses plantes ou parties de plante, vis-à-vis d'un même gaz, suivant leur nature spécifique et notamment suivant la qualité spéciale des membranes et des contenus de leurs cellules constitutives.

La consommation règle l'absorption. — Une fois cette absorption physique réalisée, de trois choses l'une. Ou bien le gaz est sans action chimique dans la plante, il n'est pas consommé, il n'est pas fixé par elle. Les choses demeurent par conséquent au même état ; l'équilibre diffusif une fois atteint se conserve, et aucune absorption nouvelle n'a lieu dans le milieu extérieur. Ou bien le gaz exerce une action chimique nuisible dans la plante et la tue ; aucune absorption nouvelle de quelque durée ne saurait non plus avoir lieu. Ou bien enfin le gaz est fixé utilement dans la plante, combiné tout entier aux substances qu'elle renferme, ou décomposé avec fixation d'une partie seulement de ses éléments. Dans les deux cas, il disparaît comme tel, il est consommé au point considéré et l'équilibre diffusif est détruit en ce point. Pour le rétablir, de tous les points voisins le gaz afflue aussitôt vers le lieu de consommation, et le mouvement se propage de proche en proche jusqu'à la périphérie du corps ou jusqu'au pourtour des lacunes internes. Le gaz de l'atmosphère extérieure ou de l'atmosphère intérieure se trouve donc aspiré et introduit dans le corps. Cette absorption nouvelle continue tant que dure la consommation interne et son intensité se règle peu à peu sur l'énergie même de cette consommation. Aussi peut-elle en donner la mesure exactement.

Nous avons donc à distinguer trois sortes de gaz : les gaz actifs, constamment consommés et absorbés continuellement, les gaz inertes et les gaz toxiques, en insistant surtout sur les premiers.

Gaz actifs. — Les seuls gaz qui exercent sur la plante une action utile ou nécessaire sont l'oxygène, l'acide carbonique et la vapeur d'eau.

Action de l'oxygène. — L'action de l'oxygène sur la plante consiste en une absorption qui s'opère sans discontinuité dans tous les points de son corps à la

fois, et en une fixation continuelle de l'oxygène absorbé sur les divers principes qui composent le protoplasma, en d'autres termes, en une oxydation continue. Sauf une exception remarquable dont nous parlerons tout à l'heure, cette oxydation continue et générale est nécessaire à la vie de la plante.

Généralité et nécessité de l'absorption de l'oxygène. — Le fait de cette absorption est facile à mettre en évidence. Dans un flacon bouché plein d'air ordinaire, on introduit une plante ou une partie de plante quelconque, tige, racine, feuille, fleur, fruit, graine, etc., prise à un état quelconque de son développement. Si la plante a de la chlorophylle, il faudra la protéger contre la radiation, pour éviter les complications qui résultent, comme on sait, de l'absorption des radiations par la matière verte. Après un temps suffisant, l'analyse du gaz du flacon montre que toute trace d'oxygène y a disparu. Si la plante ou partie de plante est disposée dans une éprouvette graduée renversée sur le mercure et contenant de l'air ordinaire, et si l'on a introduit à la surface du mercure quelques centimètres cubes d'une dissolution de potasse, on voit peu à peu le mercure monter dans l'éprouvette jusqu'à ce que le volume ait diminué de $\frac{1}{5}$, qui est la proportion d'oxygène renfermée dans l'air.

Non seulement cette absorption est générale et continue, mais elle est nécessaire. Dans l'expérience précédente, en effet, à partir du moment où la plante a absorbé la totalité de l'oxygène contenu dans l'atmosphère confinée qui l'entoure, les mouvements du protoplasma se suspendent et la croissance s'arrête. La première conséquence de ce fait, c'est que tous les phénomènes liés à la croissance vont être tout à coup supprimés. Sans oxygène, par exemple, point d'action fléchissante exercée sur le corps par une radiation latérale, même avec les plantes les plus sensibles, placées à l'optimum d'intensité et de température (1). Plus tard, la plante dépérit et meurt plus ou moins rapidement, suivant sa nature propre, en manifestant une série de phénomènes anormaux sur lesquels nous reviendrons plus loin. On exprime généralement cet état où le végétal est amené par la privation d'oxygène en disant qu'il y a asphyxie, que la plante est asphyxiée.

Et il ne suffit pas que le corps soit en contact avec l'oxygène par l'une de ses parties, par exemple par ses racines ou par ses feuilles si c'est une plante vasculaire, pour que l'ensemble puisse prospérer. La partie qui reçoit l'oxygène le consomme tout entier pour son compte; l'autre meurt asphyxiée. Chaque partie du corps agit sur l'oxygène et en exige le contact indépendamment des autres.

Absorption de l'oxygène enlevé à des combinaisons faibles ou fortes. — Dans le rôle nécessaire qu'il remplit, l'oxygène libre, gazeux ou dissous, ne peut-il pas être remplacé par une combinaison oxygénée où l'oxygène ne serait que faiblement uni, et par conséquent d'où il se séparerait facilement sous l'influence même de la plante, voire même par une combinaison plus forte que la plante aurait le pouvoir de décomposer pour l'en extraire? On peut répondre par l'affirmative à cette question.

L'oxyhémoglobine, qui colore en rouge vif les globules du sang des animaux vertébrés, est une combinaison oxygénée, et les cellules du corps de l'animal ont le pouvoir de la décomposer pour en extraire l'oxygène qui leur est nécessaire

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen*, loc. cit. I Th., p. 198. 1878.

en laissant à sa place une matière rouge noir, l'hémoglobine; celle-ci, amenée plus tard au contact de l'air, y puise de l'oxygène et reforme l'oxyhémoglobine. Les plantes ont la même faculté. Il suffit pour s'en convaincre de voir comment se développe dans le sang cette Algue de la famille des Bactériacées, dont les filaments grêles et incolores provoquent chez un grand nombre d'animaux et chez l'homme l'une des maladies parasitaires les plus redoutables, le *Charbon* : c'est le *Bacillus anthracis*. Ne trouvant pas en dissolution dans le plasma du sang l'oxygène qui lui est nécessaire, cette Algue décompose l'oxyhémoglobine à mesure qu'elle se régénère et l'empêche de parvenir aux organes. Pour vivre elle-même, elle tue par une asphyxie intérieure l'être où elle s'est établie. Tout le corps prend bientôt cette couleur noire due à l'hémoglobine désoxydée, qui a fait donner son nom à cette maladie (1).

Des combinaisons oxygénées où l'oxygène est retenu avec beaucoup plus de force que dans l'oxyhémoglobine, peuvent aussi être décomposées par la plante et lui donner l'oxygène qui lui est nécessaire. Tel est, par exemple, le protoxyde d'azote. Il semble tout au moins résulter de recherches récentes qu'en l'absence d'oxygène libre ce gaz peut entretenir la vie des plantes; il est décomposé peu à peu par le végétal; l'oxygène est consommé et l'azote reste isolé (2).

Exceptions apparentes. Résistance prolongée à l'asphyxie. — A cette règle générale il y a parfois des exceptions apparentes. Telle plante, par exemple, dont le corps est creusé de lacunes où l'oxygène a pénétré pendant une précédente exposition à l'air, pourra, si on l'expose dans une atmosphère confinée privée de ce gaz, continuer à croître pendant un certain temps, et donner l'illusion qu'elle vit sans oxygène, quand en réalité elle ne fait que consommer peu à peu l'oxygène qu'elle se trouvait avoir emmagasiné. Telle autre pourvue de chlorophylle, si on ne la protège pas contre la radiation, produit en décomposant l'acide carbonique qu'elle renferme au moment de sa mise en expérience, une certaine quantité d'oxygène qu'elle absorbe ensuite peu à peu en continuant de vivre et en dormant encore l'illusion qu'elle vit sans oxygène (3). Telle autre encore se développe bien pendant quelque temps dans un milieu liquide privé d'oxygène libre, mais contenant des principes qui ont fixé l'oxygène à l'état de combinaison faible, et qui l'abandonnent peu à peu à la plante. Ce ne sont là, en définitive, que des semblants d'exception et à tous ces cas la règle s'applique en réalité parfaitement.

Mais il est un certain nombre de plantes qui offrent une exception plus profonde, qu'il est plus difficile de faire rentrer dans la règle générale, qui s'y laissent cependant ramener. Il s'agit de certains Champignons, appartenant d'ailleurs aux divisions de ce groupe les plus éloignées l'une de l'autre, savoir : les *Saccharomyces* (la Levûre de bière, par exemple), plusieurs *Mucor*, etc.

A l'air ces plantes prospèrent en consommant de l'oxygène, comme toutes les

(1) Pasteur et Joubert : *Études sur la maladie charbonneuse*. (Comptes rendus, t. LXXXIV, p. 900, 1877) et *Charbon et Septicémie* (Comptes rendus, t. LXXXV, p. 101, 1877).

(2) Rischawi : *Zur Frage über die Athmung der Pflanzen*. (En langue russe, résumé dans Just : *Botanischer Jahresbericht* 1877, p. 722).

(3) Expériences de Th. de Saussure (*Recherches chimiques sur la végétation*, 1804) et de M. Gladstone (*Philosophical Magazine*, septembre 1851).

autres. A l'air seulement leur corps acquiert tout le développement dont il est susceptible, et donne naissance aux spores qui doivent conserver la plante et la reproduire. A l'air seulement leurs spores germent, et leurs cellules épuisées reprennent leur activité. Cependant, et c'est là que commence l'exception, quand on les place dans un liquide nutritif privé d'oxygène, non seulement ces végétaux ne périssent pas, mais ils continuent de croître (1). Leurs cellules s'arrondissent et se ramifient abondamment à plusieurs degrés ; les grains de ces chapelets rameux se détachent facilement et se disséminent dans le liquide ; chacun d'eux se ramifie bientôt à son tour et ainsi de suite. Pourtant, et c'est ici qu'on rentre dans la règle, cette croissance a un terme fatal. Si l'oxygène continue à faire défaut, elle s'arrête après un certain temps. Les cellules formées à ce moment poursuivent d'abord leur existence, mais plus tard elles s'épuisent peu à peu et enfin cessent de vivre.

Le phénomène qui nous occupe comprend donc deux phases successives : la croissance avec formation de cellules nouvelles et la vie poursuivie des cellules déjà formées.

La première phase peut s'expliquer par une provision interne d'oxygène faiblement combiné, que la plante aurait faite pendant qu'elle vivait à l'air libre et qui suffirait ensuite à alimenter, en s'épuisant peu à peu, la production d'un certain nombre de cellules nouvelles. Cette explication s'appuie d'ailleurs sur les faits. Ainsi, le moût de bière, au moment où l'on y introduit le *Saccharomyces*, contient de l'oxygène sous deux formes, dissous et combiné, dans les proportions suivantes par litre : oxygène dissous 4^{cc},7 à 5^{cc},6 ; oxygène combiné 20^{cc} à 42^{cc}, en tout 25^{cc} à 47^{cc} d'oxygène. Tout cet oxygène est d'abord enlevé au moût par la plante ; il n'en reste plus après douze heures, et cependant la Levûre s'est à peine accrue pendant ce temps, mais seulement gonflée. « L'oxygène est donc en quelque sorte emmagasiné dans les cellules, fixé sur leurs principes oxydables pour être mis en œuvre ultérieurement ou pour leur donner un *primum movens* de vie ou de nutrition, qui s'étend ensuite à plusieurs générations successives de cellules (2). » La période limitée pendant laquelle la plante est capable de croître, en l'absence actuelle d'oxygène libre ou faiblement combiné dans le milieu extérieur, se trouve ainsi ramenée à la règle générale.

Quant à la seconde phase, où la vie ne fait que se poursuivre en dehors de la présence de l'oxygène dans des cellules déjà formées, on peut la considérer comme une résistance prolongée à l'asphyxie. Nous y reviendrons plus loin.

C'est à cette double faculté d'emmagasiner de l'oxygène dans leurs cellules et de résister longtemps à l'asphyxie, que se réduit en définitive l'exception présentée par ces quelques plantes. Il faut remarquer d'ailleurs que les végétaux ordinaires ne sont pas sans offrir entre eux de grandes différences au point de vue de leur résistance à l'asphyxie.

Influence de la pression de l'oxygène dans le milieu extérieur sur l'absorption de ce gaz. — Nous avons supposé que l'oxygène avait dans le milieu extérieur une certaine pression moyenne, par exemple la pression de

(1) Pasteur : *Études sur la bière*, ch. VI, p. 229, 1876.

(2) Pasteur : *loc. cit.*, p. 557.

$\frac{1}{3}$ d'atmosphère qu'il possède dans l'air ordinaire. Dans ces conditions, son absorption s'opère toujours facilement. Il n'en est pas de même si sa pression devient plus forte ou plus faible (1).

Ainsi, sur la germination de l'Orge et du Cresson, une augmentation même légère dans la pression de l'oxygène agit d'une manière défavorable. Dans l'air comprimé à deux atmosphères, c'est-à-dire contenant environ 40 pour 100 d'oxygène, elle est manifestement ralentie. Dans l'oxygène pur, ou, ce qui revient au même, dans de l'air comprimé à cinq atmosphères, l'absorption de l'oxygène par la plante se fait beaucoup moins bien, et le retard apporté à la germination est extrêmement considérable. Les choses reviennent à leur état primitif si l'on raréfie l'oxygène pur au cinquième de la pression atmosphérique, ou si l'on rend à l'air sa pression normale. Dans l'air comprimé à six atmosphères, une *Sensitive* périt rapidement, le Ricin et le Melon ne germent plus. Au-dessus de sept atmosphères, l'Orge et le Cresson à leur tour cessent de germer.

De même si l'on raréfie l'air où la plante est plongée, l'absorption de l'oxygène se fait de moins en moins bien, et le végétal souffre de plus en plus. Elle cesse de s'opérer et la plante de vivre, quand l'air a atteint un certain degré de raréfaction, où cependant il renferme encore une notable proportion d'oxygène. Ainsi une *Sensitive* meurt si l'air est amené à 25^{cm} de pression, bien qu'il y ait encore dans cet air près de 7 pour 100 d'oxygène. L'Orge et le Cresson cessent de germer quand l'air est amené à 7^{cm} de pression, bien qu'alors il contienne encore 2,5 pour 100 d'oxygène.

En résumé, la pression que possède l'oxygène dans le milieu extérieur influe sur l'absorption de ce gaz par la plante. Il y a trois pressions critiques à distinguer : une limite inférieure et une limite supérieure au-dessous et au-dessus de laquelle l'absorption ne se produit plus, et quelque part entre les deux un optimum, c'est-à-dire une pression où l'absorption s'opère le mieux possible. Les deux limites et l'optimum varient sans doute suivant les plantes, mais pour aucun végétal ces pressions n'ont encore été déterminées avec précision. Il est probable que la pression de $\frac{1}{3}$, telle qu'elle existe dans l'air commun, est bien voisine de l'optimum pour la plupart des plantes.

Influence de la température sur l'absorption de l'oxygène (2). — De tous les phénomènes de la vie végétale l'absorption de l'oxygène est celui qui commence à la température la plus basse et qui se poursuit en augmentant d'intensité jusqu'à la température la plus élevée. Avec le Blé, par exemple, l'absorption d'oxygène commence déjà un peu au-dessous de 0°; elle va croissant ensuite, à peu près proportionnellement à la température, jusqu'au delà de 40°. Pourtant l'absorption est d'abord un peu plus lente, et plus tard un peu plus rapide que ne l'indique la proportionnalité, et la courbe qui exprime la marche du phénomène est légèrement convexe vers l'axe des abscisses.

C'est donc à peine si le phénomène a une limite inférieure, et il ne paraît avoir

(1) P. Bert : *La pression barométrique*, p. 845, 1878.

(2) Wolkoff et Mayer : *Beiträge zur Lehre über Athmung der Pflanzen* (Landwirthschaft. Jahrbücher, IV, 1874) et *Recherches sur la respiration des plantes* (Ann. des sc. nat., 6^e Série, I, p. 241, 1875). — A. Mayer : *Die Abhängigkeit der Pflanzenthmung von der Temperatur* (Landwirthschaft. Versuchsstationen, 1876, p. 340—349).

d'autre limite supérieure que la température où la plante est tuée. Entre les deux, sa marche, sans doute un peu variable suivant les plantes, est constamment croissante; du moins, si elle passe par un maximum, ce que l'expérience n'a pas montré jusqu'ici, il est certain que ce maximum est situé bien près de la limite supérieure. L'optimum de température pour ce phénomène, s'il en existe un, est donc placé beaucoup plus haut que pour tous les autres phénomènes de la vie végétale. On voit par là que l'absorption de l'oxygène et la croissance de la plante suivent par rapport à la température une marche essentiellement différente.

Comment l'absorption d'oxygène varie avec la nature de la plante, avec son âge, avec la partie que l'on considère. — Exposées à l'air dans les mêmes conditions et à la même température, les diverses plantes, prises au même âge et considérées dans les mêmes parties de leur corps si elles sont différenciées, absorbent dans le même temps, à égalité de surface, de volume ou de poids, des quantités d'oxygène fort différentes. Ainsi dans les végétaux pourvus de feuilles, ces organes, supposés entièrement développés, absorbent très inégalement l'oxygène. Les feuilles grasses comme celles de l'*Agave americana*, et celles des herbes de marais comme l'*Alisma Plantago*, sont au bas de l'échelle, n'absorbant en vingt-quatre heures que 0,7 à 0,8 de leur volume d'oxygène. Les feuilles persistantes des arbres toujours verts se tiennent au milieu. Les feuilles caduques des arbres se montrent les plus actives; celles de l'Abricotier et du Hêtre, par exemple, consomment jusqu'à huit fois leur volume d'oxygène en vingt-quatre heures (1).

Quand la plante est différenciée, ses divers membres consomment aussi, toutes choses égales d'ailleurs, une proportion d'oxygène très inégale. Une fleur, par exemple, en absorbe plus qu'une racine ou une feuille, et dans la fleur même les étamines en prennent plus que les pétales ou les sépales. Ainsi, pendant qu'une fleur de Giroflée absorbe en vingt-quatre heures 11 fois son volume d'oxygène, et les étamines seules jusqu'à 18 fois leur volume, les feuilles de la même plante n'en consomment que 4 fois leur volume (2).

Enfin pour une même partie du corps, la quantité d'oxygène absorbée varie avec l'âge et l'état de développement. C'est dans l'état d'extrême jeunesse et d'active croissance qu'elle augmente rapidement, pour atteindre bientôt sa plus grande énergie; elle décroît ensuite peu à peu à mesure que la croissance se ralentit. Ainsi un jeune embryon au sortir de la graine (3), une jeune pousse au sortir du bourgeon, en consomment plus qu'ils ne feront plus tard quand leur développement sera terminé (4).

Si donc on veut étudier dans toute son intensité le phénomène d'absorption de l'oxygène par le corps vivant de la plante, il faut choisir les végétaux qui ont le plus grand pouvoir absorbant. Il faut les prendre au moment et au lieu où ce pouvoir a sa plus grande énergie, c'est-à-dire soit à l'état de première jeunesse et

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, § 5, p. 94, 1804.

(2) Th. de Saussure : *De l'action des fleurs sur l'air* (Ann. de Chimie et de Physique, XXI, p. 279-302, 18.2).

(3) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, ch. I, 1804. — *Altération de l'air par la germination* (Ann. des sc. nat., 1^{re} série, II, p. 270-284, 1824).

(4) Garreau : *De la respiration dans la plante* (Ann. des sc. nat., 5^e série, XV, p. 5-56, 1851). — *Nouvelles recherches sur la respiration* (Ann. des sc. nat., 5^e série, XVI, p. 271-292, 1851).

de rapide croissance de la plante entière, par exemple à la germination de la graine chez les Phanérogames, soit plus tard dans l'organe le plus favorable, par exemple, s'il s'agit d'une Phanérogame, dans la fleur au moment de son épanouissement. Il faut aussi exposer la plante ou la partie de plante étudiée à l'optimum de pression d'oxygène et à l'optimum de température.

Emploi de l'oxygène absorbé. — L'oxygène qui, en vertu des lois physiques d'osmose et de diffusion, a pénétré dans la plante, s'y trouve continuellement employé à oxyder les divers principes constitutifs du corps, et c'est cet emploi même qui provoque et qui règle l'absorption continue de ce gaz.

Chez certaines plantes cette faculté oxydante acquiert un degré d'énergie tel, qu'en très peu de temps elles oxydent une grande quantité de la substance dont elles font leur nourriture et la rejettent au dehors ainsi transformée. Elles produisent donc continuellement, dans la nature, certaines matières fortement oxygénées et peuvent servir à les préparer dans l'industrie. Bornons-nous à en citer trois exemples, pris parmi ces petites Algues dépourvues de chlorophylle qui composent la famille des Bactériacées.

L'une est formée de petits articles étranglés au milieu, reliés par une matière gélatineuse et s'étendant sous forme de voile continu à la surface des liquides où ils se développent : c'est le *Micrococcus aceti*. Quand on lui donne de l'alcool $C^2H^6O^2$ pour aliment carboné, cette plante fixe l'oxygène sur la plus grande partie de cet alcool au fur et à mesure qu'il traverse son corps et le convertit en acide acétique $C^2H^4O^3$, qui s'échappe et va remplacer l'alcool dans le milieu extérieur. C'est sur la végétation de cette plante que repose la fabrication industrielle du vinaigre (1).

Une espèce voisine, le *Micrococcus oblongus*, nourrie avec de l'alcool le transforme aussi en acide acétique, mais quand on l'alimente avec du glucose, elle oxyde ce glucose $C^{12}H^{12}O^{12}$ et le convertit en un acide particulier, l'acide zymogluconique $C^{12}H^{12}O^{14}$ (2).

La troisième plante se compose aussi d'articles sphériques extrêmement petits, se multipliant rapidement par division, mais qui n'étant pas reliés par de la matière gélatineuse s'éparpillent aussitôt dans le milieu où ils se nourrissent. Ce milieu est la terre végétale elle-même. Ils absorbent avidement l'oxygène confiné dans le sol et le portent en grande partie sur l'azote, qui s'oxyde complètement et se convertit en acide nitrique (3). Cette plante est ainsi l'agent de la nitrification continue qui s'opère dans le sol et son rôle dans la nature est considérable. On peut l'appeler *Micrococcus nitrificans*.

Dans ces divers exemples, la matière sur laquelle porte principalement la puissance oxydante de la plante est bien connue : c'est l'alcool, c'est le glucose, c'est l'azote. Le produit principal qui résulte de cette oxydation est aussi parfaitement déterminé : c'est respectivement l'acide acétique, l'acide zymogluconique, l'acide nitrique. Mais dans la majorité des cas, c'est-à-dire dans toutes les plantes

(1) Pasteur : *Études sur le vinaigre*, Paris, 1868.

(2) Boutroux : *Sur une fermentation nouvelle du glucose* (Annales scient. de l'École normale, 2^e Série, t. X, p. 67, 1881).

(3) Schloesing et Müntz : *Recherches sur la nitrification* (Comptes rendus, t. LXXXIX, p. 891 et p. 1074, 1879).

ordinaires, on ne connaît ni l'un ni l'autre terme de la réaction, et le mode d'emploi de l'oxygène demeure caché. On peut cependant jeter indirectement quelque lumière sur la question en recherchant ce qui arrive quand on empêche, comme nous le disions tout à l'heure, l'oxygène d'arriver à la plante, c'est-à-dire en étudiant les conséquences chimiques d'une asphyxie prolongée.

On sait aujourd'hui qu'une plante ou partie de plante quelconque, même quand elle se trouve à l'état de vie ralentie et presque latente, à cette seule condition de renfermer du glucose ou une substance capable de se convertir en glucose, dès qu'on la prive d'oxygène, détruit ce glucose et forme notamment de l'alcool (1). La production d'alcool est donc la conséquence immédiate de l'asphyxie d'un végétal contenant du glucose. Si la plante est de celles qui peuvent continuer longtemps de vivre et de s'accroître dans ces conditions, comme la plupart des *Saccharomyces* et certains *Mucor*, et si elle est plongée en même temps dans un milieu contenant une grande quantité de glucose, en peu de temps elle y aura complètement détruit le sucre en formant une proportion considérable et correspondante d'alcool. C'est à l'aide de ces plantes, en effet, placées momentanément dans de pareilles conditions d'asphyxie, que l'industrie fabrique l'alcool et les boissons alcooliques : le vin, la bière, le cidre, etc.

Dès lors, se fondant sur la loi de continuité et partant de ce fait bien connu que dans les conditions d'aération normale le glucose contenu dans le corps est progressivement détruit, il est permis de croire que cette destruction s'opère dans les circonstances ordinaires comme en état d'asphyxie, c'est-à-dire en donnant naissance notamment à une proportion correspondante d'alcool. Comme, dans ces conditions, on ne trouve pas d'alcool en quantité sensible dans le corps de la plante, on est forcé d'admettre qu'il y est, au fur et à mesure de sa production, oxydé et transformé. Tel serait l'emploi, l'emploi principal au moins, de l'oxygène absorbé, et l'alcool étant nuisible au végétal, on en comprendrait en même temps la nécessité. L'oxygène venant à manquer, l'alcool se révélerait aussitôt et en s'accumulant peu à peu il entraînerait par son action délétère la mort de la plante.

A quel produit donnerait naissance cette oxydation continue de l'alcool? On est réduit encore ici à l'hypothèse. La plus probable est celle qui admet la formation d'acide acétique et sa condensation immédiate pour reconstituer du glucose. Les deux phénomènes successifs peuvent alors se représenter de la manière suivante : $5C^{12}H^{12}O^{12} - 6C^3H^6O^2 + 12CO^2, 6C^3H^6O^2 + 24O = 2C^{12}H^{12}O^{12} + 12HO$ (2).

Plantes qui ne peuvent vivre qu'en l'absence d'oxygène libre (5). — La nécessité de l'oxygène, libre ou enlevé à des combinaisons plus ou moins fortes, pour le développement régulier de la plante et l'accomplissement normal de ses fonctions, c'est la loi générale. A cette loi, quelques plantes font une remarquable exception.

(1) Lechartier et Bellamy (Comptes rendus, t. LXIX, p. 367 et p. 466, 1869). — Pasteur (Comptes rendus, t. LXXV, p. 784 et p. 1054, 1872). — Müntz (Comptes rendus, t. LXXXVI, p. 49, 1878). — Van Tieghem et Bonnier (Bulletin de la Soc. botanique, t. XXVII, p. 87, 1880).

(2) Voir sur ce point : Pfeffer : *Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze* (Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1878), et J. Wortmann : *Ueber die Beziehungen der Intramolecularen zur normalen Athmung der Pflanzen* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 500, 1880).

(5) Pasteur : *Études sur la bière*, ch. VI, p. 282, 1876.

Elles appartiennent toutes jusqu'ici à ces Algues filamenteuses incolores de la famille des Bactériacées qui forment les genres *Bacillus*, *Vibrio* et *Spirillum*. Non pas que toutes les espèces de ces genres présentent cette exception : la plupart suivent la règle. Ainsi, pour ne parler que du genre *Bacillus*, le *B. subtilis* ne peut vivre sans le contact de l'oxygène libre, et c'est toujours à la surface des liquides qu'il pullule ; le *B. anthracis* vit bien dans les profondeurs du corps des animaux, mais c'est, comme on l'a vu, en prenant son oxygène aux globules du sang. A côté de ces deux espèces, le même genre en renferme une troisième, le *Bacillus Amylobacter*, qui se comporte tout à fait autrement ; nous allons la prendre pour exemple, car de toutes les plantes en question c'est aujourd'hui la mieux connue (1).

La spore, qui résiste dans l'eau à une température de 105°, pousse en germant un tube qui s'allonge indéfiniment sans se ramifier, et qui se cloisonne en se désarticulant çà et là. Quand le milieu nutritif est épuisé dans quelqu'une de ses parties, l'allongement prend fin, chaque article grossit et forme de l'amidon amorphe dans son intérieur ; puis il donne naissance à une spore en même temps que l'amidon y disparaît peu à peu. Enfin la membrane elle-même se résorbe et la spore est mise en liberté. Aucune des phases de ce développement, pas même la germination des spores, ne peut s'accomplir tant qu'il y a de l'oxygène dans le milieu nutritif. Bien plus, exposée à un âge quelconque à l'action de l'oxygène de l'air, la plante périt. C'est seulement à l'état de spore, à l'état de vie latente, qu'elle peut supporter impunément le contact de l'air. Il semble qu'il entre ici dans la composition du corps vivant une matière extrêmement oxydable et dont l'oxydation entraîne son dépérissement et sa mort.

Certains Vibrions (*V. minimus*), certains Spirilles (*Sp. amyloferum*) se comportent de même (2).

Ce qu'il y a de très remarquable encore, c'est la décomposition particulière et toujours essentiellement la même que ces petits végétaux provoquent dans les diverses substances qui leur servent d'aliments carbonés. Qu'on leur offre de la cellulose (certaines variétés), de l'amidon en grains (certaines variétés), de la dextrine, de la gomme, de l'amidon soluble, du glucose, du sucre de canne, de la mannite, de la glycérine, de l'acide lactique, malique, citrique, etc., ils décomposent toujours la substance en formant de l'acide butyrique, de l'acide carbonique et de l'hydrogène. Ils sont, comme on dit, des *ferments butyriques*. L'*Amylobacter* est de tous le plus commun et le plus actif. Cette décomposition butyrique n'a pas lieu avec les espèces voisines des mêmes genres qui ont besoin d'oxygène, quand elles se nourrissent des mêmes substances comme aliments carbonés. Elle est liée à la vie sans air.

Ainsi, à côté de la presque totalité des plantes qui exigent la présence de l'oxy-

(1) Trécul : Comptes rendus, t. LXI, 1865 et t. LXV, 1867. — Ph. Van Tieghem : *Sur le Bacillus Amylobacter et son rôle dans la putréfaction des tissus végétaux* (Bulletin de la Soc. botanique, t. XXIV, p. 128, 1877). *Sur la fermentation de la cellulose* (Comptes rendus, t. LXXXVIII, p. 205, 1879). *Identité du Bacillus Amylobacter et du Vibrio butyrique de M. Pasteur* (Comptes rendus, t. LXXXIX, p. 5, 1879). *Sur le ferment butyrique (Bacillus Amylobacter) à l'époque de la houille* (*Ibid.*, p. 1102). — Prazmowski : *Botanische Zeitung*, 27 juin 1879. *Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien-Arten*, Leipzig, 1880.

(2) Ph. Van Tieghem : *Développement du Spirillum Amyloferum* (Bulletin de la Soc. botanique, t. XXVI, p. 65, 1879).

gène, qui sont *aérophiles*, il en est quelques-unes qui la redoutent, pour qui l'oxygène est un poison, qui sont *aérophobes*.

Absorption de l'acide carbonique. — L'acide carbonique, qui existe à l'état gazeux dans l'atmosphère où est exposée la plante et en dissolution dans l'eau qui la baigne, pénètre, s'il y a lieu, dans son corps, se dissout dans le protoplasma et dans le suc cellulaire, s'y répand enfin jusque dans les profondeurs, le tout conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Il se combine en même temps aux carbonates alcalins qui peuvent s'y trouver et les sature peu à peu.

Cela fait, si aucune cause n'agit en aucun point du corps de la plante pour décomposer ou fixer ce gaz, les choses en restent là, et aucune nouvelle absorption n'a lieu du dehors; l'équilibre une fois atteint persiste sans changement. Il en est ainsi toujours dans toutes les plantes dépourvues de chlorophylle et dans toutes les parties incolores des végétaux verts. Il en est ainsi des parties vertes elles-mêmes pendant la nuit et pendant les heures du jour où la radiation solaire ne les frappe pas avec la réfrangibilité et l'intensité que nous avons vues être nécessaires à la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la chlorophylle. Mais dès que cette dernière condition est remplie, et là où elle est remplie, tout change aussitôt.

L'acide carbonique est décomposé, le carbone est fixé dans le protoplasma et de l'oxygène se dégage. A mesure que l'acide carbonique disparaît ainsi dans une cellule, il y afflue de toutes les cellules voisines; les courants diffusifs se propagent de proche en proche jusqu'à la périphérie du corps et de là dans le milieu extérieur dont le gaz, aspiré par la plante, vient remplacer celui qui a été décomposé. C'est donc la décomposition même de l'acide carbonique dans les parties vertes qui provoque et qui règle l'absorption de ce gaz par ces mêmes parties. Aussi l'absorption peut-elle servir de mesure à la décomposition. On jugera donc de l'intensité décomposante d'une partie verte, pendant un temps donné et dans des conditions déterminées, par l'énergie absorbante de cette même partie, dans le même temps et dans les mêmes conditions.

Depuis que le fait de l'absorption de l'acide carbonique et de sa décomposition a été découvert, il y a près d'un siècle (1), de nombreuses recherches analytiques ont mis en évidence et mesuré l'absorption continue de ce gaz par les parties vertes des plantes, soumises à la radiation solaire dans les conditions les plus différentes, aussi bien dans l'air ordinaire qui ne renferme que 0,0005 d'acide carbonique (2), que dans l'eau commune qui en contient en dissolution une beaucoup plus grande quantité. Ces recherches ont aussi montré que, toutes choses égales d'ailleurs, l'absorption, comme la décomposition qui la provoque, dépend de la proportion d'acide carbonique qui se trouve dans le milieu extérieur, de la température, ainsi que de la nature spécifique et de l'âge de la plante considérée.

Influence de la pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur sur l'absorption de ce gaz par la plante. — Soumis à la radiation solaire

(1) Par Senebier en 1785.

(2) D'après les recherches récentes de M. Reiset : Comptes rendus, t. XC, p. 4144, 1880.

dans de l'acide carbonique pur, les organes verts n'absorbent pas ce gaz. Pour pouvoir être absorbé, il faut que l'acide carbonique soit étendu, dilué dans une certaine quantité de gaz inerte (1). On doit se demander dès lors quelle est la marche du phénomène avec le degré de dilution, c'est-à-dire avec la pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur.

On savait par des expériences anciennes que l'absorption s'opère mal dans une atmosphère confinée contenant 75 p. 100, 66 p. 100 et même 50 p. 100 d'acide carbonique, mais qu'elle est très énergique à la dose de 8 p. 100 (2). On savait aussi qu'elle s'accomplit encore bien dans l'atmosphère libre, qui n'en renferme que $\frac{1}{33}$ p. 100 (3). Plus récemment on a suivi, toutes choses égales d'ailleurs, la marche quantitative du phénomène entre ces limites extrêmes, et l'on a montré qu'il y a une certaine pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur pour laquelle l'absorption de ce gaz s'opère le mieux possible. Au delà de cet optimum, l'absorption va décroissant jusqu'à une limite supérieure où elle ne peut plus se produire, bien plus où l'acide carbonique exerce sur la plante une influence nuisible. En deçà de l'optimum, l'absorption décroît aussi, mais plus rapidement, jusqu'à la valeur qu'elle possède dans l'air ordinaire (4). Plus bas encore, on arriverait peut-être à une limite au-dessous de laquelle elle n'aurait plus lieu ; mais on n'a pas encore de recherches sur ce point.

L'optimum et sans doute aussi les deux limites varient d'ailleurs avec la nature des plantes. Ainsi, par exemple, l'optimum d'absorption a lieu avec 8 ou 10 p. 100 d'acide carbonique dans le *Glyceria spectabilis*, avec 5 à 7 p. 100 dans le *Typha latifolia* ; il est plus bas encore dans le *Nerium Oleander*.

Absorption de l'acide carbonique faiblement combiné. — Si l'organe vert est soumis à la radiation dans de l'eau tenant en dissolution de l'acide carbonique et en même temps des bicarbonates, du bicarbonate de chaux par exemple, il commence par absorber le gaz dissous, mais son action ne s'arrête pas là. Il décompose peu à peu le bicarbonate, absorbe l'acide carbonique, tandis que le carbonate de chaux se dépose çà et là à sa surface (5). Il se passe ici un phénomène analogue à l'absorption de l'oxygène enlevé par la plante à l'oxyhémoglobine.

Variation de l'absorption d'acide carbonique avec les conditions physiques extérieures, avec la nature et l'âge de la plante. — Quant à l'influence qu'exercent sur l'absorption de l'acide carbonique la réfrangibilité des radiations et leur intensité, la température, ainsi que la nature spécifique et l'âge de la plante considérée, tout ce que nous avons dit à cet égard pour la décomposition de ce gaz (p. 147 et suiv.) peut être transporté mot pour mot à son absorption, qui n'est qu'une conséquence directe et nécessaire de sa décomposition. Il est donc inutile d'y revenir.

(1) Boussingault : *Études sur les fonctions des feuilles* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, IV, p. 267, 1868).

(2) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804, p. 29.

(3) Boussingault : *Economie rurale*, I, p. 71, 1840. — Vogel et Wittwer : *Ueber den Einfluss der Vegetation, etc.* (Abhandlungen der k. Akad. der Wiss. zu München VI, 1851, p. 265-545.) — Rauwenhoff : *Onderzoek naar de Betrekking der groene Plantendeelen*, Amsterdam, 1855.

(4) Godlewski : *Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 545, 1875).

(5) Cloëz et Gratiolet : *Ann. de Chimie et de Physique*, t. XXXII, p. 41, 1849.

Remarquons seulement que l'absorption de l'acide carbonique est, comme sa décomposition, un phénomène essentiellement discontinu dans le temps et dans l'espace, tandis que l'absorption de l'oxygène, au contraire, est un phénomène continu à la fois dans l'espace et dans le temps.

Observons encore que deux plantes, considérées dans la même partie et au même âge, exposées chacune à l'optimum d'intensité lumineuse et de pression d'acide carbonique qui lui est propre, n'absorbent pas dans le même temps par l'unité de surface la même quantité d'acide carbonique. La différence, plus ou moins grande, mesure l'influence de la nature spécifique du végétal. On n'a pas encore de mesures directes sur ce point. Mais par une méthode indirecte, en déterminant le gain de matière solide et notamment le gain de carbone acquis dans le même temps par diverses plantes placées dans les mêmes conditions, on a obtenu quelques indications numériques. Elles portent à croire par exemple que, si l'on désigne par 100 la quantité d'acide carbonique absorbée en 10 heures par un centimètre carré de feuille dans la Capucine, le Haricot en absorbe 72, le Ricin 118 et le Grand-Soleil 124 (1).

Absorption de la vapeur d'eau. — A supposer que la plante n'ait pas dans son corps toute l'eau dont elle a besoin, si l'on vient à la placer dans une atmosphère contenant de la vapeur d'eau, elle l'absorbe peu à peu. La vapeur d'eau traverse les membranes périphériques, si elles sont perméables, se condense dans le protoplasma des cellules externes, et l'eau chemine ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Une fois le végétal arrivé à saturation, l'équilibre est atteint et l'absorption de la vapeur d'eau cesse d'avoir lieu. Alors de deux choses l'une : si la plante ne consomme pas d'eau, l'équilibre persiste et aucune absorption nouvelle ne se produit ; si au contraire la plante consomme de l'eau, soit en la fixant dans de nouveaux composés, soit en la dégageant en certains points de sa surface, soit simplement en augmentant de volume, l'équilibre est rompu et pour le rétablir une nouvelle quantité de vapeur d'eau pénètre du dehors dans le corps de la plante. A partir de la saturation, toute nouvelle absorption mesure exactement la consommation totale qui la provoque et qui la règle.

Une graine, par exemple, placée dans une atmosphère humide, absorbe peu à peu la vapeur d'eau et augmente progressivement de poids. Quand elle en a acquis une certaine quantité, environ 75 p. 100 de son poids dans la Fève, elle germe ; puis, à mesure que la plante développe sa racine, sa tige et ses feuilles, la consommation d'eau se poursuivant activement, l'absorption aussi continue énergiquement. D'une graine de Fève pesant 1^{er},5 on obtient ainsi, après 40 jours d'exposition dans une atmosphère humide, une jeune plante pesant 8^{es},7 et contenant 7 grammes d'eau. Toute cette eau a été absorbée d'abord par la graine, puis par la plante, à l'état de vapeur dans l'atmosphère extérieure.

Effet inéquilatéral de la vapeur d'eau. Hydrotropisme. — Si la vapeur d'eau est distribuée inégalement tout autour du corps de la plante dans l'espace

(1) Weber : *Ueber spezifische Assimilationsenergie* (Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, II, p. 546, 1879).

où il se développe, l'absorption aussi se fait inégalement et la croissance en est inégalement affectée. Le corps s'infléchit. Tantôt il devient concave du côté le plus humide, convexe du côté le plus sec ; sa croissance le dirige par conséquent vers la région la plus humide. Il en est ainsi dans les racines, comme on le verra plus tard. Tantôt c'est l'inverse, et le corps se penche et se dirige vers le côté le plus sec. Si l'on appelle *hydrotropisme* cette faculté de se courber ainsi sous l'influence d'un afflux inégal de vapeur d'eau, on dira que le corps ou la région du corps considérée est positivement hydrotropique dans le premier cas, négativement hydrotropique dans le second.

Dans l'étude des causes qui donnent aux diverses parties du corps de la plante la direction qu'elles affectent dans les conditions où elles se trouvent placées, il ne faudra jamais perdre de vue que la vapeur d'eau peut y jouer un rôle, en combinant son action fléchissante avec celle de la nutation, de la température, de la pesanteur et de la radiation.

Absorption des autres gaz. — Si nous mettons de côté le protoxyde d'azote qui semble, comme on l'a vu, pouvoir être décomposé par le végétal pour lui fournir de l'oxygène, les autres gaz qui font partie du milieu naturel où vivent les plantes, ou qui peuvent être introduits dans le milieu artificiel des expériences, sont tantôt inertes comme l'azote, l'hydrogène, l'oxyde de carbone, etc., tantôt des poisons plus ou moins violents, comme l'acide sulfureux, l'acide sulfhydrique, etc.

Gaz inertes. — L'azote enveloppe toujours le corps de la plante, soit à l'état gazeux dans l'air commun dont il forme les $\frac{4}{5}$ et dans l'atmosphère confinée du sol, soit à l'état de dissolution dans l'eau qui baigne souvent les racines et quelquefois le corps tout entier. Conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion, il pénètre dans la plante, entre en dissolution dans le suc cellulaire et dans le protoplasma, se répand dans le système des cavités internes et contribue à former cette atmosphère intérieure qui existe plus ou moins développée chez la plupart des plantes massives, mais qui atteint son maximum dans les plantes aquatiques. Une fois le corps de la plante ainsi imprégné d'azote, l'équilibre osmotique est atteint.

Pour qu'il fût détruit et qu'une nouvelle absorption fût possible, il faudrait ou que l'azote pût entrer en combinaison avec quelqu'un des composés qui existent dans les cellules et s'y trouver fixé, ou qu'il pût être à certains moments entraîné mécaniquement hors de la plante. L'inertie chimique de l'azote rend la première hypothèse peu probable. Et en effet les recherches les plus délicates instituées pour savoir si l'azote gazeux ou dissous est fixé de quelque manière par les plantes ont toutes abouti à un résultat négatif (1). Quant à l'entraînement mécanique, il a lieu réellement comme nous le verrons plus loin, et par ce fait une nouvelle absorption d'azote peut et doit se produire.

L'hydrogène, introduit dans une atmosphère confinée où est placée la plante, ou formant à lui seul cette atmosphère, pénètre dans le végétal, conformément aux lois d'osmose et de diffusion, mais il est et demeure sans action utile ou nuisible sur lui.

(1) Notamment les recherches de M. Boussingault sur les plantes vertes, et celles de M. Raulin sur les Champignons du groupe des Moisissures.

L'oxyde de carbone, introduit en proportion quelconque dans le milieu où vit la plante, la pénètre également, mais se montre tout aussi inerte que l'azote et l'hydrogène. Il ne lui est pas utile; la radiation absorbée par la chlorophylle, qui décompose si énergiquement l'acide carbonique, est incapable de décomposer l'oxyde de carbone; cette remarque trouvera plus loin son emploi. Il ne lui est pas nuisible non plus, et cette observation est intéressante si l'on se rappelle combien, même à petite dose, l'oxyde de carbone est délétère pour les animaux.

On pourra donc, dans les expériences, substituer impunément l'hydrogène ou l'oxyde de carbone à l'azote pour amener l'oxygène et l'acide carbonique que l'on présente à la plante au degré de dilution qui est le plus favorable à l'absorption de ces gaz.

Gaz et vapeurs toxiques. — L'acide sulfureux, même à petite dose, nuit aux plantes vertes; il détermine sur les feuilles des taches olivâtres qui bientôt deviennent brunes.

L'acide sulfhydrique, même à la dose de $\frac{1}{1300}$ dans l'air, est nuisible aux plantes vertes et jaunit promptement les feuilles. Ces deux gaz paraissent donc agir spécialement sur la chlorophylle. Aussi leur influence sur les plantes incolores est-elle beaucoup moins nuisible. Il y a même telles de ces plantes, comme ces Oscillaires blanches qu'on appelle des *Beggiatoa*, qui vivent et pul-lulent dans les eaux sulfureuses contenant une forte proportion d'acide sulfhydrique.

L'acide carbonique lui-même, on l'a vu, devient toxique quand sa tension dans l'atmosphère dépasse 50 pour 100. L'oxygène agit aussi comme un poison quand sa tension est supérieure à une atmosphère et demie, c'est-à-dire dans l'air commun comprimé vers sept ou huit atmosphères.

Les vapeurs émanées de certains liquides volatils, comme l'alcool, l'éther, le chloroforme, etc., ont aussi sur la plante une action nuisible qui s'exerce à deux degrés. A petite dose, les vapeurs d'éther provoquent simplement un arrêt momentané des propriétés du protoplasma, de ses mouvements par exemple, ou encore du pouvoir qu'il possède de décomposer l'acide carbonique sous l'influence de la radiation. Mais dès que la plante est soustraite à l'action de la vapeur, toutes ses facultés renaissent; le jeu n'en était que suspendu. On appelle *anesthésie* cette suspension, et *anesthésiques* les vapeurs qui la déterminent (1). A haute dose ou par une action prolongée de l'anesthésique, le protoplasma perd toutes ses propriétés d'une façon définitive et la plante est tuée.

Utilité pour la plante de l'absorption des gaz. — C'est par cette voie d'absorption gazeuse que trois des corps simples nécessaires à l'édification du corps, savoir: dans toutes les plantes, l'oxygène et l'hydrogène, et dans les plantes vertes, le carbone, sont amenés et fixés en lui. C'est sur cette absorption par conséquent que repose une part importante de l'assimilation des douze corps simples que nous avons vus plus haut être indispensables au végétal.

(1) Cl. Bernard : *Leçons sur les phénomènes de la vie*, I, p. 267, 1878.

§ 16

Action des liquides et des substances dissoutes.

Les liquides qui entourent la plante, principalement l'eau et les matières dissoutes, exercent sur son corps une double action : un effet mécanique dû à leur présence et à leurs mouvements, un effet physico-chimique dû à leur pénétration et à leur absorption.

Effet mécanique de l'eau sur la plante. — Sur les plantes submergées, l'eau agit mécaniquement par ses mouvements. Cette action est tantôt nuisible, tantôt utile et même nécessaire. Telle plante prospère dans les eaux stagnantes, telle autre préfère les eaux vives, telle autre encore ne vit que dans les chutes et les rapides.

Sur les parties du corps en voie de croissance situées dans l'air ou dans le sol, l'eau, quand elle est amenée d'un côté seulement en contact avec ces parties, y provoque une inégalité de croissance qui se manifeste bientôt par une flexion soit vers le liquide, soit en sens contraire, suivant la nature des organes. Ces flexions hydrotropiques s'observent principalement sur les racines terrestres, et s'y développent sous l'influence des inégalités de répartition de l'eau à l'intérieur du sol ; elles sont assez énergiques pour vaincre le géotropisme positif des racines. Nous y reviendrons à leur sujet.

Mécanisme général de l'absorption des liquides et des matières dissoutes. Diffusion et osmose. — On sait que lorsque deux liquides sont amenés en contact, à supposer bien entendu qu'ils soient miscibles l'un à l'autre et incapables de réagir chimiquement l'un sur l'autre, les molécules du premier se répandent progressivement dans tout l'espace occupé par le second, et réciproquement. Les deux liquides se pénètrent mutuellement et se mêlent peu à peu, jusqu'à ce que le mélange ait acquis une composition uniforme. Ce mouvement des particules, c'est la *diffusion* ; on dit que les deux liquides se diffusent l'un dans l'autre. Si une membrane perméable sépare les deux liquides, ils traversent cette membrane et, arrivés à la face opposée, ils se diffusent l'un dans l'autre comme dans le premier cas : c'est alors l'*osmose*, qui n'est autre chose que la diffusion dans des conditions particulières. S'il n'y a pas de membrane, la diffusion ne dépend que des qualités particulières des deux liquides en présence. S'il y a une membrane, le phénomène dépend en outre des propriétés spéciales de la membrane, notamment de sa perméabilité inégale pour les deux liquides en présence, et qui peut même être nulle pour l'un d'eux.

Au lieu de deux liquides purs, de nature différente, cas qui se présente rarement dans la plante, considérons maintenant un liquide pur, l'eau par exemple, et ce même liquide tenant en dissolution une matière soluble quelconque. Si ces deux liquides sont amenés en contact direct, les molécules de la substance dissoute, mises en présence d'un espace qui n'en renferme pas, s'y répandent de proche en proche, et leur déplacement ne cesse que quand la composition de la dissolution totale est devenue la même dans tout l'espace.

C'est encore la diffusion. Les choses se passent de même si l'eau où se diffuse la substance soluble, au lieu d'être pure, renferme en solution diverses autres substances, incapables de réagir chimiquement sur la première. Chaque substance se diffuse alors comme si elle était seule. Si la dissolution et l'eau pure sont séparées par une membrane, la substance dissoute traverse la membrane et se diffuse de l'autre côté, comme dans le premier cas. C'est alors l'osmose, qui n'est encore ici qu'une diffusion dans des conditions spéciales. Quand il n'y a pas de membrane, le phénomène ne dépend que des propriétés particulières de la substance soluble : quand il y a une membrane, il dépend en outre de la qualité propre de la membrane, c'est-à-dire de son inégale perméabilité pour les diverses substances dissoutes, perméabilité qui peut quelquefois devenir nulle pour certaines d'entre elles. Ainsi tandis que les substances facilement cristallisables, comme les sels, le sucre, etc., traversent aisément les membranes, les substances difficilement cristallisables, comme la gomme, l'albumine et toutes les matières albuminoïdes, les traversent avec peine, et il est facile d'en trouver qu'elles ne traversent pas du tout.

Les phénomènes généraux de diffusion et d'osmose une fois rappelés, il est aisé de comprendre le mécanisme général de l'absorption, temporaire ou continue, que la plante exerce sur les liquides et les matières dissoutes situées dans le milieu extérieur.

Considérons d'abord un liquide pur, de l'eau distillée par exemple, puisque c'est l'eau qui joue ici le rôle principal. A supposer que la plante soit dépourvue d'eau ou n'en contienne pas tout ce qu'elle peut en renfermer, à supposer aussi que les membranes externes des cellules périphériques soient, au lieu considéré, perméables à l'eau, l'eau passera à travers ces membranes, se répandra dans le protoplasma des cellules, cheminera ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Une fois le corps saturé et gonflé d'eau, il y a équilibre et l'eau cesse pour le moment d'y pénétrer. Alors de deux choses l'une :

Si la plante ne s'accroît pas et ne rejette en aucun point de sa surface la moindre quantité d'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si elle ne consomme pas d'eau, comme c'est le cas par exemple pour une plante aquatique submergée qui a fini sa croissance, l'équilibre n'est pas rompu et aucune nouvelle absorption d'eau ne se produit. Si au contraire la plante s'accroît, ou si par une certaine région de sa surface elle dégage de l'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si par une cause quelconque elle consomme de l'eau, l'équilibre est à tout instant rompu, et en conséquence, les phénomènes d'osmose et de diffusion poursuivant leur cours, la plante continue à absorber de l'eau dans le milieu extérieur. La quantité d'eau absorbée désormais dans un temps donné mesure exactement la somme de l'eau consommée à l'intérieur de la plante et de l'eau déagée à sa surface libre dans le milieu extérieur. A partir du moment où l'équilibre osmotique est atteint, c'est cette consommation totale qui provoque et qui règle l'absorption, laquelle à son tour, à partir de cet instant, peut servir à la mesurer.

Au lieu d'eau distillée, considérons maintenant de l'eau tenant en dissolution une substance soluble quelconque, dont la plante sera supposée dépourvue ou insuffisamment pourvue. Pour fixer les idées, supposons d'abord que le végétal

soit saturé d'eau, sans qu'aucune cause ne vienne dans le cours de l'expérience troubler cet équilibre. L'eau de la dissolution n'y pénétrera pas. Mais la substance dissoute traversera les membranes externes, se diffusera dans les cellules périphériques, pour se répandre ensuite de la même manière de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois générales d'osmose et de diffusion, et suivant les propriétés osmotiques et diffusives particulières de la substance en question et des membranes cellulaires. Une fois l'équilibre atteint entre la plante et la dissolution vis-à-vis de la substance dissoute, il peut se passer deux choses. Ou bien cette substance n'est pas fixée par le végétal; alors l'équilibre se conserve et aucune nouvelle introduction n'a lieu du dehors. Ou bien cette substance se combine dans la plante à d'autres principes, est décomposée, ou simplement transformée, rendue insoluble par exemple, en un mot elle disparaît comme telle, auquel cas on peut la dire d'une façon générale consommée par le végétal; alors l'équilibre est incessamment rompu. Pour le rétablir, de tous les points voisins la substance afflue vers le lieu de consommation, le mouvement se propage de proche en proche jusqu'à la périphérie et s'étend au delà dans la dissolution, dont une partie de la substance dissoute est aspirée dans la plante. Tant que dure la consommation interne, l'absorption continue et peut lui servir de mesure. A partir du moment où l'équilibre diffusif est établi, la quantité de matière absorbée pendant un certain temps correspond, en effet, exactement à celle qui, dans le même temps, a été consommée par le végétal.

On voit donc que, dans les conditions de réplétion aqueuse où nous nous sommes placés et qui sont très fréquemment réalisées dans la nature, l'absorption de la substance dissoute se fait indépendamment de celle de l'eau.

Si, dans ces mêmes conditions, l'eau renferme en dissolution non pas une substance, mais deux, trois, ou même un très grand nombre, comme c'est le cas pour les eaux naturelles, chacune de ces substances se comporte comme nous venons de l'expliquer et comme si elle était seule. Une fois l'équilibre diffusif établi entre la plante et la dissolution pour chacune des substances, conformément à leurs propriétés osmotiques et diffusives particulières, celles de ces matières qui trouvent un emploi quelconque dans le végétal et qui y disparaissent comme telles, en un mot qui y sont consommées d'une façon quelconque, continuent seules à être absorbées proportionnellement à cette consommation; les autres n'y pénètrent plus. Celles qui y pénètrent le font indépendamment et en vertu de leur consommation individuelle, comme si chacune d'elles était seule. Enfin toutes, comme on voit, sont absorbées indépendamment de l'eau, qui n'entre pas. Le titre de la dissolution extérieure va donc sans cesse en diminuant.

Supposons maintenant que, pour chacune des substances dissoutes dans l'eau qui la baigne, la plante se trouve et demeure en état d'équilibre osmotique et diffusif, tandis qu'elle dépense continuellement de l'eau. Alors l'eau seule sera absorbée, toutes les matières dissoutes resteront dehors, et le titre de la dissolution ira en augmentant.

Admettons enfin que les conditions de saturation de la plante ne soient réalisées ni pour l'eau, ni pour les divers sels qu'elle tient en dissolution, ou qu'étant réalisées un moment elles cessent de l'être bientôt, parce que la plante

consomme continuellement de l'eau et des substances dissoutes. Alors, tous les éléments de la dissolution complexe seront absorbés à la fois, mais chacun indépendamment de tous les autres, comme s'il était seul, en rapport avec l'intensité de la consommation particulière que la plante fait de chacun d'eux (1).

Dans ces dernières conditions, qui sont aussi les plus habituelles, c'est tantôt l'eau, tantôt l'ensemble des substances dissoutes qui est absorbé en plus grande quantité, et par suite, la dissolution extérieure tantôt se concentre et tantôt s'affaiblit. Et parmi les substances dissoutes capables d'être consommées et par conséquent absorbées, c'est tantôt l'une, tantôt l'autre qui domine. Cela dépend à la fois des conditions extérieures où se trouve la plante et de son état de développement, de la partie de son corps mouillé que l'on considère, enfin de sa nature spécifique.

En résumé, et c'est ce qu'il faut bien comprendre, ce n'est pas la dissolution qui pénètre dans la plante, c'est la plante qui tire de la dissolution tout ce qu'elle consomme et par cela seul qu'elle le consomme (2).

Conséquences de ce mécanisme. — Voilà tout le mécanisme de l'absorption relative des diverses substances dissoutes dans l'eau et de l'eau elle-même. Il en résulte deux conséquences.

D'abord certaines substances, qui existent dans le liquide extérieur en proportion tellement faible qu'elles échappent à l'analyse, peuvent s'accumuler en grande quantité dans le corps de la plante, si elles y sont à tout instant combinées ou solidifiées. D'autres substances, au contraire, qui existent en grande quantité dans le liquide extérieur, peuvent se trouver dans le végétal en proportion assez minime pour échapper à l'analyse, si leur pouvoir osmotique est faible et si elles n'y sont en aucune façon consommées.

Ensuite il faut bien se garder de croire que la consommation d'une substance, et par suite son absorption consécutive, soit toujours une marque de sa nécessité ou seulement de son utilité dans l'édification du corps de la plante. Il existe en effet de telles consommations, qu'on peut appeler *nécessaires*. Mais à côté d'elles, il y a aussi des consommations, des accumulations qu'on peut dire *accidentelles*. Ainsi par exemple l'acide oxalique, qui est produit en abondance dans un grand nombre de végétaux, forme avec la chaux un composé insoluble, l'oxalate de chaux, qui se précipite et cristallise dans les cellules. Il en résulte aussitôt une nouvelle absorption de chaux dans le milieu extérieur. Souvent il s'opère ainsi une énorme accumulation de chaux dans le corps de la plante, où cette base est cependant sans aucune utilité directe. Elle sert sans doute indirectement à neutraliser l'effet nuisible que pourrait avoir l'acide oxalique. Il en est de même de la silice, qui se fixe en grande quantité dans les membranes de cellulose, mais dont la proportion peut varier beaucoup sans influencer sur le développement de la plante, comme on le voit dans la tige des Graminées.

(1) Th. de Saussure: *Recherches cliniques sur la végétation*, p. 240, 1804. — Delhérain: *Recherches sur l'assimilation des substances minérales par les plantes* (Ann. des sc. nat., 5^e série, VIII, 1867, p. 145).

(2) On a insisté à dessein sur cette indépendance d'absorption de l'eau et des sels dissous. C'est à tort, en effet, que, généralisant les résultats d'expériences faites par Th. de Saussure dans de certaines conditions, on a pris l'habitude de dire que les sels dissous sont toujours absorbés par la plante en moindre proportion que l'eau, que toujours la dissolution se concentre à l'extérieur.

Lieu de l'absorption. — Si le corps est tout entier plongé dans la dissolution, comme c'est le cas pour les plantes aquatiques submergées, si en outre sa surface est en tous ses points perméable au liquide, l'absorption aura lieu par toute la surface. Mais en même temps, comme les phénomènes d'osmose dépendent de la nature particulière des membranes, la proportion où elle aura lieu pour les divers éléments de la dissolution pourra différer d'un membre à l'autre, si les membres présentent de telles différences dans la constitution de leurs membranes. Ainsi, dans l'*Elodea canadensis*, l'absorption n'est sans doute pas la même le long des racines que le long des tiges et des feuilles : on verra en effet plus tard qu'il y a de grandes différences superficielles entre ces deux sortes de membres.

Si le corps n'est immergé qu'en partie, comme dans une plante aérienne ordinaire dont les racines seules et quelquefois aussi la partie inférieure de la tige plongent dans le sol imbibé d'eau, l'absorption, sans cesser d'être possible dans les parties sèches si les membranes externes y sont perméables, n'a lieu en réalité que par les parties plongées. Encore ne s'y opère-t-elle que dans les régions où les membranes superficielles sont demeurées perméables. Nous reviendrons plus tard sur ce point, en traitant des racines.

Mécanisme de l'absorption dans un sol imbibé d'eau (1). — Si le corps de la plante, au lieu d'être plongé directement dans un liquide homogène, est placé dans un sol imbibé d'eau, les choses se passent essentiellement de la même manière, à une différence près, dont il faut être averti. Dans les petits interstices des particules solides de la terre, l'eau avec les matières dissoutes se trouve fortement retenue par l'adhésion capillaire; cette force combat la force d'aspiration de la plante, et celle-ci peut se dessécher dans un sol renfermant encore une notable proportion d'eau. Cette proportion d'eau que le végétal est impuissant à enlever à la terre varie pour une même plante avec la nature du sol et la finesse des particules qui le composent, et pour un même sol avec la nature spécifique des plantes. Ainsi par exemple, un plant de Tabac se fane quand le sol contient encore : 12 p. 100 d'eau si c'est du terreau, 8 p. 100 d'eau si c'est de l'argile, 1,5 p. 100 d'eau si c'est du sable.

Absorption des matières colorantes. — Les principes colorants sont soumis aux mêmes lois d'absorption que tous les autres. S'ils ne sont pas réellement dissous, mais seulement en suspension dans le liquide, comme le carmin, l'indigo, il va sans dire qu'ils n'y pénètrent pas. S'ils sont dissous, de deux choses l'une : ou bien ils sont de composition complexe, albuminoïdes, incapables de cristalliser, en un mot de cette nature de substances qui ne passent que très difficilement ou qui ne passent pas du tout à travers les membranes; alors ils ne pénètrent pas dans la plante intacte : C'est le cas pour une infusion de Cochenille, de safran ou de bois de Campêche et pour le suc rouge des baies de *Phytolacca* (2); ou bien ils sont de composition plus simple et cristallisent facilement, comme la fuchsine, l'éosine, le violet de quinoléine; alors, comme toutes les substances ce genre, qui traversent facilement les membranes, ils entrent dans le corps de la plante et s'y diffusent (3).

(1) Sachs : *Physiologie végétale*, p. 487, 1868.

(2) Trinchinetti : *Sulla facoltà assorbente delle radici*, Milan, 1845.

(3) Cornu et Mer : Actes du Congrès international de Botanique et d'Horticulture. Paris, 1878.

Le mécanisme général de l'absorption étant maintenant bien compris, il faut étudier isolément les diverses conditions qui, toutes choses égales d'ailleurs, influent sur le phénomène, notamment l'action de la température, celle de la quantité de la matière dissoute ou du titre de la dissolution, enfin celle de la nature spécifique de la plante, de son âge et de la qualité de celui de ses membres que l'on considère.

Influence de la température sur l'absorption des liquides et des substances dissoutes. — Le peu qu'on sait sur ce point est relatif à l'absorption de l'eau par les racines de quelques plantes Phanérogames (1). Il y a ici, comme pour tous les autres phénomènes qui dépendent de la température, une limite inférieure, un optimum et une limite supérieure.

Pour la limite inférieure, on a remarqué que si la température du sol où elles plongent s'abaisse jusque vers 5° à 5°, les racines de Tabac ou de Courge n'absorbent plus qu'une quantité d'eau insuffisante pour compenser une consommation même très réduite; les plantes se fanent. Il suffit de réchauffer le sol vers 12° à 18° pour leur rendre toute leur activité. Les racines de Chou et de Navet au contraire puisent encore, même dans un sol refroidi jusque vers 0°, assez d'eau pour se maintenir en bon état (2). Il en est de même pour le Lierre, dont les racines plongées dans l'eau absorbent encore notablement quand la température du liquide est maintenue entre 0° et 1°.

A partir de ces basses températures, l'absorption va croissant peu à peu, d'abord lentement, puis rapidement, jusqu'à une certaine température où elle atteint son maximum: après quoi elle va diminuant à mesure que la température continue d'augmenter. Ainsi une racine de Saule a absorbé 0,20 à 11°,5; 0,24 à 15°; 0,42 à 18°; 0,57 à 24°; 0,27 à 28°. La limite supérieure n'a pas été déterminée.

Comme la limite inférieure, l'optimum de température pour l'absorption varie avec la nature de la plante. Il a été trouvé à 19° pour le Saule, à 16°,5 pour le Laurier-Rose.

Influence de la proportion de la substance dissoute sur son absorption. — Pour qu'une substance dissoute soit, toutes choses égales d'ailleurs, absorbée le mieux possible par la plante, il faut probablement qu'elle se trouve en une certaine proportion, qui est pour elle un optimum de concentration. Au-dessus et au-dessous de cette proportion, l'absorption se ralentit sans doute et il y a une limite inférieure et une limite supérieure au-dessous et au-dessus de laquelle elle ne se produit plus. Ce qui se passe pour l'oxygène et pour l'acide carbonique porte à croire qu'il en est de même pour toutes les autres substances absorbables.

Sans doute aussi ces proportions et notamment l'optimum sont variables, pour la même substance dissoute, suivant les plantes. Mais on n'a pas encore de données précises sur tous ces points.

Influence des diverses substances dissoutes et de leur proportion sur l'absorption de l'eau. — On sait depuis longtemps que les substances dissoutes

(1) J. Vesque : *De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines* (Ann. des sc. nat., 6^e série, VI, p. 169, 1878).

(2) Sachs : *Traité de botanique*, p. 855, 1874.

exercer sur l'absorption de l'eau une certaine influence (1). Cette influence a été étudiée récemment avec plus de précision par une série d'expériences comparatives (2). En solution diluée, les acides (acides nitrique, oxalique, tartrique, carbonique) activent l'absorption, tandis que les alcalis (potasse, soude, ammoniaque) la ralentissent. Avec les sels, l'absorption de l'eau dépend à la fois de la nature du sel et de la concentration de la dissolution. Pour un sel donné, l'absorption augmente jusqu'à un certain degré de concentration, où elle atteint un maximum, puis diminue au delà. Pour les sels alcalins le maximum est plus rapidement atteint, en d'autres termes l'optimum de concentration est plus faible que pour les sels acides. Les sels neutres se montrent intermédiaires. Mais lorsque l'eau renferme plusieurs sels mélangés, l'effet est tout autre. Si minime que soit la concentration, l'absorption se montre alors plus faible qu'avec l'eau distillée. Ce résultat singulier est difficile à expliquer et le sujet mérite de nouvelles recherches.

Il faut d'ailleurs, dans ce genre d'expériences, faire grande attention à l'état où l'on prend le végétal au début et qui est la conséquence de son régime antérieur (5). Après avoir été soumise pendant quelques jours au régime de l'eau distillée, la plante, un *Lierre* par exemple, absorbe mieux une dissolution saline à 2 pour 1000 de concentration que l'eau distillée. Après avoir été soumise quelque temps au régime de la dissolution saline, la même plante absorbe au contraire mieux l'eau distillée que la dissolution.

Influence de la nature de la plante, de son âge, et de la qualité du membre sur l'absorption. — En considérant le même membre au même âge dans des plantes différentes et en le soumettant à l'action d'une même dissolution d'un seul sel, à l'optimum de température et de concentration, on verrait se manifester, dans la quantité de sel absorbée pendant le même temps, des différences qui exprimeraient l'influence spécifique de la plante. En étudiant dans le même végétal le même membre à des âges différents, l'influence de l'état du développement deviendrait manifeste. Enfin en prenant dans la même plante et au même âge des organes différents, on constaterait la différence d'action des divers membres. Mais on ne possède encore aucune donnée pour apprécier toutes ces différences.

Liquides et substances solubles toxiques. — Les liquides et les substances dissoutes qui sont nuisibles à l'organisme végétal et le tuent, sont, tout aussi bien que les matières inertes et que les substances consommées, absorbés par lui conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Une fois parvenus dans le corps, ils y exercent peu à peu leur influence pernicieuse. Cette influence peut se produire à des doses extrêmement faibles, comme on l'a vu par exemple pour le nitrate d'argent à la p. 105.

Rappelons ici que les substances inertes, bien plus, que les matières les plus utiles à la plante et les plus nécessaires à son développement, lui devien-

(1) Senebier : *Physiologie végétale*, t. IV, p. 77. — Sachs : *Landwirthschaft. Versuchsstationen* 1, p. 205.

(2) Bürgerstein : *Untersuchungen über die Beziehungen der Nährstoffe...* (Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Wien, t. LXXIII, p. 491, 1876).

(5) Vesque : *De l'influence des matières salines sur l'absorption de l'eau* (Ann. des sc. nat. 6^e série, IX, p. 5, 1880).

nent nuisibles, se transforment en poisons, quand elles lui sont présentées à une dose trop forte, atteignant ou dépassant la limite supérieure de l'absorption normale.

Utilité, pour la plante, de l'absorption de l'eau et des substances dissoutes. — C'est exclusivement par cette voie de l'absorption liquide que pénètrent dans la plante, sous diverses formes, tous les corps simples que nous avons vus lui être nécessaires (p. 99), à l'exception de l'oxygène, du carbone et d'une partie de l'hydrogène, qui y entrent, comme on sait, par l'absorption gazeuse. Encore l'oxygène et le carbone peuvent-ils aussi être introduits en partie par la voie liquide, sous forme de dissolution ou de combinaison faible, et c'est en réalité de cette manière que ces deux corps y pénètrent exclusivement dans les plantes aquatiques submergées.

En définitive, on voit que le mécanisme de l'alimentation de la plante réside tout entier dans le jeu des phénomènes d'osmose et de diffusion qui se passent entre le corps vivant et le milieu extérieur.

§ 17

Action des solides.

Les corps solides insolubles dans l'eau n'exercent d'effet direct sur la plante qu'au contact et leur action est purement mécanique. Un effet physico-chimique ne pourrait être accompli par eux que d'une manière indirecte, s'ils entraînent en dissolution, et ils ne peuvent entrer en dissolution qu'à la suite d'une action chimique exercée sur eux par la plante elle-même au moyen d'un liquide produit par elle. Ce genre d'actions dissolvantes trouvera sa place plus loin, quand nous traiterons de ces liquides actifs dégagés par le végétal.

Influence de la pression et du frottement sur la croissance. — C'est principalement par la pression et le frottement qu'ils exercent, que l'effet des corps solides se fait sentir sur la plante, et c'est surtout sur les régions en voie de croissance que se traduit l'influence de cette pression et de ce frottement. Il suffit d'une très faible pression pour apporter à la croissance une modification notable, qui a lieu tantôt dans un sens, tantôt dans un autre. Ici la pression diminue l'accroissement, là au contraire elle l'augmente.

Diminution de la croissance par la pression. — Dans un corps mou, il suffit souvent d'une pression insignifiante exercée du dehors pour arrêter la croissance au point touché. C'est ce que montrent certains grands Champignons (*Hydnes*, etc.) qui se développent dans les bois, sur le sol couvert de feuilles mortes. Quand leur chapeau vient à toucher quelque feuille légère ou quelque petit morceau de bois, il entoure et souvent même enveloppe complètement le corps étranger. Évidemment, la faible pression exercée du dehors empêche ici la croissance superficielle des cellules touchées, tandis que les cellules voisines s'étalent latéralement de manière à embrasser le corps solide.

Mais c'est sur les vrilles des plantes grimpantes que l'effet nuisible exercé par

une faible pression sur la croissance d'un membre est le plus frappant. Ici, en effet, quoique les cellules ne soient que bien doucement comprimées par le support, leur croissance en longueur y est fortement ralentie ou même parfois arrêtée, tandis que les cellules qui occupent le côté libre s'allongent puissamment.

Les racines des plantes donnent lieu à des phénomènes semblables. Quand on les fait se développer dans un espace humide, en s'arrangeant de manière que la région en voie de croissance soit comprimée contre un corps solide quelconque, contre une épingle par exemple ou contre un petit morceau de bois, on voit la racine s'enrouler comme une vrille autour du corps qui la touche, et cela parce que le côté comprimé s'allonge plus lentement que la face libre. C'est évidemment par suite de la même influence retardatrice de la pression sur la croissance longitudinale, que les racines aériennes des Orchidées et des Aroïdées s'appliquent étroitement contre les corps solides de manière à en suivre toutes les inégalités (1). Une ligature fortement serrée sur une branche d'arbre de deux à trois ans diminue aussi la croissance en épaisseur de cette branche et modifie la nature des nouvelles parties formées, comme nous aurons l'occasion de le voir plus tard.

Augmentation de la croissance par la pression (2). — Dans d'autres plantes c'est tout l'opposé; une pression extérieure y accélère, au contraire, la croissance du point où elle agit, ou même provoque en ce point une croissance qui, sans elle, ne se serait pas produite. Ainsi, dans les propagules des *Marchantia*, les cellules de la face inférieure s'allongent en poils, tandis que les cellules de la face supérieure ne s'accroissent pas. Vient-on à soumettre ces dernières à une pression légère et prolongée, elles se développent aussitôt en poils, comme celles de la face inférieure.

Les suçoirs de la Cuscuté, les disques adhésifs des vrilles de la Vigne-vierge ne naissent aussi que lorsque le point du membre qui les porte a subi le contact prolongé d'un corps solide. Or les organes ainsi développés sont indispensables à la vie du végétal. C'est, en effet, en enfonçant ses suçoirs dans le tissu de la plante hôte que la Cuscuté se nourrit, et ce sont les disques d'adhésion de ses vrilles qui permettent à la Vigne-vierge de s'élever en grim pant le long des murs (5).

Comment une pression exercée sur une région du corps dans le sens du rayon parvient-elle à modifier sur ce point la croissance en longueur, tantôt pour la retarder ou la supprimer, tantôt au contraire pour l'accélérer ou la provoquer? C'est ce qu'on ignore absolument.

Influence du choc. Flexion d'ébranlement (4). — Quand une tige dressée et en voie de croissance reçoit un choc brusque, un coup de bâton, par exemple, dans sa région inférieure où l'allongement est terminé, la courbure imprimée ainsi à la partie frappée se propage en forme d'onde à travers la tige, de telle façon qu'immédiatement après le choc l'extrémité prend une courbure mar-

(1) Sachs : *Traité de botanique*, p. 956.

(2) De Vries : *Flora*, 1872.

(5) Pfeffer : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 77, 1871.

(4) Hofmeister : *Jahrbücher für wiss. Botanik*, II, p. 257, 1860. — Prillieux : *Ann. des sc. nat.*, 5^e série, IX, p. 248, 1868.

quée, dont la concavité est tournée vers le côté où le coup a porté. Grâce à son élasticité, le sommet tend aussitôt à se redresser; mais comme l'élasticité de la région en voie de croissance est très imparfaite, il garde une partie notable de sa première courbure. Dès que la tige, après avoir accompli quelques oscillations, est revenue au repos, on remarque donc qu'au-dessous du sommet, là où l'organe se montre aussi le plus flexible à la main et le moins élastique, lieu qui paraît coïncider avec le maximum de croissance, il s'est établi une flexion permanente. Le sommet demeure penché, et toujours du côté où le coup s'est fait sentir dans la région inférieure de la tige.

Il suffit souvent d'un seul coup de bâton pour provoquer ce phénomène (*Fagopyrum*, *Senecio*, *Lythrum*, etc.); mais si la tige, plus rigide dans le bas, a son extrémité moins flexible et plus élastique, la flexion terminale ne se produit qu'après trois ou quatre, parfois même seulement après vingt à cinquante coups de bâton portés sur un même point de la région inférieure. Toutes choses égales d'ailleurs, le degré de courbure varie aussi avec la nature spécifique de la plante.

Prenons à la main la base de la tige et imprimons-lui une série de fortes et rapides oscillations dans un plan. Nous la verrons, une fois revenue au repos, manifester quelque part au-dessous du sommet, à l'endroit le plus flexible, une courbure permanente dans le plan d'oscillation. Cette courbure permanente tourne toujours sa concavité du côté vers lequel ont eu lieu les plus fortes oscillations.

Enfin, si nous exerçons sur le sommet même de la tige, c'est-à-dire sur la région située au-dessus du point le plus flexible, une série de chocs latéraux, nous obtiendrons encore une courbure permanente à l'endroit de plus grande flexibilité. Mais cette fois c'est la convexité de la courbure qui est tournée du côté d'où vient le coup.

Dans tous les cas que nous venons d'étudier et dans toutes les circonstances analogues, la position de la courbure permanente coïncide avec celle de la flexion la plus forte que la portion de tige considérée se trouve avoir acquise momentanément, ne fût-ce qu'une seule fois, dans le cours de la manipulation.

Dans le cas où le choc ou l'ébranlement oscillatoire a lieu dans la région inférieure, la courbure du sommet résulte de ce que le choc détermine dans la région supérieure le raccourcissement de la face frappée et en même temps l'allongement de la face opposée. C'est ce que montrent les mesures directes, si l'on a marqué au préalable à l'encre de Chine des traits équidistants dans toute la région susceptible de s'infléchir. Ainsi, par exemple, une tige de Sarrasin ou de Topinambour s'est raccourcie du côté frappé de 1,5 pour 100 de la région marquée, et allongée du côté opposé de 2 pour 100. Une tige de Vigne s'est raccourcie de 2 pour 100 du côté frappé et allongée de 1,5 pour 100 du côté opposé. En résumé, une branche courbée de cette façon présente les mêmes modifications que si on l'avait simplement fléchie entre les mains.

La croissance ultérieure efface d'ailleurs peu à peu ces courbures accidentelles, soit par une lente réaction élastique, soit par une différence réelle dans la croissance à l'avantage de la face concave.

§ 18

Action des êtres vivants sur la plante. Lutte pour l'existence.

De la part du milieu extérieur vivant, c'est-à-dire de la totalité des animaux et de l'ensemble des plantes autres qu'elle-même, la plante reçoit tantôt une influence nuisible, une gêne, un obstacle à son développement, tantôt au contraire une influence utile, une aide, un appui pour la formation de son corps et le bon accomplissement de ses fonctions. C'est l'une des faces de la lutte pour l'existence, celle où la plante demeure passive; nous allons en étudier successivement les deux aspects.

Action nuisible. — L'action nuisible du milieu vivant peut s'exercer à deux degrés sur la plante, être indirecte ou directe. Elle est indirecte si les êtres vivants n'influencent que sur les conditions extérieures nécessaires à la vie du végétal, pour les modifier en mal au grand dommage de celui-ci. Elle est directe, s'ils agissent immédiatement sur le corps vivant de la plante pour y porter quelque atteinte.

Effet nuisible indirect. — Une action nuisible indirecte se manifeste toutes les fois que la somme des aliments extérieurs attribuée à un certain nombre d'êtres, parmi lesquels se trouve la plante, est étroitement limitée. Il s'établit alors, en effet, entre elle et ses voisins une lutte pour cet aliment limité.

Prenons un premier exemple en considérant d'abord l'oxygène, qui est comme on sait l'un des aliments les plus essentiels. Disposons la plante sous une cloche placée à l'obscurité ou à une faible lumière, en compagnie d'un animal ou d'un autre végétal, que pour abrégé nous appellerons l'ennemi. Il y aura lutte, entre les deux êtres, pour l'oxygène, dont le volume est limité et dont ils ont besoin tous les deux. Si la consommation est plus rapide dans l'ennemi par suite d'une croissance plus intense ou pour toute autre cause, les molécules d'oxygène, sollicitées en sens opposé par deux forces inégales, iront là où le vide tend à se faire le plus complètement, c'est-à-dire vers l'ennemi, et la plante sera asphyxiée, quand seule elle eût pu vivre longtemps avec ce même volume d'oxygène. Ce serait l'inverse, si la consommation dans la plante était plus rapide que dans l'ennemi. On voit que, toutes choses égales d'ailleurs, le résultat de la lutte change suivant les conditions internes initiales et notamment suivant l'âge des deux combattants.

Il peut changer aussi avec la température. Supposons que l'ennemi soit un végétal résistant au froid et que la plante exige de la chaleur. S'il fait froid, la plante souffre, consomme moins d'oxygène; l'ennemi en consomme assez pour continuer à se développer; il prend tout enfin, et la plante est asphyxiée. S'il fait chaud, la plante croît avec vigueur, absorbe peu à peu tout l'oxygène; c'est l'ennemi qui souffre et meurt enfin asphyxié. Ainsi le résultat est renversé suivant la température.

Il peut être renversé aussi par le passage de l'obscurité à la lumière, ou de la nuit au jour. Dans l'eau d'un vase clos, plaçons en même temps une plante verte

et le *Bacillus Amylobacter*, ou tout autre de ces êtres que tue l'oxygène libre (p. 165). A l'obscurité, la plante verte absorbe d'abord tout l'oxygène dissous, puis l'*Amylobacter* se développe et la tue en se nourrissant de sa substance. A la lumière, la plante décompose de l'acide carbonique et dégage de l'oxygène qui tue l'*Amylobacter*.

Tout ce que nous venons de dire pour l'oxygène peut se répéter pour chacun des autres éléments constitutifs de l'aliment de la plante, notamment pour l'eau et pour les diverses substances minérales qu'elle puise dans le sol par ses racines. Plus les végétaux mis en présence de la plante seront semblables à elle, plus leurs besoins vis-à-vis de ces diverses substances seront les mêmes que les siens, et plus âpre aussi sera la concurrence vitale.

Entre deux plantes données, l'issue de la lutte dépend non seulement des conditions précédentes : âge, température, lumière, etc., mais encore de la nature du sol. « La guerre d'extermination atteint naturellement sa plus grande violence entre les espèces et les races qu'unit la plus étroite parenté, puisque ces espèces et ces races exigent précisément les mêmes conditions d'existence. L'*Achillea moschata* étouffe l'*Achillea atrata*, ou est étouffé par lui; on les trouve rarement ensemble. Au contraire, ces deux plantes vivent l'une et l'autre volontiers avec l'*Achillea Millefolium*. Évidemment les *Achillea moschata* et *atrata*, de même qu'ils sont extrêmement analogues par leurs caractères, ont les mêmes exigences vis-à-vis du monde extérieur. L'*Achillea Millefolium*, au contraire, qui est si éloigné de ces deux formes, ne leur fait pas concurrence, puisqu'il est destiné à d'autres conditions de végétation. Et la concurrence est moindre encore entre les plantes de genres et d'ordres différents (1). » Dans les endroits où les *Achillea moschata* et *atrata* coexistent, ces deux espèces se montrent étroitement liées à la nature du sol et localisées, la première sur le schiste, la seconde sur le calcaire. Sur le schiste, l'*A. moschata* étouffe et fait disparaître l'*A. atrata*; sur le calcaire, c'est l'inverse. Mais si l'une de ces espèces manque dans la région, l'autre, demeurée seule, se montre indifféremment sur l'un ou sur l'autre terrain. La localisation est donc le résultat de la lutte, et l'issue de la lutte est renversée suivant la nature du sol.

Outre la lutte pour l'aliment, il y a aussi une lutte pour la radiation. Si la plante a besoin d'une radiation lumineuse de forte intensité, tout végétal qui croit dans son voisinage et qui la couvre de son ombre la fait périr peu à peu. Il en est ainsi pour les végétaux de grande culture plantés à l'ombre des forêts, pour les plantes aquatiques submergées quand un voile de *Lemna* vient leur intercepter la lumière, etc.

Effet nuisible direct. — Quand ils s'y attaquent corps à corps, les êtres vivants nuisent plus directement à la plante. Certains animaux se nourrissent d'elle en en dévorant les organes tout entiers et de préférence ceux où elle a accumulé des réserves nutritives pour ses besoins à venir. D'autres s'y établissent en parasites pour en absorber la substance liquide, comme le Phylloxera, par exemple, sur les racines de la Vigne ou certaines Anguillules à l'intérieur des racines du Caféier. D'autres encore en percent le corps pour y déposer leurs œufs

(1) Nägeli : Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. zu München, 1865.

et y provoquent la formation d'excroissances qu'on appelle des *galles*, en détournant au profit de leurs petits une partie des aliments que la plante a absorbés pour son compte.

Certains végétaux s'établissent en parasites sur le corps de la plante et en absorbent la substance pour leur propre alimentation. On peut les diviser en parasites externes et en parasites internes. Les premiers se bornent à implanter leurs racines ou leurs suçoirs dans le corps vivant de la plante : dans ses racines, comme les Rhinanthées sur les Graminées et les Orobanches sur le Genêt, ou dans sa tige, comme la Cuscuta sur la Luzerne et le Gui sur le Pommier. Les seconds se développent tout entiers à l'intérieur du corps, entre ses cellules ou dans ses cellules mêmes; les dégâts qu'ils y causent et la mort qu'ils y amènent très souvent étaient autrefois regardés comme des maladies de la plante. Il en est ainsi de beaucoup de Champignons, parmi lesquels on peut citer le *Peronospora infestans* qui détruit la Pomme de terre, le *Tilletia Caries* qui provoque dans le Blé ce qu'on appelle la carie, etc.

Action utile. — Comme leur influence nuisible, l'action bienfaisante des autres êtres vivants peut s'exercer sur la plante de deux manières différentes : indirectement en influant en bien sur quelqu'une des conditions externes nécessaires à sa vie, directement en lui donnant soit un appui, soit un aliment.

Effet utile indirect. — Prenons encore pour premier exemple l'influence qu'exercent les autres êtres vivants, animaux ou végétaux, sur les rapports de la plante avec l'oxygène dont elle a besoin.

Enfermons la plante supposée incolore, un Champignon par exemple, avec un végétal vert sous une cloche dans une atmosphère privée d'oxygène mais chargée d'acide carbonique, et exposons le tout à la radiation solaire. Le végétal vert, en décomposant l'acide carbonique, dégage de l'oxygène, qui est absorbé ensuite par la plante incolore. Grâce au premier, la seconde prospère dans des conditions où seule elle serait morte asphyxiée. Enfermons encore la plante, supposée verte cette fois, avec un végétal incolore, un Champignon par exemple, ou avec un animal, sous une cloche dans une atmosphère riche en oxygène, mais absolument dépourvue d'acide carbonique. Le végétal incolore ou l'animal dégage de l'acide carbonique, que la plante verte absorbe et qu'elle décompose pour en fixer le carbone. Grâce aux premiers, la seconde prospère dans des conditions où seule elle n'aurait pu s'accroître faute d'aliment carboné (1).

De même si la plante a besoin pour vivre d'une radiation lumineuse de faible intensité, un végétal voisin et plus élevé, qui la couvrira de son ombre, assurera sa prospérité.

Effet utile direct. — L'action bienfaisante d'un végétal voisin sur la plante est plus directe quand elle s'exerce au contact.

La plante peut y trouver simplement un appui, comme lorsque le Chèvrefeuille s'enroule autour d'un arbre, ou bien à la fois un appui et une excitation à développer, aux points de contact, des organes particuliers d'adhésion, comme lorsque la Vigne-vierge grimpe et se suspend aux branches des arbres. Elle peut

(1) C'est l'expérience célèbre de Priestley, où un animal et une plante verte enfermés dans un vase clos au soleil s'entretiennent l'un l'autre en bon état, dans des conditions où séparément chacun d'eux périrait.

à trouver aussi, avec le soutien dont elle a besoin, un supplément de nourriture qui sans lui être nécessaire se montre cependant d'une grande utilité, comme lorsque, dans les Champignons de la famille des Mucorinées, le *Chaetocladium Jonesii* enlace ses branches grêles aux tiges rigides des *Mucor*, en s'anastomosant avec elles aux points de contact pour y pomper directement les sucs nutritifs.

Enfin la plante peut puiser dans le végétal voisin sa nourriture tout entière, et se trouver incapable de vivre sans ce secours; elle est alors parasite sur le végétal qui la nourrit. C'est l'autre face des exemples de parasitisme que nous avons cités tout à l'heure; il suffit dans chacun d'eux de prendre pour la plante le végétal que nous regardions comme l'ennemi, et réciproquement. Il n'y a donc pas à y revenir.

ARTICLE III

CE QUE LA PLANTE DONNE AU MILIEU EXTÉRIEUR.

Sachant tout ce que la plante reçoit du milieu extérieur, ayant évalué sa recette, nous allons maintenant fixer notre attention sur l'autre côté des choses, en cherchant ce que le végétal donne au milieu extérieur, en évaluant sa dépense. Nous suivrons la même marche dans cette seconde partie de notre étude que dans la première, et c'est dans le même ordre que les questions vont se dérouler devant nous quand nous déterminerons successivement ce que la plante dégage de radiation, d'électricité, de gaz, de liquides, de solides, enfin comment elle agit en bien ou en mal sur l'ensemble des êtres vivants.

§ 19

Émission de radiations.

Parmi les phénomènes chimiques qui s'accomplissent dans le corps de la plante, les uns consomment des radiations, les autres en dégagent. Si les premiers l'emportent, le végétal absorbe, comme nous l'avons vu, des radiations dans le milieu extérieur. Si les seconds dominent, la plante émet, au contraire, des radiations dans le milieu extérieur, elle devient une source de radiations. C'est ce second état que nous avons à étudier ici.

Le plus souvent les radiations émises par le végétal sont, comme celles des sources ordinaires à basse température, très lentes et très-peu réfrangibles, obscures, par conséquent, mais chaudes. La plante dégage, comme on dit, de la chaleur. Quelquefois cependant la radiation émise contient des rayons d'une réfrangibilité beaucoup plus grande; elle affecte alors la rétine et la plante dégage, comme on dit, de la lumière. Quelques mots sur ces deux émissions.

Émission de chaleur. — C'est surtout dans la région de son corps où s'opère

la croissance que la plante dégage des radiations obscures; plus la croissance est rapide, plus la chaleur émise est considérable et facile à mettre en évidence. On en évaluera la quantité par deux méthodes différentes : par le thermomètre et par le calorimètre.

Méthode du thermomètre. — En contact avec le réservoir d'un thermomètre sensible, on place un membre en voie de croissance et même, pour multiplier les effets, on accumule tout autour du thermomètre un grand nombre de pareils membres.

Après un certain temps, on compare l'indication de ce thermomètre avec celle d'un autre thermomètre comparable placé à peu de distance du premier et dont le réservoir est enveloppé de fragments inertes, de morceaux de papier légèrement humides par exemple, ou mieux encore des mêmes membres tués au préalable. La différence des deux indications donne une mesure de la chaleur dégagée par la plante. On change de place les deux thermomètres, et l'on prend la moyenne des deux différences.

Ainsi, par exemple, avec des graines qui germent on a obtenu les différences suivantes : Blé 10°-12°, Maïs 6°-7°, Trèfle 17°, Navet 20°. Des bulbilles d'*Allium*, des tubercules de Pomme de terre en voie de développement ont donné 5°,5.

Au moment de leur épanouissement, les fleurs dégagent aussi beaucoup de chaleur. Avec une seule fleur on a obtenu : Courge 0°,8, *Onopordon* 0°,8, *Nymphæa* 0°,6, *Anthemis* (quelques boutons) 1°,6. Avec des fleurs nombreuses, condensées en inflorescences compactes et protégées contre le rayonnement par une spathe, comme elles sont chez les Aroïdées, on a obtenu des différences bien plus fortes : pour l'*Arum* 7° et une autre fois 10°,5, pour le *Colocasia* une fois 11° et une autre fois jusqu'à 25° et 50°. Dans l'inflorescence mâle du *Dioon edule*, le dégagement de chaleur est considérable.

Enfin dans les diverses parties du corps végétatif, dans les tiges et les feuilles en voie de croissance normale, on a pu démontrer aussi un faible dégagement de chaleur. Ainsi, avec 20 tiges de Maïs attachées ensemble, on a obtenu une différence de 1°,5 à 2°; des tiges de Pois réunies en grand nombre autour du thermomètre ont donné 5° à 6° (1).

Méthode du calorimètre (2). — Dans les expériences précédentes, on ne s'est pas proposé de rechercher la quantité de chaleur dégagée, et l'on ne peut pas déduire cette quantité des élévations de température ainsi observées. En outre, très souvent le thermomètre pourra dans ces conditions n'accuser aucune élévation certaine de température, alors qu'il s'est produit cependant un dégagement de chaleur régulier. Or, au point de vue physiologique, c'est la mesure de ces quantités de chaleur qui offre de l'intérêt et non l'indication vague donnée par des différences de température dont on ne peut rien conclure de certain ni de constant.

On ne possède encore que quelques données sur ce point. Elles ont été obtenues

(1) Senebier : *Physiologie végétale*, III, p. 515, 1780. — Th. de Saussure : *Ann. des sc. nat.*, XXI, p. 287, 1822. — Gœppert : *Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen*. Wien, 1852. — Dutrochet : *Ann. des sc. nat.*, 2^e série, XIII, p. 5 et p. 65, 1840.

(2) G. Bonnier : *Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination* (Bull. de la Soc. botanique, 14 mai 1880).

nues récemment en faisant germer des graines dans un calorimètre (1). En immergeant directement les graines dans l'eau du calorimètre, on ne peut observer que la chaleur dégagée par celles qui germent ou continuent de germer dans l'eau. Pour observer la germination dans l'air, on place dans l'eau du calorimètre un second vase de platine noirci à l'intérieur et c'est dans ce vase qu'on introduit un poids connu de graines germant à l'air. En ce cas, la chaleur dégagée est transmise plus lentement à l'eau environnante, mais les mesures peuvent se faire avec précision en prolongeant l'expérience.

Après avoir, au moyen d'expériences comparatives, écarté toutes les difficultés et fait toutes les corrections nécessaires, on obtient par cette méthode la quantité de chaleur, c'est-à-dire le nombre des calories dégagées pendant l'unité de temps par un poids donné de graines en voie de germination, à un certain état de développement, dans des conditions déterminées.

En opérant ainsi avec le Ricin, le Lupin, le Pois, la Fève et le Blé à divers âges, depuis le début de la germination jusqu'à l'apparition de la chlorophylle, on s'est assuré que le nombre de calories dégagées par minute par un kilogramme de graines, nombre qui varie de 0 à 120 dans ces expériences, va d'abord en augmentant, passe par un maximum différent pour chaque espèce de graines, puis diminue peu à peu. Si l'on fait la somme des quantités de chaleur dégagées pendant toute la période germinative, on voit, comme on pouvait s'y attendre, qu'elle est loin de correspondre à celle qui résulterait de la formation de l'acide carbonique dégagé pendant cette période.

Origine de la chaleur émise. — Les conditions où la plante dégage le plus de chaleur sont précisément celles où elle consomme le plus d'oxygène (2). Dans l'azote ou l'acide carbonique, l'émission de chaleur par les fleurs est presque nulle (3). On doit donc admettre que la plus grande partie au moins de la chaleur émise provient des oxydations diverses qui s'opèrent dans le végétal, et qui toutes mettent en liberté une certaine quantité de radiations.

D'autre part, si l'on admet l'hypothèse énoncée plus haut d'après laquelle le glucose serait à chaque instant décomposé par la plante, comme cette décomposition est un phénomène exothermique, c'est-à-dire qui dégage de la chaleur, on pourra y voir aussi l'une des sources de la chaleur émise.

Émission de lumière. — Quand la plante émet des radiations lumineuses, cette lumière est analogue à celle que le phosphore répand dans l'air en s'oxydant : d'où le nom de *phosphorescence* donné souvent à ce phénomène (4).

On ne l'a observé jusqu'ici que chez les Champignons, dans le fruit de l'Agaric de l'Olivier, par exemple, et de quelques autres Agarics exotiques, ainsi

(1) Le calorimètre employé est celui de M. Berthelot. On sait qu'il se compose essentiellement d'un vase métallique plein d'eau reposant sur un support de bois, au milieu d'un autre vase argenté à l'intérieur ; le tout est placé dans une enceinte à double paroi renfermant de l'eau et recouverte de feutre à l'extérieur. On place dans l'eau un poids connu du corps qui absorbe ou dégage de la chaleur. On lit toutes les minutes la température indiquée par un thermomètre très sensible plongé dans l'eau régulièrement agitée.

(2) Th. de Saussure : Ann. des sc. nat., 1822, XXI, 287. — Garreau : Ann. des sc. nat., 5^e série, XVI, p. 250, 1851.

(3) Vrolik et de Vriese : Ann. des sc. nat., 2^e série, XI, p. 65, 1859.

(4) Tulasne : Ann. des sc. nat., 5^e série, IX, p. 538, 1848. — Fabre : Ann. des sc. nat., 4^e série, IV, p. 179, 1855.

que dans les cordons rameux désignés autrefois sous le nom de *Rhizomorpha* et qui constituent l'appareil végétatif de l'*Agaricus melleus*.

La lumière émise est blanche et contient par conséquent des radiations appartenant aux diverses régions du spectre. Sa production est corrélative d'une vive absorption d'oxygène; elle cesse dans l'azote, l'hydrogène et l'acide carbonique. Pourtant dans l'oxygène pur, son éclat, loin d'augmenter, diminue. Comme on l'a vu pour l'absorption même de ce gaz, l'émission de lumière atteint sa plus grande intensité quand la pression de l'oxygène dans l'atmosphère extérieure acquiert une certaine valeur, non déterminée encore avec précision, mais voisine de 1/5. On sait d'ailleurs qu'il en est de même pour le phosphore, qui ne luit pas dans l'oxygène pur.

La température exerce sur ce phénomène son influence habituelle. Il cesse au dessous de 5° à 4°, pour atteindre, quand la température s'élève vers 8° à 10°, sa plus grande énergie; il la conserve ensuite et ne cesse de nouveau que vers 50°. quand le végétal commence à souffrir. Il prend fin aussi avec la vie de la plante.

Émission d'électricité. — Les combinaisons et les décompositions qui s'opèrent sans cesse dans l'intérieur du corps de la plante, la réaction acide de certaines cellules tandis que d'autres sont alcalines, enfin les phénomènes de diffusion et d'osmose doivent donner naissance à des courants électriques qui se propagent dans la masse et parviennent à la périphérie. Ces courants sont encore bien peu connus. Tout ce qu'on sait de certain, c'est que l'intérieur du corps des plantes terrestres, des tiges et des feuilles, par exemple, est toujours électro-négatif par rapport à sa surface. La racine a pourtant sa surface électro-négative, mais nous verrons plus tard que la couche superficielle de ce membre est en réalité une couche interne devenue extérieure par exfoliation. La règle est donc observée. Il n'en est pas moins vrai que si l'on intercale une plante vasculaire dans le circuit d'un galvanomètre en posant l'un des fils sur la tige ou les feuilles, l'autre sur la racine, on observe dans le galvanomètre un courant allant de la tige à la racine (1).

Si l'on explore avec les électrodes les différents points du limbe d'une feuille, on trouve toujours, quelle que soit la feuille, que les nervures sont électro-positives par rapport au parenchyme. Les nervures étant beaucoup plus marquées chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones, la force électromotrice y est aussi beaucoup plus considérable. Le phénomène paraît avoir pour cause le mouvement de l'eau dans les nervures (2).

(1) Buff : Ann. der Chemie und Pharmacie, 1854, LXXXIX, p. 80. — Jürgensen : Studien de phys. Instituts zu Breslau, 1861. Heft I, p. 58. — Heidenhain : Ibid. 1865, Heft II, p. 65.

(2) Kunkel : Ueber electromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 1, 1878). Ces recherches ont été faites avec l'électromètre capillaire de Lippmann.

§ 20

Emission de gaz.

La plante dégage continuellement des gaz dans le milieu extérieur. Elle émet toujours de l'acide carbonique. Dans certaines conditions déterminées, elle dégage de l'oxygène, souvent de la vapeur d'eau, et quelquefois aussi certains autres gaz comme de l'azote, de l'hydrogène, de l'hydrogène sulfuré, de l'ammoniaque, etc. Étudions successivement ces divers dégagements.

Émission d'acide carbonique. — Qu'elle vive en absorbant continuellement de l'oxygène libre ou combiné, comme c'est le cas ordinaire, ou qu'elle se développe seulement en l'absence complète de l'oxygène, comme il arrive pour l'*Amylobacter* et ses pareils, la plante dégage à tout instant et en tous les points de son corps de l'acide carbonique dans le milieu extérieur. C'est véritablement là le phénomène le plus général de la végétation.

Généralité de ce phénomène. — Pour s'en convaincre, il suffit d'enfermer sous une cloche, à côté d'une dissolution de baryte ou de chaux, le corps d'une plante quelconque, ou un membre quelconque d'un végétal différencié : racine, tige, feuille, fleur, fruit ou graine. Si la plante ou le membre considéré renferme de la chlorophylle, il faudra protéger la cloche contre la radiation ou paralyser l'action de la lumière par le chloroforme ; on évitera ainsi la complication qui serait amenée sans cette précaution par la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la chlorophylle. Dans tous les cas, l'eau de chaux ou de baryte se trouble bientôt par un précipité de carbonate de chaux ou de baryte, qui révèle la production et le dégagement d'acide carbonique.

Par là, le végétal perd incessamment de son poids et la quantité de carbone qu'il renfermait au début décroît continuellement. Si la perte n'est pas compensée par un gain correspondant, elle va s'accumulant et acquiert avec le temps une grande valeur. Il en est ainsi pour une plante verte maintenue à l'obscurité. Dans ces conditions, après 56 jours de végétation à partir de la graine, le Pois a perdu, par exemple, 52 p. 100 de son carbone, et le Blé après 50 jours jusqu'à 61 p. 100 (1).

Dans toutes les parties du corps qui sont plongées dans l'eau, dans les racines des végétaux terrestres par exemple et dans le corps entier des plantes submergées, le dégagement d'acide carbonique s'opère par voie de dissolution.

En pesant le précipité produit dans un certain temps, on dose l'acide carbonique formé. On peut ainsi mesurer l'intensité du phénomène et chercher comment elle varie suivant les conditions extérieures, suivant la qualité du membre et son état de développement, enfin suivant la nature spécifique de la plante.

Influence de la température sur le dégagement de l'acide carbonique (2). — Toutes choses égales d'ailleurs, la quantité d'acide carbonique dé-

(1) Boussingault : *De la végétation dans l'obscurité* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, IV, p. 245, 1868).

(2) Delérain et Moissan : *Comptes rendus*, 1874, t. LXXVIII, p. 1112. — Rischawi : *Zur Frage über die Athmung der Pflanzen*. Odessa, 1877. (En langue russe, résumé dans Just : *Botanischer Jahresbericht*, 1877, p. 721.)

gagée varie avec la température. La marche générale du phénomène ressemble à celle de l'absorption de l'oxygène (voir p. 160). Il commence déjà à une température très basse, pour le Blé par exemple à 5°, et croît ensuite continuellement avec la température jusqu'au delà de 40°. Pourtant, tandis que l'absorption d'oxygène est sensiblement proportionnelle à la température, le dégagement d'acide carbonique s'écarte davantage de la proportionnalité. Ainsi avec le Blé, il croît d'abord (entre 5° et 15°) plus lentement, ensuite (entre 50° et 40°) plus rapidement que la température, et la courbe est convexe vers l'axe des abscisses. Avec le Tabac, la Vigne-vierge et le Pin, la convexité est beaucoup plus prononcée. En dix heures, par exemple, 100 gr. de feuilles de Tabac produisent : à 7°, 0^{gr},051 d'acide carbonique; à 18°, 0^{gr},195; à 41°, 1^{gr},152. Dans le même temps, le même poids de feuilles de Pin-pignon dégage : à 8°, 0^{gr},058 d'acide carbonique; à 40°, 1^{gr},555.

On voit par là que la marche du dégagement d'acide carbonique avec la température diffère essentiellement de celle de la plupart des phénomènes de la vie et notamment de celle de la croissance.

Le dégagement d'acide carbonique est indépendant de l'absorption d'oxygène (1). — En l'absence d'oxygène, dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène pur, par exemple, la plante continue à dégager de l'acide carbonique. Dans l'oxygène pur, elle en exhale exactement autant, toutes choses égales d'ailleurs, que dans l'air ordinaire.

L'émission d'acide carbonique dans les conditions normales n'est donc pas liée directement à la présence de l'oxygène dans l'atmosphère; elle n'est pas non plus directement influencée par la proportion où ce gaz s'y trouve et où il est absorbé par le corps de la plante. Il est dès lors inutile de chercher s'il existe un rapport fixe entre le volume absorbé du premier et le volume dégagé du second. En fait, un pareil rapport fixe n'existe pas. Les deux phénomènes dépendent de la température, mais d'une manière différente. A basse température, il y a plus d'oxygène absorbé que d'acide carbonique émis. A haute température, le dégagement d'acide carbonique surpasse au contraire l'absorption d'oxygène. Entre les deux, il y a quelque part une température, variable pour chaque espèce, où l'oxygène absorbé est remplacé par un égal volume d'acide carbonique dégagé. Ainsi par exemple, le Pin-pignon, pour 100 d'oxygène absorbé, dégage : à 0°. 50 d'acide carbonique, à 15°. 77, vers 50°, 100, à 40°. 114. La courbe du dégagement d'acide carbonique, d'abord située au dessous de celle de l'absorption d'oxygène, la coupe en un point, puis se place au-dessus.

Pour s'exercer en général en même temps et dans les mêmes points du corps, l'absorption de l'oxygène et sa consommation, la production de l'acide carbonique et son dégagement n'en sont pas moins des phénomènes complètement indépendants. Nous reviendrons plus tard sur ce point.

Influence de la nature spécifique de la plante, de son âge, et de la qualité de l'organe sur le dégagement d'acide carbonique. — Toutes choses

(1) Dehérain et Moissan : Ann. des sc. nat., 5^e série, XIX, 1875. — Moissan : *Sur les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis dans la respiration végétale* (Ann. des sc. nat., 6^e série, VII, p. 292, 1879). — Rischawi : *Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen* (Landwirthschaft. Versuchstat., t. XIX, n° 5, 1876).

égales d'ailleurs, le dégagement d'acide carbonique dépend dans une même plante de son âge, et dans un même organe de son état de développement. C'est toujours à l'époque de la plus grande croissance qu'il est le plus considérable. Ainsi par exemple pendant la germination du Blé, son énergie va d'abord en croissant, atteint son maximum vers le onzième jour, garde ensuite un cours uniforme pendant un certain temps, puis diminue graduellement.

À égalité d'âge, les divers membres d'une même plante différenciée, la racine, la tige, la feuille, la fleur, dégagent dans le même temps des quantités très inégales d'acide carbonique. Les fleurs sont les organes qui en émettent le plus.

Enfin dans un même organe au même âge, le dégagement d'acide carbonique varie d'intensité avec la nature spécifique de la plante.

Pour observer ce phénomène dans toute son énergie, il faudra donc choisir convenablement la plante, en prendre la fleur, si c'est une Phanérogame, à l'âge de la plus grande croissance et l'exposer à la température la plus élevée qu'elle puisse supporter sans périr.

Origine de l'acide carbonique dégagé. — Dans une plante aérophile qui vit momentanément en l'absence d'oxygène, l'origine de l'acide carbonique dégagé est quelquefois facile à déterminer. Si la plante renferme du glucose, ce qui est un cas très général réalisé le mieux possible par la Levûre de bière quand elle se développe dans la cuve du brasseur, le glucose est décomposé en alcool, acide carbonique et quelques autres produits accessoires, comme l'acide succinique et la glycérine. Il est naturel alors d'attribuer tout l'acide carbonique dégagé à cette décomposition du glucose. Lorsque la même plante vit au contact de l'air et en absorbe l'oxygène, le glucose est encore détruit, de l'acide carbonique est encore formé. Pourquoi ne pas attribuer encore la même apparition du second corps à la même destruction du premier? C'est au moins une hypothèse fort probable et conforme à la loi de continuité. La principale différence entre ce second mode de vie et le premier serait que l'alcool, formé dans les deux circonstances, s'accumulerait en nature dans le premier cas, tandis qu'il disparaîtrait au contraire par oxydation dans le second, au fur et à mesure de sa production.

Dans tous les cas, l'acide carbonique devrait alors son origine à la décomposition soit du sucre, soit d'autres corps analogues. C'est sur quelqu'un des autres produits simultanés de cette décomposition que se porterait ensuite l'action de l'oxygène, dont ce serait le principal emploi. En sorte qu'il s'établirait ainsi dans les conditions d'aération normale une relation indirecte entre la formation de l'acide carbonique et la consommation de l'oxygène (voir plus haut, p. 165).

Émission d'oxygène. — La décomposition de l'acide carbonique par les parties vertes, dans les conditions où nous avons vu (p. 147) que ce phénomène s'accomplit dans le protoplasma, c'est-à-dire sous l'influence combinée de la chlorophylle et de la radiation, met de l'oxygène en liberté. Une partie de cet oxygène est fixée sur place et combinée aux principes oxydables du protoplasma, le reste se dégage des cellules vertes dans le milieu extérieur. C'est par ce dégagement de bulles d'oxygène à la surface des plantes vertes exposées au soleil dans de l'eau chargée d'acide carbonique, que le phénomène d'absorption et de décomposition de l'acide carbonique se manifeste le plus clairement à l'obser-

vateur. C'est aussi par là qu'il a été découvert au siècle dernier, et depuis lors c'est souvent de cette manière que son intensité a été indirectement mesurée.

Toutes les circonstances externes et internes qui influent sur l'absorption et la décomposition de l'acide carbonique par les cellules vertes : réfrangibilité et intensité de la radiation incidente, température, pression de l'acide carbonique dans le milieu, nature spécifique de la plante, âge et qualité des membres que l'on y considère, influent de la même manière sur le dégagement de l'oxygène qui en est le résultat immédiat. Ayant étudié plus haut toutes ces circonstances, nous n'y reviendrons pas. Rappelons seulement que si la radiation est supprimée tout à coup, toute production d'oxygène, comme toute décomposition d'acide carbonique, cesse instantanément. Seulement l'oxygène déjà produit et qui s'est accumulé sous pression dans le corps de la plante continue à se dégager jusqu'à ce qu'il y ait équilibre entre l'atmosphère intérieure et le milieu externe. Cela exige un temps assez long dans les plantes submergées, dont le corps est dépourvu de stomates et creusé d'un vaste système de canaux aérifères. En même temps, le végétal appauvri en acide carbonique continue d'en absorber dans le milieu extérieur, jusqu'à ce qu'il y ait équilibre. Il semble donc qu'on assiste à une continuation du phénomène, quand il s'agit seulement d'un effet antérieur qui s'épuise peu à peu.

Le phénomène de décomposition de l'acide carbonique peut être mesuré de deux manières : directement par l'acide carbonique disparu, indirectement par l'oxygène apparu. Seulement il y a, dans les deux cas, une correction à faire. A l'acide carbonique disparu il faut ajouter l'acide carbonique que, pendant le même temps et dans les mêmes conditions, la plante a produit et qui a été aussitôt décomposé. A l'oxygène apparu il faut ajouter l'oxygène qui, dans le même temps et les mêmes conditions, a été fixé par la plante. Nous avons vu que ces deux corrections ne sont égales en volume que pour une certaine température moyenne. Au-dessous, la correction pour l'oxygène est plus forte que pour l'acide carbonique, et si on la néglige l'oxygène est en défaut. Au-dessus, c'est l'inverse.

Rapport entre l'oxygène produit et l'acide carbonique disparu. — En opérant sur les feuilles des plantes les plus diverses et en déterminant chaque fois, par la méthode la plus rigoureuse, le volume d'acide carbonique disparu et le volume d'oxygène produit, on a trouvé que ces deux volumes sont sensiblement égaux (1).

Ainsi sur 41 expériences, 15 ont donné volumes égaux des deux gaz ; 15 ont donné un peu plus d'oxygène que d'acide carbonique, 14 un peu plus d'acide carbonique que d'oxygène. Si l'on réunit tous ces résultats en les considérant comme produits par une observation unique, on voit que 100 volumes d'acide carbonique ont fourni 99 volumes d'oxygène.

L'acide carbonique renferme, comme on sait, un volume d'oxygène égal au sien. Les choses se passent donc comme si sa décomposition était totale. Le carbone mis en liberté se combinerait alors directement aux éléments de l'eau pour former des composés ternaires de la forme $C^n H^n O^n$.

(1) Boussingault : *Rapport existant entre le volume d'acide carbonique décomposé et celui de l'oxygène mis en liberté* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, III, p. 266, 1864).

Pourtant, si l'on se souvient que l'oxyde de carbone n'est pas décomposé par la cellule sous l'influence de la chlorophylle et de la radiation (voir p. 169), on est porté à admettre que la décomposition de l'acide carbonique s'arrête à l'oxyde de carbone, ne dégageant ainsi que la moitié de l'oxygène qu'il renferme. Mais alors, pour trouver une source à l'autre moitié de l'oxygène produit, on est conduit à supposer que de l'eau est en même temps décomposée et que cette décomposition, se réglant pas à pas sur celle de l'acide carbonique, a toujours lieu de telle sorte qu'un équivalent d'eau soit décomposé dans le même temps qu'un équivalent d'acide carbonique. L'oxyde de carbone et l'hydrogène mis en liberté se combineraient aussitôt pour donner naissance à des composés ternaires de la forme $C^a H^b O^c$.

C'est cette seconde hypothèse qui est le plus généralement admise. On peut y faire pourtant deux objections. Pourquoi l'eau n'est-elle pas tout aussi bien décomposée sous l'influence de la chlorophylle et de la radiation, en l'absence d'acide carbonique? Pourquoi, en la présence d'acide carbonique, se règle-t-elle sur la décomposition de ce gaz, équivalent pour équivalent?

Émission de vapeur d'eau. Transpiration. — À moins d'être entièrement submergée, la plante émet incessamment de la vapeur d'eau dans le milieu extérieur. Ce dégagement a lieu par toutes les parties du corps qui ne sont pas plongées directement dans l'eau et dont la surface est perméable à la vapeur d'eau. On donne à ce phénomène le nom de *transpiration*.

Preuves du fait et méthodes d'observation. — La généralité du phénomène de transpiration peut être démontrée et son intensité mesurée par trois méthodes.

1^o Une plante verte, enracinée dans la terre humide d'un pot, est placée sous cloche sur une assiette. Le pot est vernissé et la terre est recouverte d'un disque de plomb, troué au centre pour laisser passer la tige et en un autre point pour permettre de l'arroser. Dans ces conditions, la vapeur d'eau exhalée par les tiges et les feuilles se condense sur la face interne de la cloche, le liquide ruisselle le long des parois et se rassemble dans l'assiette. Ou bien encore la tige feuillée tout entière ou seulement une de ses branches est introduite dans un ballon de verre et ajustée au col avec un bouchon. La vapeur se condense et l'eau se réunit au fond du ballon. Dans les deux cas on recueille ainsi l'eau dégagée et on la pèse directement (1).

2^o La plante, enracinée de même dans un pot vernissé et couvert, est abandonnée à l'air libre et la vapeur qu'elle exhale se perd dans l'atmosphère; mais on la pèse avec son pot à des intervalles réguliers, et la perte éprouvée mesure chaque fois, à peu de chose près, la quantité d'eau transpirée (2).

3^o La troisième méthode se prête à l'étude du phénomène dans les divers membres séparés du corps de la plante. L'organe étudié, une feuille (*f*, fig. 51) par exemple, est coupé à sa base et ajusté par un bouchon dans la branche

(1) C'est par cette méthode que Mariotte a étudié l'un des premiers ce phénomène en 1679 (*Essais de physique*) et que Guettard en a poursuivi l'étude en 1748 (*Mémoires de l'Acad. des Sciences*). Elle a été appliquée plus récemment par M. Dehérain.

(2) C'est la méthode employée par Hales en 1724 (*Statical Essays*, 1^{re} édition), et appliquée récemment par M. Wiesner.

large d'un tube en U dont l'autre branche est plus étroite et plus longue. On remplit d'eau ce tube de manière que le liquide s'élève dans la branche étroite jusqu'au point *a*, et l'on marque quelque part au-dessous un autre point *b*. Cela

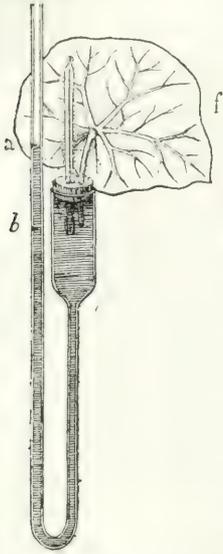


Fig. 51. — Appareil pour mesurer l'intensité de la transpiration; *ab*, espace jaugé (d'après Sachs).

fait, on abandonne l'organe à lui-même dans les conditions de l'expérience. L'eau transpirée à sa surface sera aussitôt remplacée par une égale quantité d'eau puisée dans la large branche, et le liquide descendra dans la branche étroite. On estimera chaque fois le temps nécessaire pour que le liquide descende de *a* en *b*; si l'on a jaugé l'espace *ab*, on saura en même temps quel est le volume de l'eau transpirée pendant ce temps. Cette méthode permet à l'œil de suivre les progrès de la transpiration. Elle s'applique d'ailleurs tout aussi bien à la plante entière qu'aux parties détachées, pourvu qu'on ait pris soin de faire développer ses racines dans l'eau (1).

Par l'une ou l'autre de ces méthodes, on se convainc aisément que toutes les parties du corps vivant de la plante et, si ce corps est différencié, tous les membres dont il se compose : tiges, racines, feuilles, fleurs, fruits, graines sont capables de dégager de la vapeur d'eau. La transpiration se montre ainsi l'un des phénomènes les plus généraux de la végétation.

Intensité du phénomène. — Dans les conditions les plus habituelles, c'est-à-dire pour une plante vasculaire qui développe dans l'air sa tige et ses feuilles, la transpiration atteint pendant le jour une grande intensité.

On en jugera par quelques exemples. Un Grand-Soleil en pot transpire en moyenne pendant les douze heures du jour 0^k,625 d'eau. Un plant d'Avoine, pendant la durée entière de sa végétation évaluée à 90 jours, dégage 2^k,278 d'eau; ce qui donne par jour, pour un hectare d'Avoine contenant un million de plants, 25 000 kil. d'eau. Un champ de Maïs dégage, par hectare contenant 50 plants au mètre carré, en 10 heures de jour, 56 500 kil. d'eau. Un champ de Choux où les plants sont espacés de 0^m,50 dégage par hectare en 12 heures de jour 20 000 kil. d'eau. Un Chêne isolé, portant environ 700 000 feuilles, a transpiré de juin à octobre, en 5 mois, une quantité totale de 111 225 kilogrammes d'eau (2). On peut se figurer par là quelle énorme quantité d'eau est déversée chaque jour dans l'atmosphère par les prairies, les champs et les forêts.

Nous allons chercher maintenant comment la transpiration varie avec les conditions extérieures du milieu et avec les conditions internes de la plante, en appliquant l'une ou l'autre des trois méthodes indiquées et en prenant soin de ne faire varier chaque fois que la seule circonstance dont nous voulons déterminer l'effet.

(1) Cette méthode, indiquée aussi par Hales, a été appliquée par M. Sachs (*Physiologie végétale*, p. 246, 1868) et plus récemment par M. Eder et par M. Vesque.

(2) Ces nombres, d'après Hales et MM. Haberlandt, Dehérain, Pfaff.

Influence de la radiation sur la transpiration. — La radiation agit sur la transpiration pour en accroître l'intensité. Son action est surtout très énergique sur les parties vertes des plantes, où elle s'exerce par l'intermédiaire de la chlorophylle. Elle est beaucoup plus faible sur les parties dépourvues de chlorophylle. Considérons successivement ces deux sortes d'organes.

1^o *Transpiration des parties vertes.* — Les premiers observateurs avaient déjà remarqué que la transpiration des feuilles, très active le jour, cesse presque complètement au coucher du soleil. Aussi la première démonstration expérimentale de l'action de la lumière sur la transpiration remonte-t-elle à plus d'un siècle. Trois branches de Douce-amère attachées à la plante et de même poids (15^{gr}.4) furent enfermées chacune dans un ballon et exposées : la première à la lumière directe du soleil, la seconde à la lumière diffuse, la troisième à l'obscurité. Après 6 jours on recueillit : dans le premier ballon 85 gr. d'eau, dans le second 44 gr., dans le troisième 14 gr. (1).

Dans cette expérience on n'avait pas tenu compte des différences de température qui pouvaient exister entre les trois ballons. Des recherches récentes, faites par la même méthode, mais en tenant compte de ces différences de température ou en les empêchant de se manifester, sont arrivées à la même conclusion (2). Ainsi une expérience où l'on a laissé se produire, en les mesurant, les différences de température, a donné pour l'eau condensée rapportée au poids de la feuille les nombres suivants :

	Blé		Orge	
Soleil	28°	88,2	19°	74,2
Lumière diffuse	22°	17,7	16°	18,0
Obscurité.	22°	4,1	16°	2,5

Une autre expérience, où la température était maintenue constante à 15° par un courant d'eau circulant dans un manchon autour de la plante, a donné, avec une feuille de Blé, en une heure : au soleil 0^{gr}.168 d'eau, à l'obscurité 0^{gr}.001.

Plus récemment une autre série de recherches faites en pesant la plante et en la faisant transpirer dans une atmosphère non saturée, maintenue à la même température et au même état hygrométrique, a conduit encore aux mêmes résultats (5). De plus, il y a été démontré qu'une source artificielle, une flamme de gaz par exemple, agit comme la radiation solaire, mais avec une moindre intensité. Ainsi trois plants de Maïs ont transpiré en une heure : à l'obscurité 27^{mg} d'eau, devant une flamme de gaz placée à un mètre 52^{mg}, à la lumière diffuse 68^{mg}, au soleil 198^{mg}.

Est-ce bien à la présence de la chlorophylle que les parties vertes doivent de se comporter ainsi ? On s'en assure en comparant sous ce rapport deux végétaux de même espèce, deux plants de Maïs, par exemple, l'un étioilé, l'autre vert. Chez tous les deux le passage de la lumière diffuse au soleil accélère la transpiration, mais tandis que le rapport est de 1 à 1,7 pour le Maïs étioilé, il est de 1 à 5,9 pour le Maïs vert. La flamme de gaz, qui exerce une action évidente

(1) Guettard : Mémoires de l'Académie des sciences de Paris (1747—1749).

(2) Dehérain : *Sur l'évaporation de l'eau par les feuilles* (Ann. des sc. nat., 5^e série, XII, p. 5, 1869).

(5) Wiesner : *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. IV, p. 145, 1877) et Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissensch. zu Wien, t. LXXIV, 1876.

sur la transpiration de la plante verte, reste sans effet sur la plante étiolée. Enfin, si l'on étudie la transpiration d'un végétal étiolé aux diverses époques de son verdissement à la lumière, on voit le phénomène s'accélérer d'autant plus que la chlorophylle se développe davantage. C'est donc bien dans la chlorophylle que la radiation trouve un puissant intermédiaire pour activer la transpiration de la plante.

Quelle est dans l'action ainsi exercée par la radiation totale la part des rayons de diverse réfrangibilité?

D'abord, en comparant la transpiration de la plante à l'obscurité et sous une cloche double contenant une solution d'iode dans le sulfure de carbone, on voit que les rayons infrarouges accélèrent notablement le phénomène. Ainsi un plant de Maïs, par exemple, qui transpire 100 dans l'obscurité, transpire 157 quand on l'expose au soleil derrière l'écran iodé. Dans l'accroissement de transpiration provoqué sur le Maïs par la radiation totale, la part qui revient à la région infrarouge est de 27 p. 100, celle de la région lumineuse et ultraviolette de 75 p. 100, avec la radiation solaire. Avec la flamme de gaz, beaucoup plus riche en radiations obscures et chaudes, la part de la région infrarouge s'élève à 57 p. 100 de l'effet total.

Pour analyser l'action de la région lumineuse et de la région ultraviolette, on a appliqué tour à tour la méthode du spectre et celle des écrans absorbants. La méthode du spectre a donné, avec le Maïs, les valeurs suivantes pour la transpiration en une heure :

	I.	II.
Rouge.	156 milligr.	35 milligr.
Jaune orangé.	122 »	51 »
Vert	»	50 »
Bleu.	146 »	40 »
Ultraviolet.	70 »	»
Obscurité.	62 »	24 »

On voit que tous les rayons agissent, mais très inégalement. L'influence des radiations ultraviolettes est très faible. C'est dans la région bleue et violette, qui est, comme on sait, le plus fortement absorbée par la chlorophylle (1), que l'action est le plus énergique. Après elle viennent les radiations rouges comprises entre les raies *B* et *C*, à l'endroit de la bande d'absorption I (voir p. 144, fig. 45). Les rayons jaunes compris entre les bandes II et III agissent beaucoup moins. Enfin les rayons verts compris entre les bandes IV et V sont les moins actifs de tous les rayons lumineux. Ce sont aussi ceux qui sont le moins absorbés par la chlorophylle.

La méthode des écrans absorbants, disposés de manière à laisser passer des radiations de même intensité, conduit aux mêmes résultats. Ainsi l'on a obtenu par heure :

	Maïs	If
Lumière blanche (lait d'oxalate de chaux) . . .	187 milligr.	666 milligr.
» jaune (bichromate de potasse).	121 »	508 »
» verte (dissolution de chlorophylle). . . .	117 »	555 »
» bleue (solution cupro-ammoniacale) . . .	154 »	525 »
Obscurité.	100 »	100 »

(1) L'absorption dans la bande VI est encore plus énergique que dans la bande I. Voir Wolkoff : *Die Lichtabsorption in den Chlorophyllösungen*, Heidelberg, 1876.

Si l'on compare l'effet des radiations des diverses réfrangibilités sur la transpiration à celui qu'elles exercent sur la décomposition de l'acide carbonique, on y voit, à côté d'une ressemblance frappante, une différence profonde. Des deux côtés, en effet, les rayons les plus actifs sont ceux que la chlorophylle absorbe le plus et les rayons verts ceux qui agissent le moins. Mais pour la décomposition de l'acide carbonique, le rouge est de beaucoup le plus actif, le bleu agit à peine et l'infrarouge est sans influence. Pour la transpiration, c'est au contraire le bleu qui agit le plus, le rouge ne vient qu'après et l'infrarouge exerce encore une action notable.

En servant d'intermédiaire à la radiation pour décomposer l'acide carbonique et pour accélérer la transpiration, la chlorophylle accomplit donc à la fois deux fonctions différentes, et qu'il faut toujours distinguer avec soin.

2^o *Transpiration des parties dépourvues de chlorophylle.* — Cette différence est encore plus frappante si l'on remarque qu'en l'absence de chlorophylle la radiation, impuissante à décomposer l'acide carbonique dans ces conditions, accélère pourtant notablement la transpiration. On l'a vu déjà tout à l'heure sur des plants étiolés de Mais. Avec des fleurs jaunes de *Spartium junceum* et de *Lilium croceum*, avec des fleurs blanches de *Malva arborea*, on obtient des résultats analogues, comme l'attestent les nombres suivants, qui donnent l'eau transpirée par heure et par 100 centimètres carrés de surface :

	Obscurité	Lumière diffuse	Soleil
<i>Spartium junceum</i>	64 milligr.	69 milligr.	174 milligr.
<i>Lilium croceum</i>	58 »	59 »	114 »
<i>Malva arborea</i>	25 »	28 »	70 »
<i>Zea Mais</i> étioilé	106 »	112 »	290 »
» vert	97 »	114 »	785 »

On voit que la radiation accélère la transpiration des parties dépourvues de chlorophylle, mais beaucoup moins que celle des parties vertes. Les radiations infrarouges, tout aussi énergiquement absorbées par les organes incolores que par les organes verts, suffisent à expliquer cette action. Si la partie considérée est colorée en jaune par la xanthophylle, les radiations absorbées par cette substance (voir p. 144, fig. 45) viennent ajouter leur effet à celui des rayons infrarouges.

Que l'organe soit pourvu ou non de chlorophylle, comment l'intensité de la radiation incidente influe-t-elle sur la transpiration? On sait seulement que, dans des limites très étendues, toute augmentation d'intensité amène une accélération correspondante dans l'émission de vapeur d'eau. On ignore jusqu'à présent si, pour une certaine intensité forte, l'effet accélérateur passe par un maximum pour décroître au delà.

Quand la plante passe de l'obscurité à la lumière, la radiation n'exerce pas immédiatement tout son effet sur la transpiration. Cet effet se développe peu à peu et c'est seulement après deux ou trois heures qu'il atteint l'état stationnaire approprié aux conditions nouvelles. De même, quand la plante passe de la lumière à l'obscurité, sa vitesse de transpiration décroît peu à peu et il faut un certain temps, moindre que dans le cas précédent, pour qu'elle prenne une valeur constante. Le même phénomène s'observe chaque fois que l'on passe d'une intensité

à une autre, plus faible ou plus forte. Il faut donc toujours, dans ce genre d'expériences, maintenir constante pendant longtemps l'intensité de la radiation étudiée, et attendre que la transpiration ait atteint la valeur définitive et invariable qui correspond à cette intensité. C'est ce qui a toujours été fait dans la série des recherches qu'on vient de résumer. Il est probable d'ailleurs qu'il s'agit ici, non pas d'un phénomène d'induction, mais simplement, comme pour la décomposition de l'acide carbonique, d'un équilibre physique entre la plante et le milieu extérieur, rompu tout à coup et lent à se rétablir.

Influence de la température sur la transpiration. — Quand elle s'opère dans une atmosphère non saturée, la transpiration varie avec la température de l'air. Pour étudier ces variations il faut, comme on vient de le voir pour la radiation, maintenir chaque température constante et attendre que le phénomène y ait acquis sa valeur définitive. La transpiration commence déjà à une température très basse. Sur des rameaux feuillés d'If, elle paraît déjà sensible à -20° . Elle va croissant à mesure que la température s'élève, d'abord très lentement jusque vers 15° , puis rapidement et de plus en plus vite jusque vers 50° ; elle croît ensuite de moins en moins et atteint un maximum à une température qui pour le Lierre est de 44° , mais qui varie suivant les plantes. Elle y reste d'abord stationnaire, puis diminue lorsque la plante commence à souffrir. La courbe qui exprime la marche de la transpiration en fonction de la température est donc tout d'abord fortement convexe vers l'axe des abscisses; plus loin elle s'infléchit et devient concave; enfin elle atteint un point culminant au delà duquel elle s'abaisse (1).

Avec le Lierre, par exemple, on a obtenu les nombres suivants pour la transpiration en une minute, à l'obscurité et dans un air sec : à 16° , 2,6 ; à 24° , 10,7 ; à 51° , 27,2 ; à 58° , 51,6 ; à 40° , 55,2 ; à 44° , 55,7 maximum ; à 46° , 54,7 ; à 49° , 55,5. A la lumière diffuse, l'If transpire par heure et par 100 grammes de rameaux : à -6° , $0^{\text{sr}}, 087$; à $+17^{\circ}$, $1^{\text{sr}}, 491$.

Dans une atmosphère saturée, au contraire, la température n'a, au soleil, qu'une très faible influence sur la transpiration ; à l'obscurité, elle n'en a aucune.

Influence de l'état hygrométrique et de l'agitation de l'air. — Toutes choses égales d'ailleurs, la transpiration dépend de l'état hygrométrique et des mouvements de l'air. Plus l'air est humide, moins la plante transpire ; plus il est sec, plus la transpiration est forte. Pourtant, sous l'influence de la radiation, la plante continue à dégager de la vapeur d'eau dans une atmosphère saturée, ce qu'elle ne fait pas à l'obscurité. La première des trois méthodes d'observation décrites plus haut repose précisément sur ce fait. Cela vient sans doute de ce que, dans ces conditions, la température intérieure du corps est plus considérable que celle de l'air ambiant.

Enfin l'agitation de l'air, le vent, active la transpiration ; elle est plus faible dans un air tranquille.

Sous l'influence simultanée des diverses causes externes de variation que nous venons de signaler, la transpiration des plantes soumises aux conditions natu-

(1) Vesque : *De l'absorption de l'eau dans ses rapports avec la transpiration* (Ann. des sc. nat., 8^e série, IV, p. 89, 1877). Courbe de la page 128.

relles suit chaque jour une période régulière. La courbe construite avec les poids d'eau transpirée d'heure en heure va s'élevant progressivement le matin, atteint son maximum vers 2 heures après midi, puis s'abaisse peu à peu jusqu'au soir (voir plus loin p. 204, fig. 52, A).

Variation avec la nature de la plante, avec l'âge et la qualité du membre considéré. — Dans les mêmes conditions extérieures, la quantité d'eau transpirée dans le même temps, à surface égale ou à volume égal, par le même membre au même âge est très différente suivant les plantes. C'est ce que montrent toutes les déterminations numériques, tant anciennes que récentes.

Ainsi, en rapportant la quantité d'eau transpirée à la surface, on a obtenu les rapports décroissants : Chou $\frac{1}{80}$, Prunier $\frac{1}{109}$, Grand-Soleil $\frac{1}{165}$, Vigne $\frac{1}{191}$, Oranger $\frac{1}{218}$ (1). D'une façon générale, la transpiration atteint sa plus grande énergie dans les plantes herbacées et, sous ce rapport, les Graminées tiennent le premier rang. Elle est déjà moindre dans les arbres à feuilles caduques; elle atteint son minimum dans les plantes à feuilles persistantes ou charnues.

Entre des plantes voisines appartenant à la même famille on observe aussi des différences notables. Ainsi, par exemple, l'Orge, le Blé, le Seigle et l'Avoine transpirent en 24 heures par 100 centimètres carrés de surface, respectivement : 5^{gr}.8, 5^{gr}.5, 2^{gr}.8, 2^{gr}.7. Mais, en outre, la transpiration est loin d'être la même, dans les mêmes conditions, chez les divers individus de la même espèce. Ainsi, sur neuf plants de Seigle provenant du même semis et tout semblables dans leur développement, la différence entre les deux extrêmes a été de 7 gr. pour l'un, de 2 gr. pour l'autre, la moyenne étant 4^{gr}.6. Le Sarrasin et les diverses variétés du Chou donnent des écarts plus faibles (2).

Dans le même végétal, la transpiration des divers membres, considérés au même état de développement, varie aussi beaucoup suivant la nature et le rôle de ces membres : elle est plus forte dans les feuilles et les fleurs, par exemple, que dans la tige et les rameaux.

Enfin, dans la même plante si l'on considère le même membre à ses divers âges, on voit que la transpiration y est plus forte quand il vient de terminer sa croissance, que plus tôt pendant qu'il s'accroît et que plus tard quand sa surface s'est affermie en devenant moins perméable. Ainsi, par exemple, dans la tige du Topinambour, le maximum a lieu sur la onzième feuille à partir du sommet (3).

C'est donc, en somme, dans les jeunes feuilles ou les jeunes fleurs des plantes herbacées, exposées en plein soleil dans un air chaud, sec et agité, que la transpiration végétale acquiert son maximum d'intensité.

Comparaison de la transpiration avec l'évaporation. — On a comparé, quelques-uns même ont identifié la transpiration de la plante avec l'évaporation de l'eau à la surface d'un corps poreux imbibé. La comparaison est juste, car il y a bien des traits communs, mais l'identification n'est pas permise, car il y a aussi bien des différences.

(1) D'après Hales.

(2) Haberlandt : *Ueber die Grösse der Transpiration unserer Culturpflanzen* (Wissensch. prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, t. II, p. 146).

(3) Vesque : *loc. cit.* p. 98.

Comme l'évaporation, la transpiration est d'autant plus active que l'air est plus sec, plus chaud et plus agité; mais c'est là que se bornent les ressemblances. Les différences sont bien plus considérables. Si après avoir mesuré, dans des conditions données, la transpiration d'un végétal, on vient à le tuer par un moyen quelconque et si l'on mesure ensuite, dans les mêmes conditions externes, l'émission de la vapeur d'eau, qui est désormais une simple évaporation, on constate qu'elle a beaucoup augmenté. La transpiration est donc moindre que l'évaporation.

L'évaporation cesse de s'opérer dès que l'atmosphère est saturée; la transpiration continue au contraire de s'accomplir dans ces conditions, au moins quand la plante est soumise à la radiation. Enfin, et c'est de toutes les preuves la plus décisive, la radiation n'a sur l'évaporation aucune influence, indépendamment de la température: on a vu que sur la transpiration, et surtout sur la transpiration des parties vertes, cette influence est au contraire considérable.

Les différences entre ces deux phénomènes l'emportent donc de beaucoup sur les ressemblances.

Utilité de la transpiration pour la plante. — L'utilité du phénomène que nous venons d'étudier et sa nécessité pour l'entretien de la vie des plantes aériennes est assez difficile à trouver. Assurément il est facile de voir que, si on laisse de côté la faible consommation de liquide produite par la croissance, c'est la transpiration qui provoque et qui règle l'absorption de l'eau. Mais en quoi est-il avantageux à la plante qu'une pareille quantité d'eau traverse incessamment son corps d'une extrémité à l'autre, des racines par exemple jusqu'aux feuilles? C'est ce qui demeure assez obscur. L'introduction des substances solubles qui constituent l'aliment de la plante s'opérant, comme nous l'avons dit, pour chacune d'elles d'après sa propre consommation et tout à fait indépendamment de l'eau, ne peut pas être influencée par le courant d'eau de transpiration. Et en effet cette introduction s'opère tout aussi bien dans les plantes submergées où ni cette transpiration, ni cette absorption, ni ce courant d'eau n'existent, que dans les végétaux aériens où ces divers phénomènes sont le plus développés.

Rapport entre la transpiration et l'absorption de l'eau. — Pour s'opérer en des régions distinctes du corps de la plante et chacune suivant ses conditions spéciales, la transpiration et l'absorption de l'eau n'en sont pas moins deux phénomènes qui dépendent l'un de l'autre dans une certaine mesure. Aussi n'est-il permis de comparer les absorptions que toutes choses égales pour la transpiration et les transpirations que toutes choses égales pour l'absorption.

Si la plante, supposée saturée d'eau au début et dépourvue de croissance, absorbe par une certaine région de son corps exactement autant d'eau qu'elle en transpire dans le même temps par une autre région, elle demeure saturée et tant que persiste cet équilibre l'absorption et la transpiration peuvent se mesurer l'une par l'autre. Si en même temps il y a croissance, il faudra que l'absorption surpasse la transpiration de toute la quantité d'eau qui demeure fixée dans le corps, pour maintenir le vase toujours plein à mesure qu'il grandit. On ne pourrait alors mesurer la transpiration par l'absorption que si l'on savait, dans le liquide absorbé, démêler la part de l'eau fixée et de l'eau transpirée, ce qu'on n'a pas encore réussi à faire avec quelque précision.

Quoi qu'il en soit, cet état d'équilibre entre l'absorption et la transpiration où l'atmosphère intérieure de la plante a exactement la pression de l'air extérieur peut être et se trouve en réalité fréquemment troublé de deux manières différentes. Si l'absorption vient à diminuer ou la transpiration à augmenter, il sort d'abord en un temps donné plus d'eau qu'il n'en entre dans le même temps ; le corps tend à se dessécher et la pression y devient inférieure à la pression atmosphérique. Sous cette influence, la transpiration diminue ou l'absorption augmente, et si l'écart n'est pas trop grand, un nouvel équilibre s'établit peu à peu entre les deux fonctions amoindries ou augmentées. Quand l'écart est trop grand, l'équilibre ne peut pas se rétablir ; la plante se dessèche, se fane et dépérit. C'est ce qui arrive par exemple pour un plant de Fève dont on vient à doubler la transpiration (1).

Si c'est au contraire l'absorption qui augmente ou la transpiration qui diminue, il entre d'abord plus d'eau qu'il n'en sort ; l'atmosphère intérieure est refoulée, il s'établit dans le corps une pression supérieure à celle de l'air ambiant et de plus en plus élevée. Sous cette influence, la transpiration augmente ou l'absorption diminue et si l'écart n'est pas trop grand, un nouvel équilibre s'établit peu à peu entre les deux fonctions accrues ou diminuées. Quand l'écart est trop grand, la plante, de plus en plus gorgée d'eau, finit par déborder, comme nous le verrons plus loin.

En résumé, toute cause externe qui modifie l'un des deux phénomènes sans influencer l'autre provoque dans le corps de la plante une série de changements. Ces changements retentissent à leur tour sur l'autre phénomène pour le modifier dans le même sens, et ramener, s'il est possible, un nouvel équilibre entre les deux fonctions modifiées. Dans la nature, les conditions physiques qui influent sur l'absorption et sur la transpiration, comme la température, la radiation, etc., changent à tout instant de valeur. Aussi la tendance vers un équilibre toujours rompu est-elle beaucoup plus ordinaire que cet équilibre lui-même. En conséquence, les quantités d'eau transpirée et absorbée dans le même temps, abstraction faite de l'eau fixée, sont bien plus souvent inégales qu'égales. Chaque jour il y a notamment deux causes de rupture d'équilibre qui dominent toutes les autres. La transpiration, surtout dans les plantes vertes, est en effet brusquement et considérablement affaiblie au coucher du soleil, exaltée à l'aurore. Il en résulte, pour les variations du rapport entre la transpiration et l'absorption, une périodicité journalière, accidentée par les modifications secondaires dues aux changements de température, d'humidité, etc.

Émission d'hydrogène. — L'*Amylobacter* et les autres espèces de la même famille qui, comme lui, ne peuvent vivre qu'en l'absence d'oxygène libre, dégagent à la fois de l'acide carbonique, comme on l'a vu, et une grande quantité d'hydrogène ; il se produit en même temps de l'acide butyrique. Et cela, quel que soit le composé ternaire qui leur sert d'aliment carboné, aussi bien avec la cellulose, l'amidon, la dextrine, la gomme, le glucose, le sucre de canne, l'acide lactique, qu'avec la mannite, la glycérine, l'acide citrique, etc. Comme ces êtres sont extrêmement répandus et que la décomposition butyrique qu'ils provoquent

(1) Vesque : *L'absorption comparée directement à la transpiration* (Ann. des sc. nat., 6^e série VI, p. 201, 1878).

dans les substances les plus diverses, notamment dans les parties mortes des plantes, est un des phénomènes les plus généraux de la nature, ce dégagement d'hydrogène n'est pas sans avoir son importance (1).

Il s'en produit d'ailleurs dans une autre circonstance encore, tout accidentelle. Il y a bien longtemps qu'on avait signalé la formation d'hydrogène dans le cours de la végétation des grands Champignons, mais depuis lors le fait avait été tour à tour nié et affirmé. C'est qu'en effet, l'hydrogène n'y apparaît que dans certaines conditions spéciales, qu'on a déterminées récemment (2). D'abord il ne s'en forme que si le Champignon renferme de la mannite. Ensuite, il ne s'en produit pas à l'air libre, mais seulement quand la plante est asphyxiée par un séjour prolongé sous une cloche où l'oxygène finit par être complètement absorbé. La mannite est alors décomposée, comme le glucose est détruit dans les mêmes conditions par les plantes qui en fermentent; mais tandis que le glucose ne donne que de l'alcool et de l'acide carbonique, la mannite produit de l'alcool, de l'acide carbonique et de l'hydrogène. L'hydrogène résulte donc d'une décomposition de la mannite par le corps même du Champignon. Si l'on rend à la plante le contact de l'oxygène, l'hydrogène cesse de se dégager et la végétation se poursuit dans les conditions normales.

Émission d'azote. — Avec l'oxygène, l'acide carbonique et la vapeur d'eau, l'azote de l'air pénètre, avons-nous dit, le corps de la plante et remplit tous les espaces intercellulaires; il forme la plus grande partie de l'atmosphère intérieure. Quand donc, sous l'influence des causes que nous avons étudiées, de l'oxygène, de l'acide carbonique et de la vapeur d'eau, ensemble ou séparément, se trouvent produits en excès dans la plante et expulsés par elle, les courants gazeux qui en résultent et qui s'échappent par les ouvertures naturelles ou accidentelles entraînent avec eux passivement une partie de l'azote. L'équilibre diffusif entre la plante et l'atmosphère étant par là rompu, de nouvel azote s'introduit dans le corps pour chercher à le rétablir. Comme l'absorption est plus lente que le dégagement, il y a toujours une différence et même cette différence va croissant. Aussi lorsque le courant d'oxygène, par exemple, vient à cesser, l'azote continue-t-il à pénétrer dans le végétal jusqu'à égalisation complète des pressions et nouvel équilibre. Sous l'influence de cette pénétration, si l'atmosphère intérieure est très développée comme dans les plantes submergées, les courants gazeux persistent pendant quelque temps après la cessation de la cause qui leur a donné naissance, comme on l'a vu p. 152.

Ce dégagement d'azote, qui accompagne l'émission d'oxygène résultant de la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la radiation, a été aperçu depuis longtemps et constaté depuis par tous les observateurs. Il est surtout abondant dans les plantes aquatiques, submergées ou non, à cause du grand dé-

(1) Berthollet (*Statique chimique*, II, p. 546) et Saussure (*Recherches chimiques sur la végétation*, p. 151) ont observé que les corps végétaux en voie de décomposition dégagent de l'hydrogène toutes les fois que la décomposition a lieu hors du contact de l'oxygène; en présence de l'oxygène, ils se décomposent sans produire d'hydrogène. Cette observation ancienne s'explique aujourd'hui. L'hydrogène est, en effet, un produit normal de la végétation des organismes destructeurs qui ne peuvent vivre qu'à l'abri de l'oxygène.

(2) Müntz : *Recherches sur les fonctions des Champignons* (Ann. de Chimie et de Physique, 5^e série, VIII, p. 56, 1876).

veloppement de leur atmosphère intérieure. C'est à tort qu'on en a parfois cherché l'origine dans la décomposition d'une partie de la substance de la plante. La cause en est toute passive et physique.

Dégagement d'hydrogène sulfuré. — Certaines Algues incolores de la famille des Cyanophycées, notamment les espèces du genre *Beggiatoa* voisin des Oscillaires, vivent et pullulent dans les eaux sulfureuses, dans l'eau de Barèges, par exemple, d'où elles tirent leur nom de *sulfuraires* ou de *barégines*. Bien plus, c'est la nutrition même de ces Algues qui communique à ces eaux leurs propriétés. Cette nutrition est encore bien peu connue. On sait pourtant qu'elles réduisent les sulfates et produisent de l'acide sulfhydrique qui se dissout dans l'eau. En même temps elles fixent, emmagasinent du soufre, qui se rencontre dans leur corps sous forme de grains anguleux et comme cristallisés, solubles dans le sulfure de carbone.

D'autres Algues incolores appartenant à la famille des Bactériacées, notamment certains *Bacillus*, se nourrissent de soufre libre, s'emparent, par exemple, du soufre que renferme le caoutchouc vulcanisé et dégagent aussi une grande quantité d'acide sulfhydrique. Si le milieu nutritif est alcalin, l'acide sulfhydrique entre en combinaison et l'on obtient des sulfures, notamment des sulfures de sodium et de calcium, ou du sulfhydrate d'ammoniaque (1).

Dégagement d'hydrogène protocarboné. — On sait que de la vase des marais et des étangs il s'échappe souvent des bulles d'hydrogène protocarboné, appelé aussi gaz des marais. Ce gaz paraît être le produit normal de la végétation de certaines Algues dépourvues de chlorophylle, notamment du *Sycamina nigrescens* de la famille des Volvocinées (2).

Dégagement d'ammoniaque. — Quelques grands Champignons à chapeau, quelques autres appartenant au groupe parasite des Ustilaginées, l'*Ustilago Maidis* par exemple, dégagent pendant le cours de leur développement une quantité notable d'ammoniaque (3).

Certaines Algues incolores de la famille des Bactériacées (*Ascococcus*, *Polybacteria*, etc.), en se développant sur des matières végétales dont elles déterminent la décomposition, dégagent aussi de l'ammoniaque qui est un des produits de cette décomposition. Certaines autres (*Micrococcus ureæ*, *Bacillus ureæ*), qui font de l'urée leur aliment azoté, décomposent cette substance en acide carbonique et en ammoniaque qui demeurent unis. En même temps ces organismes ont la faculté de se développer dans un milieu contenant jusqu'à 15 p. 100 de carbonate d'ammoniaque, tandis que ce sel est vénéneux à très faible dose pour les végétaux ordinaires. Universellement répandu, transformant chaque jour en carbonate d'ammoniaque toute l'urée que les animaux ont émise, ramenant ainsi l'azote rejeté par les animaux, qui n'est pas d'ordinaire assimilable sous forme d'urée, à une forme directement assimilable aux plantes, le *Micrococcus ureæ* joue un rôle très important dans la nature (4). Au point de vue de

(1) Miquel : Annuaire de l'Observatoire de Montsouris pour 1880, p. 506.

(2) Ph. Van Tieghem : *Sur une Volvocinée nouvelle dépourvue de chlorophylle (Sycamina nigrescens)* (Bulletin de la Soc. bot., t. XXVII, p. 200, 1880).

(3) Borscow : Bulletin de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, XV, p. 1, 1869.

(4) Pasteur : Ann. de Chimie et de Physique, 3^e série, t. LXIV. — Ph. Van Tieghem : *Recherches*

l'alimentation azotée des végétaux supérieurs. ce rôle a son pendant dans la formation d'acide nitrique au sein de la terre arable par l'action oxydante du *Micrococcus nitrificans*.

§ 21

Émission de liquides et de substances dissoutes.

Dans certaines circonstances dont nous avons tout à l'heure fait prévoir la possibilité et qui se reproduisent fréquemment dans le cours de la vie d'une plante, il arrive que le corps absorbe par sa partie mouillée plus de liquide qu'il n'en consomme dans le même temps pour sa croissance et qu'il n'en dégage en vapeur par sa partie sèche. Le vase est trop plein, il déborde, et l'on voit le liquide s'échapper en des points déterminés de la surface libre, entraînant avec lui les matières qu'il tenait en dissolution au point considéré et qui sont capables de traverser les membranes. D'autre part, sur toute la surface mouillée, les substances solides qui sont à l'état de dissolution dans le corps et qui n'existent pas dans le milieu extérieur, tendent à sortir conformément aux lois physiques de diffusion et d'osmose. Les matières albuminoïdes qui composent le protoplasma sont, comme on sait, incapables de traverser les membranes; elles ne sortiront pas. Mais parmi les autres substances produites dans le corps beaucoup pourront s'échapper par cette voie et se répandre dans le liquide extérieur. Nous allons étudier successivement ces deux parties du sujet : l'émission de liquide sur la surface sèche et l'exosmose des substances solubles sur la surface mouillée.

Émission de liquides. — L'expulsion de liquides par le végétal est tantôt discontinue et sous la dépendance immédiate de la transpiration, tantôt continue et indépendante de la transpiration. Considérons ces deux cas l'un après l'autre.

Émission de liquide par transpiration ralentie. — Considérons une plante ordinaire enracinée dans un sol abondamment pourvu d'eau. En pleine lumière elle transpire énergiquement. Qu'on la mette à l'obscurité ou que l'obscurité se fasse naturellement autour d'elle comme chaque soir au coucher du soleil, sa transpiration est aussitôt fortement amoindrie, presque annulée. Cependant les racines continuent à absorber de l'eau dans le sol, une pression s'établit dans le corps et bientôt on voit de fines gouttelettes perler à sa surface. Ces gouttelettes grossissent peu à peu, puis se détachent et tombent; il s'en forme de nouvelles aux mêmes points, qui tombent à leur tour et le phénomène se poursuit ainsi durant de longues heures, pour cesser chaque matin dès que la transpiration reprend son énergie première. On peut recueillir le liquide et en obtenir d'assez grandes quantités. Il a des qualités physiques remarquables. Ayant traversé, dans le long trajet des racines aux feuilles, un très grand nombre de membranes cellulaires, il est d'une limpidité absolue. Fermé d'eau tenant en dissolution une petite quantité de matières salines, de sucre, etc., il possède un indice de réfraction plus grand que celui de l'eau pure.

Dans les Graminées, c'est par une fente au sommet de chaque feuille que perlent et s'échappent les gouttelettes d'eau. Aussi quand, à l'aurore, les rayons du soleil levant viennent raser la prairie, il se fait dans toutes ces gouttelettes terminales, si limpides et si réfringentes, des jeux de lumière éblouissants, bien des fois remarquables et chantés par les poètes, mais attribués à tort à la rosée.

Ailleurs, c'est par des stomates particuliers que le liquide s'échappe, soit au sommet de la feuille (*Colocasia*, *Richardia*, etc.), soit à chacune de ses dents latérales (*Brassica*), soit en divers points de sa surface (*Solanum*, *Papaver*, *Tropæolum*, *Alchemilla*, etc.). Pour les distinguer des stomates ordinaires, qui mettent en communication l'atmosphère intérieure de la plante avec l'air ambiant, on désigne ceux-ci sous le nom de stomates aquifères.

Ailleurs encore, c'est directement à travers la membrane des cellules périphériques que le liquide suinte peu à peu, sans qu'il y ait d'ouvertures spéciales pour sa sortie. Il en est ainsi, par exemple, pour la *miellée*, ce liquide sucré qui exsude de la face supérieure des feuilles du Chêne, de l'Érable, du Tilleul, du Frêne, etc.; il en est de même pour les gouttelettes d'eau qui s'échappent du corps des Champignons (*Mucor*, *Pilobolus*, *Penicillium*, *Merulius*, etc.). Dans ce dernier cas, la plante étant incolore, ce n'est pas seulement le passage de la lumière à l'obscurité, du jour à la nuit, qui ralentit la transpiration, mais aussi l'âge du végétal et la cessation ou tout au moins le ralentissement de sa croissance.

La quantité d'eau ainsi rejetée est très considérable dans certaines grandes herbes tropicales (*Musa*, *Maranta*, *Amomum*, *Colocasia*, *Richardia*, etc.). Du sommet d'une feuille d'*Amomum* on a recueilli en quatre nuits un litre d'eau. Une feuille de *Colocasia* en a rejeté par sa pointe 20 à 22 grammes en une nuit; les gouttes s'échappaient brusquement au nombre d'environ 120 par minute, et déterminaient chaque fois dans la feuille un mouvement de recul. Quatre feuilles de *Richardia* en ont produit 56 grammes en 10 jours (1).

La quantité de substance dissoute est toujours très faible dans ce liquide des feuilles : suivant les plantes, elle varie de 0^{gr},007 à 0^{gr},120 pour 100 grammes de liquide. Si la feuille est enroulée en cornet comme dans le *Sarracenia* ou en urne comme dans le *Nepenthes* et le *Cephalotus*, le liquide expulsé, qui s'y accumule peu à peu, est acide (acides citrique et malique) et contient environ 1 p. 100 de substance solide, proportion bien plus forte que dans les cas précédents. Le quart de la substance solide est formé de produits organiques, le reste de sels minéraux (2).

Nectar. — Parfois le liquide se dégage dans une région du corps où se sont déposés au préalable des matériaux de réserve en vue d'alimenter le développe-

(1) D'après les observations de MM. Duchartre, Williamson et Unger.

(2) Le liquide qui dans les *Dipsacus* remplit souvent les godets formés à chaque nœud par les bases élargies des feuilles opposées et qui a fait donner à ces plantes le nom de *Cabaret des oiseaux*, a une tout autre origine. C'est simplement de l'eau de pluie ou de rosée, tombée sur les feuilles et qui s'est rassemblée là en suivant sa pente naturelle. Un plant vigoureux peut en accumuler jusqu'à 550 grammes. Le liquide qui remplit les réservoirs formés par les bases des feuilles dans certaines Broméliacées (*Echmea*, *Tillandsia*) et Musacées (*Musa*, *Ravenala*) est également de l'eau de pluie ou de rosée. (Barthélemy : *Sur les réservoirs hydrophores des Dipsacées* (Ann. des sc. nat., 6^e série, VII, p. 340, 1879.)

ment des parties voisines. Si ces substances sont solubles dans l'eau, on les retrouve en plus ou moins grande abondance dans le liquide expulsé. Si c'est une réserve de sucres, un *nectaire* qu'il a traversé, le liquide est sucré, c'est du *nectar*. Ce cas est très fréquent. C'est quelquefois sur les feuilles que se trouvent les réserves sucrées, les nectaires, et que s'écoule le nectar, comme dans certaines Fougères (*Pteris*, *Cyathea*, etc.), comme dans le Ricin, le Prunier, le Sureau, la Vesce, etc.; mais le plus souvent, c'est dans la fleur qu'on les rencontre et le nectar s'y accumule parfois dans des réservoirs spéciaux. Comme le liquide ordinaire, il s'échappe tantôt par des stomates aquifères, tantôt directement à travers les membranes cellulaires. Le nectar est rarement de l'eau presque pure, ou ne renfermant que des traces de sucre (*Fritillaria*); ordinairement il contient une notable proportion de sucre de canne, accompagné de glucoses et de quelques sels. Les insectes en sont alors très friands et le recherchent avidement.

On a démontré récemment que toutes les circonstances qui influent sur la transpiration influent de même, mais en sens inverse, sur la production du nectar. Pen-

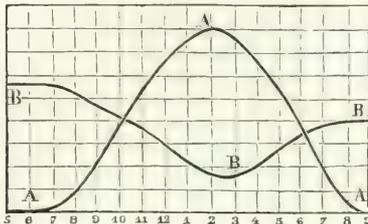


Fig. 52. — *Lavandula vera*. A, courbe des poids d'eau transpirée; B, courbe des volumes de nectar émis. Les nombres indiquent les heures de la journée (27 juin) du matin au soir (d'après Bonnier).

dant une suite de jours, les courbes des deux phénomènes suivent exactement la même marche, mais en sens contraire, comme on le voit fig. 52. Tout ce qui ralentit la transpiration, active la production du nectar; tout ce qui augmente la première, diminue la seconde. En modifiant la transpiration, on a pu rendre nectarifères des plantes qui ne le sont pas dans les conditions ordinaires, et empêcher la production du nectar dans des plantes habituellement nectarifères. Il est donc établi que la formation du nectar n'est qu'un cas particulier de ce phénomène gé-

néral qu'on peut appeler l'émission de liquides par transpiration ralentie (1).

Pleurs. — Au printemps, avant l'épanouissement des bourgeons, les racines absorbent déjà beaucoup d'eau dans le sol, quand le végétal ne peut encore en transpirer que très peu: une pression se développe et le liquide s'écoule par toutes les crevasses. C'est ce qu'on voit à cette époque dans la Vigne, qui *pleure*. Il s'épanche en plus grande abondance si l'on fend la branche ou si on la coupe. Dans certaines plantes des tropiques, cet écoulement printanier se fait aux bourgeons et avec une énergie extrême; c'est une véritable pluie (*Cæsalpinia pluviosa*). Il cesse dès que les bourgeons sont épanouis, parce que la transpiration suffit alors à éliminer l'excès d'eau. Le phénomène des *pleurs* est donc encore l'effet d'une transpiration empêchée.

Émission de liquide indépendante de la transpiration. — Sous l'influence de diverses circonstances indépendantes de la transpiration, il s'opère en divers points du corps de la plante une émission liquide ordinairement assez faible pour ne faire que mouiller la surface. Expulsé directement par les cellules

(1) G. Bonnier: *Les nectaires, Étude critique, anatomique et physiologique* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. VIII, p. 5, 1879).

périphériques à travers la membrane externe, ce liquide est tantôt de l'eau tenant en dissolution de la gomme ou d'autres principes organiques neutres ou acides; tantôt c'est de l'huile essentielle ou de l'oléorésine.

C'est ainsi que les feuilles des *Drosera*, du *Dionæa*, etc., ont leur face supérieure mouillée par un liquide visqueux auquel les petits insectes viennent se prendre. C'est ainsi que les écailles des bourgeons du Peuplier se recouvrent d'un vernis résineux. De même quand l'embryon renfermé dans la graine des Phanérogames possède en dehors de lui une réserve nutritive, sa surface externe en contact avec cette réserve s'humecte pendant la germination d'un liquide doué d'une activité spéciale. De même les racines et les tiges souterraines, dans leurs parties jeunes, comme aussi le corps végétatif tout entier des Champignons, quand ils sont en contact avec un corps solide, dégagent un liquide acide qui en baigne la surface.

Ces quelques exemples suffisent pour caractériser le phénomène en question.

Rôle des liquides émis. Digestion. — L'écoulement de liquide provoqué par la rupture d'équilibre entre la transpiration et l'absorption, quand la première vient à cesser tout à coup, n'a pas en général d'autre objet que de compenser cette rupture; le liquide émis est ordinairement perdu pour la plante. Pourtant quand il s'accumule dans un réservoir protégé contre l'évaporation, comme dans les *Nepenthes*, ou quand il est, par la nature même des substances dissoutes, difficile à évaporer, comme le nectar, il séjourne longtemps au lieu d'émission et peut être réabsorbé plus tard intégralement par le végétal, sous l'influence d'une transpiration active (1). Si donc on avait pris soin de dissoudre au préalable dans le liquide quelque substance assimilable et capable de traverser les membranes périphériques, nul doute qu'on n'eût contribué ainsi activement à l'alimentation de la plante. Mais si, au contraire, des insectes sont venus dans l'intervalle boire le nectar, c'est autant que le végétal ne pourra pas réabsorber, c'est une partie de sa réserve sucrée qui sera perdue pour le développement ultérieur des organes voisins. Par là les insectes causent donc à la plante un réel dommage. Il est vrai que dans certain cas, ce dommage est compensé. L'introduction du corps de l'insecte dans une fleur nectarifère, par exemple, y détermine fréquemment des effets mécaniques favorables, comme on le verra plus tard, à la formation des graines. Mais combien souvent cette compensation n'a-t-elle pas lieu?

Quant aux liquides spéciaux dont la formation est indépendante de la transpiration, ils ont parfois des propriétés très actives dont le jeu est fort utile pour l'alimentation de la plante. Ainsi chez les végétaux qui ont dans leur graine à côté de l'embryon une réserve amylacée, chez les Graminées par exemple, le liquide qui pendant la germination humecte la surface de l'embryon en contact avec cette réserve, est acide et contient une substance azotée neutre qu'on appelle la *diastase*. Or la diastase, dans un milieu acide, attaque l'amidon et le transforme en dextrine, puis en glucose. Par ce mécanisme, toute la réserve nutritive est peu à peu dissoute et passe dans le corps de la jeune plante. L'homme, qui sous forme de pain se nourrit de cette même réserve amylacée enlevée aux Céréales, produit

(1) Bonnier: *loc. cit.*, p. 197.

de même un liquide chargé de diastase, la salive, qui attaque de même l'amidon et le transforme de même en dextrine et en glucose. Ce phénomène s'appelle alors la *digestion* de l'amidon et l'on dit que le pain est *digéré*. Appliquant le même mot à la même chose, nous dirons aussi que l'embryon du Blé en se développant, et pour se développer, digère sa réserve nutritive amylacée. Nous dirons de même que l'embryon du Daffier digère sa réserve cellulosique et celui du Ricin sa réserve oléagineuse. Nous dirons enfin que, dans toutes les graines germantes pourvues d'albumen, l'embryon digère les matières albuminoïdes insolubles mises en réserve dans cet albumen. Sous cet aspect, la digestion se présente de suite à nous comme un phénomène très général de la vie des plantes (1).

La même chose a lieu quand un végétal parasite enfonce ses suçoirs dans une plante hospitalière. Au contact d'un liquide formé à la surface des suçoirs, les matières insolubles du végétal nourricier sont attaquées, dissoutes et finalement absorbées: le parasite digère le corps de son hôte. Le liquide acide qui humecte la surface des jeunes racines est doué d'une action non moins énergique sur les matières solides et insolubles du sol où elles se développent. En effet, que l'on fasse croître des racines de Haricot ou de Mais sur une plaque bien polie de marbre, de dolomie, de magnésite, d'ostéolithe, etc. : après quelques jours, on voit que sur tout leur parcours les racines ont gravé dans la pierre leur empreinte, celle de leurs ramifications les plus ténues et jusqu'aux poils délicats qui les recouvrent (2). Sur tout le trajet de la racine, la pierre a donc été attaquée, dissoute par le liquide acide qui en humecte la surface, digérée en un mot et enfin absorbée par la plante. On rencontre dans plusieurs laes de la Suisse des galets calcaires percés de trous nombreux et profonds qui les font ressembler à des éponges grossières. Ces excavations sont dues à l'action d'une Algue, l'*Euactis calcivora*, qui se fixe contre la pierre et la dissout. Les nombreux Champignons qui végètent sur les rochers (Lichens saxicoles) agissent de même par toute l'étendue de leur corps, pour décomposer et dissoudre la pierre dont ils font leur nourriture. C'est ainsi que par eux le granit, le gneis et le micaschiste sont transformés peu à peu en kaolin.

De même les nombreux Champignons qui vivent sur les écorces (les Lichens corticoles, par exemple), sur le bois mort, sur les feuilles mortes, etc., attaquent peu à peu par le liquide qui humecte leur corps et dissolvent les matières organiques insolubles dont ils se nourrissent. Ils se comportent vis-à-vis de ces matières comme la jeune plante Phanérogame vis à vis de la réserve contenue dans sa graine; en un mot, ils les digèrent. Quand la tige souterraine du Chiendent, rencontrant dans le sol un tubercule de Pomme de terre, le traverse de part en part, en dissolvant sur son passage l'amidon et les autres principes solides qu'il renferme, le Chiendent digère la Pomme de terre et s'en nourrit. C'est encore une digestion bien caractérisée, quand l'*Amylobacter* pénètre sous l'eau dans les organes végétaux, en attaque et en dissout peu à peu les membranes cellulaires et parfois aussi l'amidon, pour les absorber ensuite et s'en nourrir.

(1) Sachs : Physiologie végétale, p. 215, 1868. — Ph. Van Tieghem : *Recherches physiologiques sur la germination* (Ann. scient. de l'École normale, 2^e série, II, 1875). *Sur la digestion de l'albumen* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. IV, p. 180, 1878).

(2) Sachs : Physiologie végétale, p. 210, 1868.

En résumé, qu'elle s'applique à des substances insolubles de nature organique ou minérale, la digestion végétale, considérée sous les différents aspects que nous venons d'indiquer, est un grand phénomène, sur lequel repose en partie au moins l'alimentation des plantes, et ce phénomène a pour agents ces liquides de nature diverse que la plante transsude à sa surface.

Plantes dites carnivores. — On a beaucoup insisté dans ces derniers temps sur quelques faits du même ordre qui ne sont, après tout, qu'une manifestation très particulière du phénomène général que nous venons de signaler.

En venant boire à l'urne des *Nepenthes* les insectes s'y noient; en se posant sur les feuilles des *Drosera*, *Dionæa*, *Pinguicula*, etc., ils y demeurent pris par le liquide glutineux qui couvre ces organes. Or on a remarqué que, dans ces conditions, l'insecte ne tarde pas à disparaître. L'expérience a montré que ce résultat est dû à l'activité du liquide, car un morceau de viande imbibé de ce liquide ne tarde pas aussi à être attaqué et dissous. Ainsi, dans ces divers cas, le liquide émis est capable, comme le suc gastrique des animaux, de dissoudre la viande; il possède cette propriété parce qu'il est acide comme le suc gastrique, et qu'il renferme comme lui un principe azoté neutre analogue à la pepsine: voilà qui est bien démontré (1). Mais bien d'autres liquides, qui demeurent toujours renfermés dans l'intérieur du corps, jouissent de cette même propriété, sans que cependant on puisse pour cela leur attribuer la moindre action dans l'alimentation de la plante; tel est, par exemple, le suc laiteux du Papayer (*Carica Papaya*) (2).

Pour avoir le droit de prononcer le mot de digestion, de dire que la plante digère l'insecte ou la viande, que la plante est carnivore, il reste donc à prouver que le produit soluble ainsi formé est réellement absorbé par le végétal et contribue à son alimentation. Assurément cette absorption est possible; le liquide de l'urne des *Nepenthes* peut, comme le nectar, être réabsorbé sur place et intégralement. Mais encore faut-il montrer qu'elle a lieu réellement, c'est-à-dire que les principes azotés solubles, les peptones, qui résultent de la dissolution de la viande, traversent les membranes et pénètrent dans la plante, soit au lieu même où la digestion s'est opérée, soit en quelque autre point du corps. Cette preuve directe ne paraît pas avoir été faite jusqu'ici. On a du moins essayé de démontrer la réalité et l'utilité de cette absorption par une voie indirecte, en comparant, chez le *Drosera*, les résultats de deux cultures, l'une avec viande sur les feuilles, l'autre sans viande (3). Les plantes soumises au régime de la viande sont toujours devenues plus vigoureuses et plus vertes que les autres, mais surtout elles ont produit des fleurs et des graines plus nombreuses et accumulés dans leurs bourgeons hibernaux des réserves plus abondantes. Chez elles le poids du corps non fleuri atteignait 121, celui des tiges florales 240, celui des graines 580, celui des plantules produites par les bourgeons hibernaux 251, quand il était 100 chez les autres. La différence en leur faveur est donc considérable, surtout dans les grai-

(1) Ch. Darwin : *Les plantes insectivores*. Trad. française, 1877.

(2) Wurtz et Bouchut : (Comptes rendus, LXXXIX, p. 425, 1879). — Wurtz : *Sur la papaine* (Comptes rendus, 11 juin et 15 novembre 1880).

(3) Francis Darwin : *Insectivorous plants* (Nature, 17 janvier et 6 juin 1878). — Reess : *Vegetationsversuche an Drosera mit und ohne Fleischfütterung* (Botanische Zeitung, 5 avril 1878, p. 209).

nes, qui sont non seulement plus nombreuses, mais plus lourdes. Pour rendre ce résultat plus démonstratif, peut être eût-il fallu, parallèlement à ces deux cultures, en disposer une troisième où les plantes auraient reçu la même ration de viande, mais sur le sol où plongent leurs racines et non plus sur leurs feuilles. Quoi qu'il en soit, le fait de la digestion de la viande par les feuilles des plantes dites insectivores, quelque intérêt qui s'y attache, n'est qu'un cas particulier d'un phénomène général. A vrai dire, toutes les plantes sont carnivores.

Exosmose des substances solubles (1). — Pour mettre ce phénomène en pleine évidence, considérons d'abord un organe pourvu d'une ample provision de matériaux nutritifs, une graine, par exemple, plongée dans l'eau. Aussitôt immergée, elle laisse échapper, conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion, une certaine quantité des matières solubles qu'elle tient en réserve et qui vont s'accumulant dans le liquide. Si l'on renouvelle l'eau, l'exosmose se poursuit jusqu'à épuisement total.

Pour apprécier la quantité de matière exosmosée après un certain temps d'immersion, on détermine soit le gain du liquide, soit la perte de la graine : deux méthodes qui se contrôlent. En évaporant le liquide, on obtient et l'on pèse directement le résidu. Ainsi, par exemple, 100 gr. de graines immergées dans 200 gr. d'eau ont abandonné après 48 heures : Pois, 6^{gr},5; Haricot, 5^{gr},2; Blé, 1 gr. En pesant de nouveau les graines immergées depuis un certain temps, après les avoir ramenées d'abord à leur état de dessiccation initial, on détermine ce qu'elles ont perdu de matière solide. Cette méthode permet d'opérer par lavage continu dans un courant d'eau. Par exemple, après six jours d'immersion dans une grande quantité d'eau renouvelée chaque jour, 100 gr. de graines desséchées d'abord à 55° et ramenées ensuite à ce même état de siccité ont perdu : Blé, 9 gr.; Haricot, 9 gr.; Fève, 10 gr.; Pois, 15 gr.

L'embryon, extrait de la graine et directement immergé, donne plus vite des résidus plus abondants. Ainsi 100 gr. d'embryons, après une immersion de plusieurs jours, ont donné un résidu pesant : Fève, 12 gr.; Châtaignier, 22 gr.; Lupin, 54 gr.

La nature des substances exosmosées varie suivant les graines. Souvent elles renferment des sucres en proportion plus ou moins considérable. Dans le Blé, le Mais, le Haricot, le Lupin, le Pois, la Fève, etc., le produit de l'exosmose ne contient pas de glucose, mais seulement du sucre de canne, dans la proportion de 55 p. 100 dans le Haricot, de 50 p. 100 dans le Lupin. Dans le Chêne, le Noyer, le Coudrier, le Châtaignier, le Sarrasin, etc., et aussi dans certaines Légumineuses (*Soja hispida*, etc.), il renferme en outre une proportion plus ou moins grande de glucose. Quand les navires chargés de Blé reçoivent des coups de mer pendant la traversée, l'eau mouille quelquefois la cargaison et, l'exosmose se produisant aussitôt, le grain subit déjà par ce seul fait une perte de poids notable que le commerce a intérêt à connaître.

Avec une intensité moindre, le même phénomène se produit aussi dans les tubercules de Pomme de terre, de Topinambour, de Dahlia, dans les bulbes d'Ail et de Tulipe, dans les jeunes pousses d'Asperge, dans les grosses racines de

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier : *Recherches sur la vie latente et sur la vie valentie* (Bull. de la Soc. bot., XXVII, p. 116, 1880).

Radis, etc. Il se produit encore quand on immerge pendant 48 heures dans l'eau distillée des plantules entières d'Érable ou de Tilleul, de Pois ou de Lentille, de Blé ou d'Orge. Si l'on cherche alors à faire la part respective des diverses parties de la plante dans le phénomène total, en immergeant tour à tour et séparément la racine, la tige au-dessous et au-dessus de ses cotylédons et les cotylédons eux-mêmes, on voit que l'exosmose est très faible sur la racine, où elle paraît cependant exister: elle est un peu plus forte sur la tige et les jeunes feuilles ordinaires, mais c'est par les cotylédons que s'échappe la majeure partie des substances solubles. Enfin, de la plantule passant au végétal adulte, si l'on immerge des feuilles ou des fleurs intactes des plantes les plus diverses, on obtient toujours, après un jour ou deux, un résidu solide qui, pour être faible, n'en atteste pas moins que l'exosmose peut se produire dans tous ces organes.

La question de l'exosmose chez les plantes Phanérogames reçoit donc d'une façon générale une solution positive. Seulement, suivant l'âge de la plante et la région de son corps, le phénomène s'accomplit dans des proportions très inégales. C'est dans la graine, c'est-à-dire dans l'embryon, qu'il atteint son maximum. C'est dans la racine que, pour des raisons de structure que nous aurons à rechercher plus tard, il se réduit à son minimum. Il est facile d'en citer aussi des exemples tirés de plantes inférieures. Ainsi le *Bacillus Amylobacter* rejette au dehors l'acide butyrique qu'il a produit, le *Micrococcus aceti*, l'acide acétique, la Levûre de bière, l'alcool, etc. La Levûre de bière et aussi beaucoup d'autres Champignons (*Penicillium*, etc.) émettent au dehors, dans l'eau qui les baigne, une substance azotée neutre capable d'intervertir le sucre de canne, c'est-à-dire de le dédoubler en l'hydratant en deux sucres: le glucose et le lévulose. De même le *Micrococcus ureæ* répand dans le liquide extérieur un principe qui a la propriété d'hydrater l'urée et de la dédoubler en acide carbonique et ammoniac, d'hydrater en même temps l'acide hippurique et de le dédoubler en acide benzoïque et glycolamine. De même une spore germante ou une plantule de *Mucor* dégage dans le liquide nutritif une substance qui peut alimenter à distance une plantule de *Piptocephalis*, végétal parasite du *Mucor*. Nourri par cet afflux unilatéral, le jeune parasite se dirige vers la source, c'est-à-dire vers la plante hospitalière, fatalement la rencontre et se fixe sur elle. L'exosmose a été ici la cause déterminante de la fixation du parasite.

Il serait facile de multiplier ces exemples d'exosmose végétale. Ce qu'on vient d'en dire suffit à faire voir que dans un grand nombre de questions il faudra tenir compte de cet important phénomène.

Rôle de l'exosmose. — Si les produits exosmosés sont emmagasinés dans le végétal pour subvenir à son développement ultérieur, l'exosmose ne peut avoir sur ce développement ultérieur qu'un effet nuisible; c'est ce qui a lieu pour les graines. Si, au contraire, les substances exosmosées, formées dans la plante, sont de nature à ne pouvoir s'y accumuler sans lui nuire, l'exosmose, en les éliminant à mesure qu'elles se produisent, exercera sur elle un effet bienfaisant. Il en est ainsi pour l'alcool dans la Levûre de bière, pour l'acide acétique dans le *Micrococcus aceti*, pour l'acide butyrique dans l'*Amylobacter* et même pour l'acide carbonique dans les végétaux ordinaires. Aussi quand ces plantes vivent dans un espace limité où ces produits exosmosés s'accumulent, finissent-elles par

être retardées et enfin arrêtées dans leur développement; c'est ce qui arrive pour la Levûre de bière et pour l'*Amylobacter* semés dans un liquide trop sucré. Le développement reprend si l'on élimine l'alcool et l'acide carbonique par le vide, ou l'acide butyrique par la neutralisation avec le carbonate de chaux.

Émission de solides. — Dans le cours de son développement, la plante produit et rejette au dehors divers corps solides, qui adhèrent à sa surface et lui forment un revêtement protecteur, ou s'en séparent et font retour au milieu extérieur. Ce sont toujours des matériaux complexes, ayant à un moment donné fait partie du corps vivant. Tantôt ces parties étaient mortes avant leur séparation; tantôt elles étaient vivantes, au moins d'une vie latente, en quittant le végétal.

Dans le premier cas, ce sont des débris, les ruines d'un édifice qui se reconstruit sans cesse en même temps qu'il s'écroule. Ce sont, par exemple, les couches périphériques du corps qui meurent et s'exfolient, ou des membres tout entiers (racines, branches, feuilles, parties des fleurs, enveloppes des fruits et des graines) qui se séparent peu à peu de l'ensemble. Une fois détachés de la plante, ou même quand ils y demeurent adhérents pour la protéger, comme on le voit pour l'écorce de la plupart des arbres, ces corps appartiennent désormais au milieu extérieur.

Dans le second cas, c'est une vie qui se dissémine et se multiplie. Ce sont, par exemple, les spores, les grains de pollen, les embryons des graines, etc., que la plante rejette dans le milieu ambiant. Il est vrai que ces corps vivants sont destinés à se développer pour conserver et multiplier le végétal. Mais bien peu parviennent à leur destination; le sort de la plupart d'entre eux est celui d'une substance solide quelconque éliminée et faisant désormais partie du milieu extérieur.

§ 22

Action de la plante sur les êtres vivants. Lutte pour l'existence.

Non seulement la plante émet dans le milieu physique extérieur des radiations, des gaz, des liquides avec des matières dissoutes, et des solides, elle exerce encore une influence sur le milieu vivant, c'est-à-dire sur l'ensemble des êtres vivants, animaux et plantes, autres qu'elle-même. Cette influence est tantôt nuisible, tantôt utile à ces êtres ou à quelqu'un d'entre eux. Nuisible ou utile, elle l'est tantôt indirectement, en modifiant en mal ou en bien quelqu'une des conditions extérieures nécessaires à la vie des organismes voisins; tantôt directement en s'appliquant corps à corps sur quelqu'un d'entre eux. C'est toujours la concurrence vitale, la lutte pour l'existence, mais envisagée sous la face opposée à celle que nous avons considérée déjà en recherchant (p. 180) quelle est l'action des êtres vivants sur la plante, ce que la plante en reçoit de bien ou de mal. Aussi suffira-t-il ici de quelques mots pour préciser les choses.

Action nuisible. — La plante exerce sur ses voisins une action nuisible indirecte quand elle leur dispute un aliment limité. Il suffira, dans chacun des exemples cités plus haut (§ 18), de regarder la plante comme l'ennemi, et *vice*

versa : tout ce que nous en avons dit pourra s'appliquer alors au cas actuel. Ainsi tantôt c'est en absorbant plus activement qu'eux l'oxygène, l'eau et les autres parties de l'aliment que la plante nuit aux êtres renfermés avec elle dans un espace limité. Tantôt c'est en empêchant la radiation de parvenir aux végétaux voisins, comme les arbres des forêts ou les *Lemma* des étangs. Tantôt c'est, au contraire, en dégageant une substance qui leur est nuisible, de l'acide carbonique par exemple, comme c'est le cas général, ou de l'alcool comme la Levûre de bière, de l'acide acétique comme le *Micrococcus aceti*, de l'acide sulfhydrique comme les *Beggiatoa*, du carbonate d'ammoniaque comme le *Micrococcus ureæ*, etc.

L'influence nuisible est directe quand la plante s'attaque au corps même de l'être vivant. Une liane, par exemple, qui s'enroule autour d'un arbre pour y trouver un appui, enserre la tige dans ses replis, et non seulement l'empêche de croître en épaisseur, mais en la comprimant de plus en plus elle oblitère les canaux de communication qui des feuilles vont alimenter les racines, et finalement la tue. Le dommage est plus rapide et plus profond quand la plante est parasite. Elle se fixe alors par des suçoirs sur un autre organisme (*Cuscuta*, *Orobanche*, etc.), ou bien y pénètre tout entière et se développe dans son corps (*Péronosporées*, *Bacillus anthracis*, etc.); elle y provoque ainsi un malaise plus ou moins grand et souvent en amène la mort.

Action utile. — La plante exerce sur les autres êtres vivants une influence utile indirecte, quand elle forme et déverse dans le milieu extérieur quelque substance qui peut leur servir d'aliment. Ainsi une plante verte au soleil, en présence de l'acide carbonique, dégage de l'oxygène qui sera absorbé par les animaux et par les autres végétaux. Ainsi la Levûre de bière, qui dans sa végétation submergée produit de l'alcool, favorise le développement du *Micrococcus aceti* qui se nourrit de cet alcool. Ainsi les *Micrococcus ureæ* et *nitrificans* formant incessamment dans le sol, le premier de l'ammoniaque, le second de l'acide nitrique, favorisent l'alimentation azotée des plantes ordinaires et jouent dans la végétation un rôle très important. Ainsi encore, en leur assurant l'ombre et la fraîcheur dont ils ont besoin, les grands arbres des forêts sont utiles aux Mousses et aux Lichens qui croissent sous leur couvert. De même, en déversant, comme on l'a vu, dans l'eau qui les baigne différentes matières solubles et notamment des sucres, les graines qui germent constituent en dehors d'elles une infusion nutritive, où pullulent divers organismes et notamment l'*Amylobacter*. Et il serait bien facile de multiplier ces exemples.

La plante exerce sur les autres vivants une influence utile directe quand elle entre en contact avec eux, pour leur offrir dans son corps lui-même soit un support, soit un aliment. C'est un support que la plante donne au Liseron qui s'enroule autour d'elle ou à la Vigne-vierge qui s'y attache. C'est un aliment qu'elle fournit, à sa surface ou dans son intérieur, à l'animal ou au végétal parasite qui s'y installent.

Réciprocité d'action. — Dans cette action et réaction mutuelle de deux êtres l'un sur l'autre qui fait la lutte pour l'existence, tantôt la plante reçoit le mal en donnant le bien, comme la plante hospitalière qui meurt en nourrissant son parasite, ou le bien en donnant le mal, comme la plante parasite qui vit en

tuant son hôte. Tantôt aussi elle reçoit le mal pour le mal et les deux êtres s'entre-tuent, comme un Lemna qui, après avoir asphyxié les poissons d'un étang, meurt à son tour par la fétidité de l'eau, ou le bien pour le bien et ils s'entraident, comme dans cette association si remarquable d'une Algue et d'un Champignon qu'on appelle un Lichen, dont il a été déjà parlé (p. 68). Ici, l'Algue reçoit du Champignon un abri contre la dessiccation et contre les agitations de l'air, et en même temps la matière azotée dont il est très riche et les matières minérales que ses filaments puisent dans les écorces ou dans les rochers en les digérant. Elle donne en retour au Champignon une partie du carbone qu'elle enlève à l'acide carbonique de l'air, en le décomposant par le moyen de la chlorophylle qu'elle renferme. En s'entraïdant ainsi, les deux êtres règlent leur développement l'un sur l'autre et forment, comme on sait, une association à la fois morphologique et physiologique, très instructive à ces deux points de vue.

§ 25

Comparaison de la recette et de la dépense.

Nous venons de faire le compte détaillé de ce que la plante reçoit du milieu qui l'entoure et de ce qu'elle lui donne. Sans doute la recette est liée à la dépense, l'action et la réaction se règlent l'une sur l'autre; mais le plus souvent cette relation est fort éloignée et très indirecte. Mille phénomènes qui font l'objet de la physiologie interne, tout un long chemin dont les étapes sont le plus souvent inconnues, séparent ce qui entre à un moment dans la plante de ce qui plus tard en sortira. Ce qui pénètre en un point donné et pendant un certain temps dans le corps du végétal n'a donc en général aucune relation directe de cause à effet avec ce qui s'en échappe au même point pendant le même temps, et il n'est pas légitime d'admettre une pareille relation, simplement parce que les deux actes s'accomplissent au même temps et au même lieu.

Assimilation du carbone. — Il y a cependant un phénomène qui fait exception par sa simplicité même et où une relation directe de cause à effet est démontrée entre ce qui entre et ce qui sort. C'est l'absorption de l'acide carbonique par les parties vertes soumises à la radiation et le dégagement d'oxygène par ces mêmes parties dans ces mêmes conditions. Ici, entre l'acide carbonique absorbé et décomposé, la radiation absorbée par la chlorophylle et l'oxygène dégagé, il y a un rapport direct et nécessaire. Si l'une quelconque des deux premières choses fait défaut, l'autre demeure sans emploi et la troisième n'apparaît pas. On a donc bien affaire ici à un seul et même phénomène. Dès lors il est légitime et il peut être avantageux de donner un nom à ce phénomène. Comme il a la chlorophylle pour mécanisme nécessaire, on l'appellera phénomène chlorophyllien, fonction chlorophyllienne; comme il a pour résultat définitif de fixer du carbone dans la plante, d'assimiler du carbone, on l'appelle encore et plus souvent *assimilation du carbone*, expression qu'à tort on abrège souvent en disant *assimilation*. Il faut d'ailleurs bien se garder de croire que ce terme implique une assimilation

exclusive du carbone par cette voie. Il n'est pas démontré en effet que tout le carbone d'une plante verte quelconque lui vienne par ce canal de l'acide carbonique, et que dans des conditions convenables elle n'en prenne pas aussi au milieu nutritif sous forme de composés organiques complexes dissous dans l'eau absorbée, comme font d'ailleurs et nécessairement toutes les plantes privées de chlorophylle.

Ce qu'on entend à tort par la respiration. — Mais si l'on a raison de grouper ici ces trois choses : entrée de l'acide carbonique, entrée de la radiation, sortie de l'oxygène, et de donner à ce groupe de manifestations un nom spécial, c'est à tort qu'on ferait de même pour d'autres groupes de phénomènes sans en avoir démontré le lien d'une manière aussi rigoureuse.

C'est à tort, par exemple, que l'absorption d'oxygène dont, à quelques exceptions près, la plante est le siège continu, le dégagement de l'acide carbonique que sans aucune exception elle produit sans cesse, enfin la production de chaleur qui est sensible chez elle surtout aux époques de croissance rapide, ont été groupés, rattachés l'un à l'autre par un lien direct de cause à effet et appelés d'un nom spécial, la *respiration*. La respiration serait alors la combustion directe d'une partie du carbone de la plante par l'oxygène de l'air avec dégagement de chaleur ; l'oxygène de l'air ne ferait qu'entrer dans la plante pour en ressortir aussitôt sous forme d'acide carbonique. Rien de plus inexact, on l'a vu, que cette conception, rien de plus nuisible aussi aux progrès de la science, parce qu'on se donne par là à soi-même et aux autres l'illusion qu'on a résolu la question, quand on n'a fait que la supprimer. On se ferme ainsi la porte à tout progrès ultérieur.

Entre l'introduction de l'oxygène et la sortie de l'acide carbonique il y a peut-être un lien, en effet, mais de l'un à l'autre phénomène s'étend une longue route encore inconnue dont il faut s'appliquer à connaître les étapes successives, au lieu de la supprimer d'un coup comme on fait dans la théorie de la respiration. Le temps paraît venu de répudier ce mot, comme lié à une conception des choses inexacte en fait et trompeuse par son apparente simplicité. Il est exact et tout aussi simple de dire, comme nous l'avons fait, absorption et fixation d'oxygène, formation et dégagement d'acide carbonique, production et dégagement de chaleur, en étudiant ces trois phénomènes chacun pour son compte et séparément.

Entre le liquide absorbé dans le sol et l'eau dégagée en vapeur dans l'atmosphère par la transpiration, il y a un lien bien plus direct et plus assuré, et cependant il n'est venu à l'esprit de personne de réunir ces deux phénomènes sous le même nom, sans doute parce qu'ils s'opèrent en des points différents et souvent très éloignés du corps et parce que c'est d'un côté du liquide qui entre, de l'autre côté de la vapeur d'eau qui sort. Quoi qu'il en soit, on a bien fait ; il est tout aussi simple de dire l'absorption de l'eau, la transpiration, pour chercher ensuite le rapport qui peut exister entre ces deux phénomènes et comment ils se règlent l'un sur l'autre en combinant leurs effets.

Balance du carbone assimilé et du carbone éliminé par une plante verte. — Par le fait de l'assimilation, la plante verte librement exposée aux conditions naturelles gagne çà et là et de temps en temps du carbone ; par le fait

du dégagement d'acide carbonique, au contraire, elle en perd dans tous ses points et continuellement. Comment, à la fin de chaque journée, se balancent ce gain intermittent et cette perte continue? Si g est le poids de carbone gagné et p le poids de carbone perdu au bout de 24 heures, la différence $g-p$ varie à la fois suivant la date de la journée dans la vie de la plante et suivant les circonstances extérieures de cette journée. Au sortir de la vie latente, quand la chlorophylle n'a pas encore apparu dans les organes nouvellement formés aux dépens des réserves anciennes, g est nul et p va croissant; la plante perd continuellement de son poids. Quand le verdissement a commencé, g va croissant; p augmente aussi, mais moins vite; la différence $g-p$ est négative, mais diminue progressivement, et il vient un certain jour où elle est nulle, où la plante se trouve n'avoir ni gagné, ni perdu de carbone. A partir de ce moment $g-p$, toujours positif si les conditions extérieures sont favorables, va en augmentant rapidement et tend vers un maximum.

Mais dans cette période de gains continus, il se montre encore bien des inégalités, liées aux vicissitudes des conditions extérieures. Si le jour est long et éclatant, le gain de carbone est considérable. S'il est court et sombre, le gain est faible, il peut devenir nul; il peut même y avoir perte. Mais en définitive si l'on fait, pour toute l'étendue de la période végétative, la somme de toutes ces différences journalières si inégales, la balance totale s'établit par un gain considérable de carbone, qui se traduit, au dehors par l'ensemble des organes nouvellement formés, au dedans par la constitution de réserves abondantes destinées aux développements ultérieurs. Le corps tout entier de la plante adulte, déduction faite du germe qui l'a produit, est, en définitive, le résultat et le vivant témoignage de la prépondérance de la fonction chlorophyllienne sur le phénomène éliminateur d'acide carbonique.

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DU CORPS

Nous venons d'étudier la forme extérieure du corps, indépendamment de toute différenciation, et les fonctions externes qui s'y accomplissent, en dehors de toute division du travail. De fait, il existe, nous le savons déjà, une foule de plantes simples ou ramifiées chez lesquelles il ne s'opère aucune différenciation dans la forme extérieure, aucune division dans le travail interne, auxquelles par conséquent s'applique purement et simplement, et s'applique seule, l'étude morphologique et physiologique générale que nous venons de tracer.

Mais il en est un bien plus grand nombre où le corps se différencie de plus en plus, où le travail se divise en même temps et dans la même mesure. Pour celles-là, nous avons de nouvelles connaissances à acquérir, plus spéciales et plus détaillées. Nous devons d'abord suivre pas à pas dans les quatre grands groupes du règne végétal les progrès de cette différenciation de la forme et de cette division du travail, puis, prenant à part chacun des membres principaux issus de la différenciation primaire, en étudier la forme particulière et le travail spécial. C'est ce qui fera l'objet de ce chapitre et des suivants.

§ 1

Différenciation progressive de la forme du corps.

Thallophytes. Thalle simple, thalle ramifié. — Le corps des Thallophytes, le thalle, est parfois simple, le plus souvent ramifié. Simple, il est quelquefois arrondi comme dans le *Valonia utricularis* (fig. 1, A), ordinairement étiré en un long filament, continu ou dissocié, comme dans les Oscillariées, les Bactériacées, les Conjuguées, certaines Confervacées, etc., ou aplati en une lame comme dans les Ulvacées. Ramifié, sa ramification est tantôt terminale, tantôt latérale.

La ramification terminale est ordinairement dichotome. La dichotomie s'opère tout aussi bien, si le thalle est filamenteux comme dans le *Coleochaete soluta*, ou aplati en lame comme dans le *Dictyota dichotoma* (fig. 55), les *Fucus*, etc., ou arrondi en cylindre comme dans le *Furcellaria fastigiata*. Elle est généralement égale; parfois, comme dans le *Coleochaete soluta*, l'une des branches se développant moins que l'autre, il tend à se former un sympode. Les dichotomies successives s'accomplissent d'ordinaire dans un seul et même plan (*Coleochaete*, *Dictyota*, *Fucus*, *Furcellaria*, etc.): quelquefois elles ont lieu dans des plans alternativement rectangulaires, comme dans les *Piptocephalis*. Si les intervalles des bifurcations sont très courts, il se forme alors une sorte de buisson, comme on le voit par exemple dans le *Lithothamnion*, le *Thamnidium*, etc.

La ramification latérale est isolée, ou verticillée. Isolée, elle est monostique

avec divergence nulle, comme on l'a vu dans l'*Antithamnion cruciatum* (fig. 21, A), ou distique avec $\frac{1}{2}$ (*Mucor*, *Stypocaulon scoparium*, *Polysiphonia pennata*, *Callithamnion scopulorum*, etc.), ou polystylique, soit avec $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{6}$, $\frac{1}{7}$, etc., soit avec $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, etc., soit avec $\frac{3}{7}$, $\frac{3}{11}$, etc. (*Polysiphonia*, *Chondriopsis*, *Spyridia*, etc.).

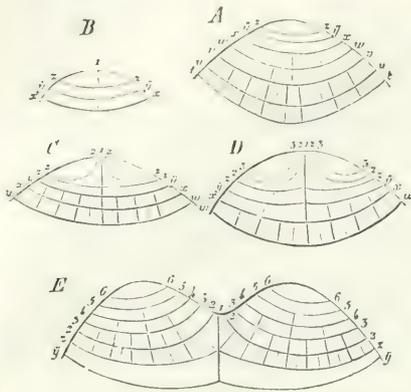


Fig. 35. — Dichotomie du thalle de *Dictyota dichotoma*. Le développement de la bifurcation suit la série des lettres A-E. (Sachs, d'après Nägeli).

Verticillée, tantôt elle superpose ses verticilles successifs, comme on l'a vu pour le *Chaetopteris plumosa* (fig. 21, B); le plus souvent elle les alterne et les croise, comme dans les *Verticillum*, dans le *Mortierella verticillata*, etc., dans les verticilles ternaires du *Crouania*, dans les verticilles quaternaires du *Dudresnaya*. La ramification latérale se développe d'ordinaire en grappe avec ses diverses modifications : épi, ombelle, capitule, quelquefois en cyme et notamment en cyme unipaire hélicoïde (*Dasya*, *Circinella*, *Mucor circinelloides*, etc.). Il se fait aussi de fausses dichotomies, comme on en voit dans le *Bornetia secundiflora*, le *Callithamnion corymbosum*, etc.

Outre la ramification normale, on y observe aussi sur les parties âgées une ramification adventive, et cela sur des thalles ramifiés aussi bien suivant le mode terminal (*Dictyota*), que suivant le mode latéral (*Zanardinia*).

Thalle non différencié. — Simple ou diversement ramifié, le thalle peut ne présenter dans sa forme extérieure aucune espèce de différenciation, être semblable en tous ses points. Il en est ainsi dans un grand nombre d'Algues à thalle simple, filamenteux ou membraneux, tantôt pourvu de chlorophylle (Cyanophycées, Conjugucées, Ulvacées, etc.), tantôt incolore (Bactériacées, *Beggiatoa*, etc.). Divisé par des cloisons toutes semblables, le corps croît également dans tous ses points et plus tard il forme ses corps reproducteurs soit dans toutes ses cellules à la fois, soit indifféremment dans l'une ou l'autre d'entre elles.

Les choses se passent de même quand le thalle se ramifie, si tous les membres sont et demeurent de tout point semblables entre eux et au tronc qui les porte, comme chez certains Champignons (Levûre de bière, par exemple), ou certaines Algues (*Cladophora*, etc.).

Différenciation progressive du thalle. — Quand le thalle se fixe par sa base, il s'y dilate ou s'y ramifie souvent d'une manière spéciale en prenant des caractères particuliers; il forme un système fixateur, un *crampon*. C'est une première différenciation.

Ainsi fixé, le thalle peut demeurer dans tout le reste parfaitement homogène, comme dans les *Botrydium* et *Chorda* où il est simple, comme dans les *Bryopsis* et *Chordaria* où il se ramifie. Mais souvent il ne forme ses cellules reproductrices qu'en une certaine région déterminée, qui présente des caractères spéciaux. Le thalle se divise alors en trois parties : un appareil fixateur, un appareil nutritif et un appareil reproducteur (*Vaucheria*, *Œdogonium*, *Mucor*, etc.).

Ailleurs l'appareil nutritif lui-même subit une nouvelle différenciation. Il se montre formé de parties grêles cylindriques et de parties élargies et membraneuses insérées sur les premières, comme dans le *Padina* (fig. 54). C'est dans ces parties larges que le travail nutritif se trouve alors spécialement concentré. Ce sont elles aussi qui produisent les corps reproducteurs, tantôt sur une portion quelconque de leur surface comme dans les *Laminaria*, tantôt suivant certaines zones concentriques comme dans le *Padina*, tantôt dans certaines régions modifiées dans ce but comme dans les *Fucus*. Suivant les régions du corps, ces expansions foliacées prennent quelquefois des formes différentes (*Sargassum heteromorphum*).

Beaucoup de grandes Algues marines, brunes ou rouges, réalisent cette disposition. Chez certaines Floridées, la séparation atteint son plus haut degré, parce que les parties plates viennent s'attacher perpendiculairement sur les parties

grêles, comme des feuilles sur une tige. La différenciation du thalle rappelle alors tout à fait celle du corps des plantes vasculaires en racines, tiges et feuilles. Le *Constantinea reniformis* en offre un bel exemple (fig. 55). Pour compléter la ressemblance, ces sortes de feuilles produisent quelquefois des rameaux axillaires.

Parfois certaines régions de l'appareil nutritif se gonflent et se creusent en forme d'ampoules pleines d'air. Ce sont des *flotteurs* plus ou moins volumineux qui allègent le corps et servent soit à le maintenir dressé, comme dans le *Fucus vesiculosus*, l'*Ascophyllum nodosum*, etc., soit à l'amener et à le retenir au voisinage de la surface, comme dans le *Sargassum bacciferum*, le *Macrocystis pyrifera*, etc.

La spécialisation se complique encore si le corps se revêt de poils de diverses formes et de fonctions différentes, attachés à sa surface plane (*Laminaria*, etc.) ou logés dans des cryptes spéciales (*Fucus*, etc.). Ce sont alors ordinairement certains de ces poils, différenciés par rapport aux autres, qui donnent naissance aux corps reproducteurs, comme on le voit dans les Fucacées et les Floridées, par exemple.

Enfin la différenciation de la forme et en même temps la division du travail mécanique, nutritif, reproducteur, atteint son plus haut degré, quand les diverses complications et spécialisations dont nous venons d'indiquer les principales se trouvent réalisées toutes à la fois sur un seul et même thalle. C'est ce qui arrive dans certaines Floridées; c'est aussi ce dont, parmi les Fucacées, l'*Anthophycus longifolius* nous montre un exemple très net (fig. 56). Le corps y est profondément divisé en parties de formes différentes et de fonctions spéciales, qui rappellent la



Fig. 54. -- Thalle différencié du *Padina Pavonia*. — a, crampon; b, parties allongées; c, parties élargies, dont la plus grande porte la première zone de corps reproducteurs (d'après Reinke).

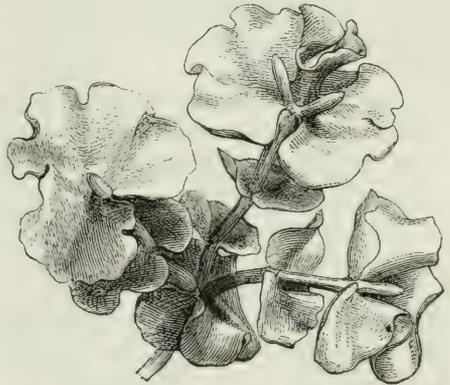


Fig. 55. — Portion du thalle du *Constantinea reniformis*, montrant la différenciation en tige et feuilles (Reinke).

racine, la tige, les feuilles, les inflorescences et les fleurs des Phanérogames. C'est



Fig. 56. — *Anthophycus longifolius*, portion fructifère du thalle. Elle ressemble à une branche feuillée portant, à l'aisselle des feuilles, des rameaux d'inflorescence eux-mêmes ramifiés en grappes composées. Certaines feuilles ont le pétiole renflé en un flotteur (d'après Reinke).

vée dans tous les représentants du groupe des Mousses.

Corps homogène, simple ou ramifié. — Le corps des *Anthoceros* et des *Pellia* est une lame appliquée sur le sol, à bord lobé, à surface dépourvue de stomates en haut, munie en bas

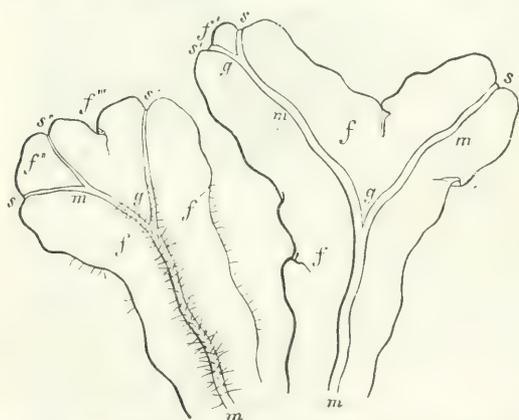


Fig. 57. — *Metzgeria furcata*, thalle dichotome vu, à droite par-dessus, à gauche par-dessous; m, m, côte médiane; s, s, sommet des ramifications (Sachs).

dépourvus de stomates dans les *Riccia*, mais possèdent sur la face supérieure de grands stomates très développés dans les *Lunularia* et *Marchantia*. Seulement, il porte sur sa face inférieure une série de membres analogues à de petites feuilles, souvent divisées plus tard par le milieu de manière à figurer deux rangées. Elles sont particulièrement développées dans le *Riccia natans*, où elles pendent dans l'eau. En outre, le thalle des *Lunularia* et *Marchantia* forme à un certain moment, sur sa face supérieure, des

sur tout dans les Algues à corps multicellulaire et massif que la différenciation se développe ainsi. Il ne faut cependant pas perdre de vue qu'elle peut aussi s'élever très haut quand le thalle n'est formé que d'une seule cellule ramifiée. Les *Vaucheria*, les *Mucor* et surtout les *Acetabularia*, *Udotea*, *Caulerpa* (fig. 1, B, C), en sont la preuve.

Muscinées. — Chez les Muscinées on peut suivre pas à pas, dans le groupe des Hépatiques, les transitions entre un corps simple ou ramifié mais homogène, et la tige feuillée telle qu'on la rencontre ache-

vue dans tous les représentants du groupe des Mousses. **Corps homogène, simple ou ramifié.** — Le corps des *Anthoceros* et des *Pellia* est une lame appliquée sur le sol, à bord lobé, à surface dépourvue de stomates en haut, munie en bas de poils absorbants. Dans les *Aneura* et *Metzgeria*, cette lame, épaissie suivant la ligne médiane en une côte saillante, se ramifie abondamment dans son plan par fausse dichotomie (fig. 57); mais tous les segments demeurent semblables, et le corps ne cesse pas d'être homogène.

Différenciation progressive du corps. — La différenciation commence dans les *Riccia*, *Lunularia*, *Marchantia*, etc. C'est encore un thalle ramifié dans son plan en vraie

membres adventifs d'une conformation spéciale qui se dressent perpendiculairement à la surface et portent les corps reproducteurs sur leur sommet étalé en chapeau.

Dans le *Blasia*, chaque lanière du thalle découpe son bord en segments qui forment sur la côte médiane comme deux séries de feuilles parallèles à l'axe. Ces segments sont mieux séparés encore dans le *Fossonbronja* ; enfin dans les *Jungermannia*, *Frullania*, *Madotheca*, etc., ils s'attachent obliquement et même dans le *Gymnomitrium* perpendiculairement sur la côte médiane cylindrique, qui devient alors une vraie tige rampante portant trois rangs de feuilles : deux séries de feuilles plus grandes sur sa face supérieure, une série de feuilles plus petites sur sa face inférieure. Il en résulte que cette tige n'est symétrique que par rapport à un seul plan qui passe par l'axe et par les points d'insertion des feuilles inférieures. Un pas de plus, et l'on arrive à la tige dressée des Mousses, toujours symétrique par rapport à son axe, avec ses feuilles toujours attachées perpendiculairement à l'axe et disposées tantôt suivant $\frac{1}{2}$ comme dans les *Fissidens*, tantôt suivant $\frac{1}{3}$ comme dans les *Fontinalis*, tantôt suivant $\frac{2}{5}$ ou $\frac{3}{8}$ comme dans les *Polytrichum*, etc.

La différenciation s'arrête là. Dans aucune des plantes de ce groupe elle n'amène la formation d'une racine. La fonction absorbante y est toujours remplie par des poils attachés à la face inférieure du thalle, ou à la base de la tige.

Plantes vasculaires. — Les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames ont le corps frappé d'une différenciation beaucoup plus profonde. On y voit à la fois des racines, des tiges et des feuilles, produits d'une différenciation primaire. En outre, surtout chez les Phanérogames et principalement chez les Dicotylédones qui sont les plus perfectionnées, chacun de ces membres subit à son tour, et la feuille plus que les deux autres, un grand nombre de différenciations secondaires. Parmi ces différenciations secondaires de la feuille chez les Phanérogames, il en est qui tendent vers un but commun, la formation des œufs et des graines. L'ensemble des feuilles ainsi spécialisées constitue la fleur. Cette différenciation est si profonde et le but à atteindre est si spécial qu'on peut presque la placer, quoique secondaire, au rang des différences primaires et regarder la fleur comme un organe *sui generis*, au même titre que la racine, la tige et la feuille. Ainsi partagé à deux degrés successifs, le travail physiologique atteint chez les Phanérogames son plus haut degré de division.

Corps incomplètement différencié. — Cependant il existe quelques plantes vasculaires qui font exception à cette règle générale, dont le corps possède et conserve une forme plus simple. Il y en a, par exemple, qui ne forment jamais de racines, comme certaines Hyménophyllées, le *Psilotum*, le *Salvinia* parmi les Cryptogames vasculaires, comme les *Corallorhiza* (fig. 58), *Epipogon*, *Ceratophyllum*, etc., parmi les Phanérogames ; on n'y voit, comme dans les Mousses, qu'une tige et des feuilles. D'autres, comme

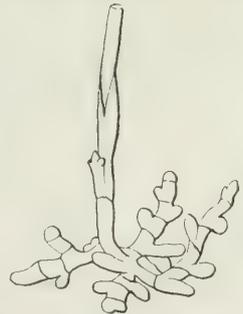


Fig. 58. — Tige souterraine ramifiée, dépourvue de racines, du *Corallorhiza innata*. Les lignes transversales marquent les insertions des feuilles de bonne heure disparues (d'après Reinke).

le Gui, la Cuscuté, l'Orobanche, n'ont que des racines très rudimentaires, ce qui est en rapport avec leur parasitisme. D'autres encore ont une racine bien développée, mais la différenciation du reste du corps en tige et feuilles ne s'y opère pas, ou du moins ne s'y révèle qu'au moment de la reproduction. Tels sont les *Lemna*, où le corps végétatif se compose uniquement d'un thalle portant une ou plusieurs racines.

Enfin la plante présente son plus haut degré de simplicité quand ces deux différenciations y manquent à la fois; une Lemnacée, le *Wolffia arrhiza* nous en offre un exemple. Son corps végétatif est formé d'un simple thalle, sans distinction entre racine, tige et feuille. Il en est de même chez certaines plantes parasites appartenant aux Gytnées et aux Rafflésiacées. Le corps végétatif du *Pilostyles Hausknechtii*, par exemple, Rafflésiacée de Syrie parasite sur des Astragales, est uniquement formé de filaments rameux et enchevêtrés qui se développent dans toute l'étendue de la tige nourricière. Il est comparable par conséquent au thalle d'un Champignon parasite, d'un *Puccinia* ou d'un *Peronospora*. Plus tard, à chaque aisselle de feuille de la plante hospitalière, ces filaments se pelotonnent et forment deux mamelons sur lesquels naissent les fleurs (1).

§ 2

Division progressive du travail du corps.

En général la division du travail paraît correspondre pas à pas à la différenciation de la forme. A mesure que les diverses parties du corps prennent des caractères différents, on les voit, en effet, réagir d'une manière différente sur le milieu extérieur. S'il en était réellement ainsi, si les deux phénomènes apparaissaient toujours et nécessairement en même temps pour se développer toujours parallèlement, il n'y aurait pas lieu de traiter ici spécialement cette question: ce qu'on vient de dire de la différenciation progressive de la forme suffirait à faire connaître du même coup la division progressive du travail. Mais c'est le moment de se rappeler la remarque faite au commencement de l'Introduction (p. 5), sur l'indépendance de la Morphologie et de la Physiologie. La division du travail se montre, en effet, indépendante de la différenciation de la forme; elle lui est antérieure et la domine. Sans étudier à fond ce sujet difficile et encore bien peu connu, bornons-nous, pour en faire saisir l'importance, à signaler une seule catégorie de phénomènes. Ce sera, par exemple, l'action exercée sur la plante par les forces dirigeantes du milieu extérieur: pesanteur, radiation, etc.

Isotropie et anisotropie (2). — Il existe des végétaux chez qui toutes les parties du corps obéissent de la même manière à ces forces dirigeantes: on les dit *isotropes*; telles sont les Bactériacées, Oscillariées, Ulvacées, etc. Chez le plus grand nombre, au contraire, les diverses parties du corps réagissent différemment sur le milieu extérieur et par conséquent y prennent des directions différentes: on les dit *anisotropes*; telles sont les plantes vasculaires dont la racine principale

(1) Solms-Laubach: Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle, XIII, p. 257, 1875.

(2) Sachs: *Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 226, 1879).

se dirige en bas, la tige principale en haut, les feuilles horizontalement. Or s'il peut être vrai de dire que tous les corps isotropes sont dépourvus de différenciation, sont isomorphes, la réciproque est loin d'être exacte. Ainsi les diverses ramifications du thalle d'un *Bryopsis*, par exemple, d'une racine ou d'une tige de plante vasculaire, quoique non différenciées entre elles, quoique isomorphes, prennent des directions différentes sous l'influence des forces dirigeantes du milieu extérieur; elles sont anisotropes. De même dans un jeune tube de *Vaucheria*, avant toute différenciation, les deux moitiés sont anisotropes, puisque sous l'influence de la pesanteur l'une se dirige en bas et l'autre en haut. Les divers lobes du thalle d'un *Peltigera* sont semblables; pourtant les uns demeurent plans et rampent horizontalement sur le sol, les autres se reploient en gouttière et se dressent verticalement pour porter plus tard au sommet la fructification; le thalle est anisotrope, quoique isomorphe. On voit donc que l'anisotropie peut se manifester sans différenciation et préexister à la différenciation.

Si l'on appelle *orthotropes* les parties du corps qui, dans les circonstances ordinaires, se dressent verticalement, et *plagiotropes* celles qui, dans les mêmes conditions, rampent horizontalement, l'orthotropie et la plagiotropie sont les manifestations extrêmes de l'anisotropie. Dans un corps isomorphe, certaines parties peuvent être plagiotropes, d'autres orthotropes, comme on vient de le voir pour le *Peltigera*. Dans le corps profondément différencié d'une plante vasculaire, des membres de même nom, isomorphes par conséquent, les diverses branches d'une tige rameuse par exemple, peuvent être les uns orthotropes et les autres plagiotropes; inversement deux membres de nom différent, anisomorphes par conséquent, peuvent s'y montrer isotropes, tous deux orthotropes, ou tous deux plagiotropes, comme les tiges et les feuilles en offrent maints exemples. Ordinairement les membres bilatéraux sont plagiotropes et les multilatéraux orthotropes, mais cette règle souffre de nombreuses exceptions: dans le Lierre et la Courge, par exemple, les tiges sont plagiotropes, les pétioles des feuilles orthotropes; la feuille des Graminées est orthotrope dans sa gaine, plagiotrope dans son limbe, etc.

En résumé, la notion physiologique d'anisotropie et, en général, la notion physiologique de division du travail dont la première n'est après tout qu'une manifestation particulière, non seulement se montre indépendante de la notion morphologique de différenciation, mais encore elle lui est antérieure et supérieure. C'est elle, en somme, qui joue le rôle prépondérant dans l'édification du corps vivant de la plante. Sans tiges, ni racines, ni feuilles, par la seule anisotropie de ses membres isomorphes, une Thallophyte peut donner à son corps les formes les plus variées et lui assurer les meilleures conditions d'existence. Avec ses tiges, ses racines et ses feuilles profondément différenciées, sans anisotropie, une Phanérogame ne serait qu'un amas informe et incapable de vivre.

Laissant de côté les thalles, nous allons maintenant faire l'étude morphologique et physiologique spéciale de chacun des trois membres fondamentaux du corps différencié: la racine, la tige, la feuille; puis nous considérerons cet organe secondaire, que son importance majeure et sa différenciation profonde élèvent presque au rang des premiers, la fleur. Ce sera l'objet respectif de chacun des quatre chapitres suivants.

CHAPITRE III

LA RACINE

La racine n'existe, on l'a vu, que chez les plantes vasculaires, c'est-à-dire chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames; sauf les très rares exceptions qui viennent d'être signalées, elle se rencontre chez tous ces végétaux. L'étude que nous allons en faire n'intéresse donc que deux des quatre groupes principaux du règne végétal, mais ce sont les plus perfectionnés. Nous devons la considérer d'abord au point de vue morphologique, dans sa forme et son développement, puis au point de vue physiologique, dans ses fonctions.

SECTION I

MORPHOLOGIE DE LA RACINE

§ 1

Caractères généraux de la racine.

La racine jeune a ordinairement la forme d'un cylindre étroit, attaché par sa base à une tige ou à une feuille et terminé en cône au sommet; cette forme est symétrique par rapport à l'axe de croissance. Le plus souvent c'est dans le sol qu'elle se développe, quelquefois dans l'eau, comme chez les *Lemma* qui flottent à la surface de nos étangs, ou dans l'air, comme chez ces Orchidées et Aroïdées qui vivent posées sur le tronc des arbres et que pour ce motif on qualifie d'*épiphytes*. Dans tous les cas, elle se dirige verticalement vers le centre de la terre, la pointe en bas.

Coiffe (1). — Examinée de près, cette pointe offre un caractère particulier. Si l'on en suit le contour à partir du sommet, on voit qu'à une faible distance il cesse brusquement tout autour, et il faut descendre pour ainsi dire d'un degré si l'on veut longer la surface désormais continue du cylindre. C'est comme si la racine avait été dénudée dans toute son étendue, excepté à son extrémité où la couche enlevée partout ailleurs persiste sous la forme d'un bonnet ou d'un doigt de gant, qu'on appelle la *coiffe* (fig. 59). Nous verrons plus tard que c'est bien ainsi que les choses se passent et que la surface générale de la racine jeune est une surface dénudée, une surface d'abord interne, devenue externe par dénudation.

La coiffe a sa plus grande épaisseur au sommet même, où elle fait corps avec la région interne de l'organe; elle va s'amincissant à mesure qu'on s'éloigne du

(1) Ohlert : *Häutung der Zaserspitze* (Linnaea, 1857, p. 617). — Trécul : *Recherches sur l'origine des racines* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. V, p. 540, et t. VI, p. 505, 1846).

sommet et en même temps elle se décolle et s'écarte plus ou moins de la masse sous-jacente (fig. 59, C et D); enfin elle cesse brusquement à une distance du sommet qui n'est souvent que de quelques millimètres, mais qui peut atteindre aussi un à deux centimètres, comme dans les grosses racines des *Pandanus*.

La coiffe est toujours plus ferme et plus résistante que les parties internes qu'elle recouvre, et même que la surface de la région dénudée qui s'en échappe. Son rôle est évident. Elle protège la pointe molle et délicate de la racine, où elle demeure étroitement appliquée, contre la pression et les frottements qu'exercent sur elle les

particules solides et anguleuses du sol où d'ordinaire elle se développe. Aussi sa surface s'use-t-elle rapidement en remplissant ce rôle protecteur. Cette usure a lieu de différentes manières (1). Tantôt les cellules périphériques se désunissent complètement, se gonflent et se détachent une à une au milieu d'une couche visqueuse, comme dans le Blé, l'Orge, le Trèfle, la Rose-trémière, etc.; tantôt c'est toute l'assise des cellules périphériques demeurées plus ou moins adhérentes qui se détache à la fois sous forme de calotte, gluante comme dans le Pavot, le Colza, le Pourpier, ou sèche comme dans le *Glyceria*, le *Pandanus*, etc. A mesure qu'elle se désagrège et s'exfolie ainsi au dehors, la coiffe se régénère au dedans de manière à conserver toujours sa même épaisseur et à protéger toujours aussi efficacement les parties sous-jacentes.

Dans les racines aquatiques des *Lemna*, *Hydrocharis*, *Pistia*, *Azolla*, etc., c'est contre l'exosmose des principes solubles et aussi contre les animalcules vivant dans l'eau, que la coiffe protège la pointe délicate de la racine. Ne souffrant alors aucune usure, elle ne s'exfolie pas et n'a pas à se réparer. Elle est très longue, écartée latéralement de la pointe à laquelle elle ne tient qu'au sommet. Tantôt elle persiste avec son épaisseur primitive pendant toute la durée de la racine, dont elle enveloppe l'extrémité d'un large doigt de gant à bord très net (*Lemna*, *Pistia*, *Pontederia* (fig. 59, A). Tantôt, pour une raison que nous verrons tout à l'heure et qui rend à l'avenir sa présence inutile, la coiffe se détache complètement à un moment donné du sommet de la racine, qui se trouve désormais dénudé comme tout le reste de la surface. Dans l'*Azolla*, la coiffe tombe d'un seul coup; dans l'*Hydrocharis*, elle se partage en quatre ou cinq calottes emboîtées qui tombent l'une après l'autre jusqu'à la dernière.

Dans les racines aériennes (Orchidées, Aroïdées, *Clusia*, etc.), c'est contre la transpiration, qui ferait perdre à la pointe molle l'eau dont elle est imprégnée et qui lui est nécessaire, que la coiffe exerce son rôle protecteur.

Quel que soit donc le milieu où elle se développe, la racine a besoin de

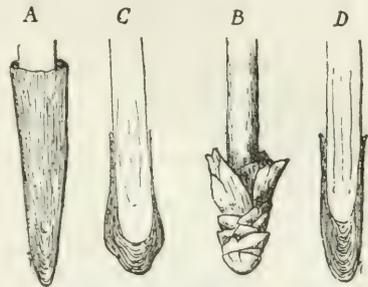


Fig. 59. — Extrémités de racines, montrant la coiffe : A et B, vue de l'extérieur; C et D, en section longitudinale. A, dans le *Pontederia*; B, dans le *Pandanus*; C, dans le *Calia*; D, dans le *Scindapsus*.

(1) Goldman : Bot. Zeitung, 1849, p. 885. — Link : Ann. des sc. nat., 5^e série, XIV, p. 5, 1850. — Garreau et Brauwers : Recherches sur les formations cellulaires, l'accroissement et l'exfoliation des extrémités radicaires (Ann. des sc. nat., 4^e série, X, p. 181, 1858.)

protection à son sommet et ce besoin est partout satisfait par l'existence générale de la coiffe. Mais si la coiffe doit son existence à ce besoin de protection, si sa raison d'être est purement physiologique, on comprend que toutes les fois que la racine, pour une raison ou pour une autre, n'aura pas besoin d'être protégée, toutes les fois qu'une pareille protection lui sera nuisible, ou encore toutes les fois que le besoin d'abri sera satisfait d'une autre manière, la coiffe manquera. Elle manque, en effet, dans ces divers cas, qui sont, il est vrai, peu nombreux. Les racines modifiées en suçoirs de la *Cuscuta* et du *Gui*, plantes parasites sur lesquelles nous reviendrons plus loin, n'en ont jamais; une coiffe non seulement leur serait inutile, mais ne pourrait que les empêcher de remplir leur fonction. Les racines aquatiques des *Azolla* et *Hydrocharis* ont une coiffe très développée tant qu'elles croissent, et s'en montrent dépourvues plus tard. La coiffe disparaît aussi dans les racines renflées des *Orchis* et de la *Ficaire*, quand elles ont cessé leur allongement.

Poils (1). — Examinons maintenant l'état de la surface dénudée dans une racine déjà un peu longue (fig. 60, C). A partir du bord de la coiffe, en remon-

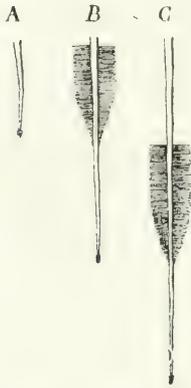


Fig. 60. — Jeune racine de Moutarde, à trois états successifs. A, encore dépourvue de poils; B, munie de poils, mais n'en ayant pas encore perdu; C, dénudée dans la région basilaire.

tant vers la base, on rencontre d'abord une région où la surface est parfaitement lisse; puis vient une partie plus ou moins étendue où chaque cellule superficielle s'est prolongée perpendiculairement à la surface en un long tube ordinairement incolore, où la surface est par conséquent tout hérissée d'une sorte de velours de poils, serrés côte à côte et sensiblement égaux; enfin une nouvelle région dépourvue de poils, mais où la surface est moins lisse que dans la première et parfois brunâtre, s'étend sans discontinuité jusqu'à la base de la racine.

Fixons un instant notre attention sur la partie moyenne, sur cette région des poils dont l'importance physiologique est considérable, comme nous le verrons un peu plus tard. Du côté de la pointe, elle se termine par des tubes de plus en plus courts. Il est facile de s'assurer que ce sont là des poils jeunes qui bientôt s'allongent et prennent la taille des premiers, pendant qu'il s'en forme de nouveaux au-dessous d'eux. La partie lisse voisine de l'extrémité est donc destinée à avoir des poils, mais n'en a pas encore.

De l'autre côté, elle se termine brusquement par des tubes qui ont toute leur longueur, et il est aisé de voir que ces poils tombent peu à peu. La partie lisse du côté de la base a donc été à un certain moment tout entière couverte de poils, mais elle les a perdus. Les poils n'ont qu'une existence éphémère, ils sont caducs. Gagnant sans cesse de nouveaux éléments vers le sommet pendant qu'elle en perd tout autant vers la base, la région des poils semble se transporter le long de la racine à mesure que celle-ci s'allonge, de manière à se maintenir toujours à égale distance de la pointe en s'éloignant de plus en plus de l'extrémité opposée.

(1) Ohlert; Linnæa, 1857. p. 611. — Gasparrini: *Ricerche sulla natura dei succiatori*. Naples, 1856. — Sachs: *Physiologie végétale*, ch. VI.

Les poils radicaux sont presque toujours simples et unicellulaires. Pourtant ils sont quelquefois rameux (*Opuntia Ficus-indica*, *Saxifraga sarmentosa*, *Anemone apennina*, *Brassica Rapa*), et parfois pluricellulaires, comme dans certaines Broméliacées. Quand la racine se développe dans l'air humide ou dans l'eau, les poils sont tous de forme cylindrique, dressés, d'une régularité et d'une égalité parfaites. Il n'en est pas de même dans le sol, où leur croissance est à tout instant gênée et modifiée par la pression et les frottements des particules solides (fig. 61). Ils s'appliquent alors étroitement sur ces particules, se moulent à leur surface, les enveloppent de leurs replis et prennent, en conséquence, des formes très irrégulières, tortueuses, dilatées en certains points, étranglées dans d'autres. Ils portent aussi comme de petits cils extrêmement minces, insérés çà et là sur leur membrane (fig. 61, a).

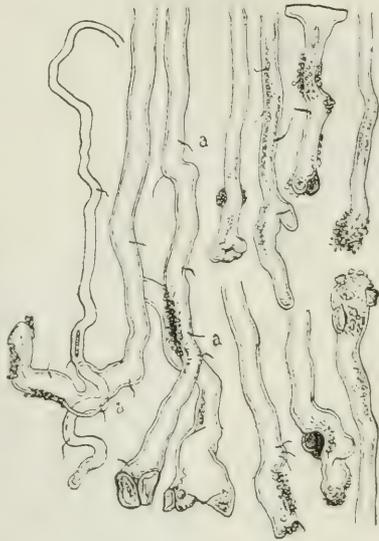


Fig. 61. — Forme contournée et irrégulière des poils radicaux dans le sol. A droite: en haut dans la Sclaginelle, en bas dans le Trèfle; à gauche dans l'Avoine. Les granules sombres sont des particules de terre intimement soudées à la membrane; a, a, minces prolongements de la membrane (d'après Sachs).

Les premiers poils n'apparaissent, avonous dit, qu'à une certaine distance de la pointe. Pourtant, dans l'*Azolla*, ils se forment déjà très près du sommet, sous la coiffe, dans la région où elle est décollée et écartée du corps de la racine (fig. 62, A).

Couchés tout d'abord vers le bas, ils se redressent plus tard, à mesure que leur permet l'écartement de la coiffe, que leur pression contribue d'ailleurs à augmenter. Après la chute de la coiffe, les cellules du sommet dénudé se prolongent elles-mêmes en tubes et la racine se termine par une touffe de poils (fig. 62, B).

Cette différence en entraîne une autre. Quand la région des poils ne commence qu'à une certaine distance de la pointe, toutes les cellules superficielles se prolongent en tubes et les poils forment un duvet serré. Quand elle commence très près de la pointe, comme dans l'*Azolla*, certaines cellules seulement se prolongent en tubes et les poils sont espacés sur la racine. Ils y sont alors régulièrement distribués. Disposés côte à côte en petit nombre en une seule rangée transversale occupant moins d'une demi-circonférence, ils forment en ce point une sorte de lame isolée. Ces lames alternent régulièrement à droite et à gauche en disposition distique, séparées par d'assez grands intervalles (fig. 62).

Les poils peuvent manquer. Les racines de Jacinthe, d'Oignon ou de Safran qui se développent dans l'eau en sont dépourvues. Il ne s'en fait pas non plus sur les racines aériennes des Orchidées épiphytes, sur les racines terrestres des Conifères, etc. Leur formation dépend d'ailleurs beaucoup des conditions extérieures, comme on le verra plus tard.

Couleur, voile. — Le plus souvent la jeune racine est incolore dans toute son

étendue. Il n'est pas rare cependant de la voir colorée en brun plus ou moins foncé, parce que les poils brunissent de bonne heure et qu'après leur chute la surface conserve cette couleur (Fougères, Monstérinées, etc.). Certaines racines aériennes qui sont dépourvues de poils ont une surface lisse, luisante, d'une couleur blanc d'argent (Orchidées épidendres, etc.); cela tient à ce que les cellules périphériques meurent de bonne heure, se remplissent d'air et forment une couche opaque qu'on appelle souvent le *voile*. La pointe n'a pas ce caractère et conserve sa transparence.



Fig. 62. — Racine d'*Azolla caroliniana*. A, en voie d'allongement; de nouveaux poils se forment sous la coiffe, les anciens sont disposés le long de la racine en pinces distiques. B, l'allongement est terminé, la coiffe tombe et met à nu le sommet tout couvert de poils.

Ordinairement la racine est dépourvue de chlorophylle, mais il n'est pas rare qu'elle en possède. Si les grains de chlorophylle n'existent que dans la profondeur, la couleur verte est masquée par la couche externe brune ou blanche et n'apparaît au dehors que vers la pointe où cette couche externe est transparente, ou que si en un point quelconque on enlève cette couche en grattant la surface (Orchidées épidendres, etc.). Mais parfois aussi la jeune racine apparaît verte dans toute sa longueur parce que les grains de chlorophylle se développent aussi dans les cellules périphériques et jusque dans les poils (*Lemna*, *Azolla*, etc.).

État de la surface de la racine âgée. — En vieillissant la racine, dont la surface a déjà subi une dénudation précoce, se dénude de nouveau. Après la chute ou la mort des poils, l'assise pilifère s'exfolie, les cellules sous-jacentes meurent à leur tour et la racine se trouve en définitive revêtue d'une couche brune, élastique, ayant la consistance et les propriétés du liège. Cette couche de liège, souvent fendillée et crevassée à la surface, protège le corps de la racine et y constitue ce qu'on appelle souvent l'*écorce crevassée*. Nous reviendrons plus tard sur ce tégument protecteur.

Douée des caractères extérieurs que nous venons de constater, la jeune racine croît; elle s'allonge dans la direction verticale et parfois aussi s'épaissit. Voyons comment s'opère et se localise sa double croissance.

§ 2

Croissance de la racine.

Allongement (1). — Sur une jeune racine de Haricot ou de Fève croissant dans l'air humide à une température favorable et qui mesure, par exemple, 5 centimètres de longueur, traçons à l'encre de Chine 5 traits distants d'un centimètre et marquons-les de 1 à 5 à partir du sommet. Subdivisons en outre le premier intervalle en millimètres par des traits au vernis rouge, marqués de 1 à 10 à partir de la pointe. Abandonnons ensuite la racine à elle-même en mesurant avec soin de jour en jour les cinq grands et les dix petits intervalles.

(1) Ohlert: *Einige Bemerkungen über die Wurzelasern* (Linnaea, 1857, p. 615.) — J. Sachs: *Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 585, 1875, et p. 584, 1874.)

Seul le grand intervalle qui sépare la pointe du premier trait noir s'agrandit. Les quatre autres conservent indéfiniment leur longueur primitive de un centimètre. D'où cette première conséquence : la racine ne s'allonge que dans une région assez courte comptée à partir du sommet, région qui dans les racines terrestres ne dépasse pas un centimètre de longueur. C'est ce qui explique pourquoi une racine tronquée à la pointe ne s'accroît plus, observation que les pépiniéristes savent mettre à profit, comme on le verra plus loin.

Marche de l'allongement. — Dans cette région de croissance, en mesurant au bout d'un jour les divers petits intervalles qui avaient un millimètre au début, on voit que l'allongement est loin d'y être uniforme. Prenons pour exemple la Fève (*Faba vulgaris*). Les disques transversaux 8 et 9 s'allongent très peu et le dixième ne s'accroît presque pas. Les disques 1, 6 et 5 s'accroissent notablement, les intervalles 2 et 4 s'allongent davantage, mais c'est le disque 5 qui a la croissance la plus forte. Voici les allongements mesurés dans cette plante pendant les premières 24 heures à une température de 20°,5 :

Numéros d'ordre des disques transversaux à partir du sommet.	Allongement en 24 heures.
10	0,1 millim.
9	0,2 »
8	0,5 »
7	0,5 »
6	1,5 »
5	1,6 »
4	5,5 »
3	8,2 »
2	5,8 »
1	1,5 »

Le maximum de croissance a lieu ici dans le troisième disque transversal, éloigné du sommet de 2 millimètres seulement. La courbe (fig. 65) indique la marche de l'allongement. On voit que de la pointe elle s'élève rapidement pour atteindre bientôt le maximum, puis s'abaisse plus lentement au delà.

La marche générale de l'allongement de la racine demeure la même dans les plantes les plus diverses. Mais pour ce qui est de la longueur de la région de croissance et de la distance au sommet de la tranche où s'opère la croissance maxima, il y a lieu de distinguer entre les racines terrestres et les racines aériennes. Dans les premières, comme on vient de le voir pour la Fève, la région de croissance ne dépasse pas 10 millimètres, et le maximum a lieu à 5 ou 4 millimètres de la pointe. Dans les autres, la région de croissance peut atteindre 7 centimètres avec le maximum à 5 centimètres de la pointe (*Monstera deliciosa*), et jusqu'à 10 centimètres de longueur (*Vitis velutina*) (1).

Il est intéressant de se représenter non seulement la marche de l'allongement des diverses parties de la région terminale dans le même temps, mais encore la marche de la croissance de l'une quelconque de ses tranches depuis l'origine jusqu'à la fin. C'est ce qu'on fera en comparant les longueurs

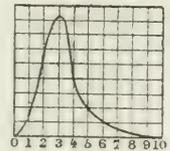


Fig. 65.— Courbe des accroissements simultanés le long de la racine de la Fève (*Faba vulgaris*) partagée en tranches d'un millimètre. Les chiffres sont les numéros d'ordre des tranches comptées à partir du sommet.

(1) J. Sachs : *loc. cit.*, I, p. 592, 1874.

mesurées sur la tranche terminale, pendant une série de jours consécutifs. Avec la racine de la Fève, par exemple, se développant dans l'air humide entre 18° et 21°.5, on obtient, pour la tranche terminale d'un millimètre d'épaisseur au début, les nombres suivants :

Le 1 ^{er} jour	4,8 millim. d'allongement
» 2 ^e »	5,7 » »
» 3 ^e »	17,5 » »
» 4 ^e »	17,5 » »
» 5 ^e »	17,0 » »
» 6 ^e »	14,5 » »
» 7 ^e »	7,0 » »
» 8 ^e »	0,0 » »

C'est du troisième au cinquième jour que la croissance de cette tranche a été la plus forte; elle a pris fin le huitième jour (1). La courbe (fig. 64) donne la marche de l'allongement quotidien.

Que l'on considère la croissance au même moment dans les divers points, ou au même point dans les divers moments, on la voit toujours s'épuiser bientôt, à une petite distance du sommet ou après un petit nombre de jours.

Telle est la marche ordinaire de l'allongement. Les poils radicaux qui résultent de la croissance des cellules périphériques perpendiculairement à la surface,

ne se forment alors qu'à partir du point où la croissance longitudinale a pris fin et toutes les cellules externes peuvent sans inconvénient se prolonger ainsi. Il n'en est pas de même dans quelques autres cas, dont l'*Azolla* est un exemple (fig. 62). Ici, au voisinage du sommet, dans la région même de la croissance, certaines cellules disposées côte en côte en rangées transversales semi-circulaires se développent latéralement en poils, ce qui leur interdit de s'allonger désormais. D'autres cellules, formant des rangées transversales alternes avec les premières, ne prennent aucun développement latéral, s'allongent au contraire beaucoup, et c'est sur elles que repose tout l'accroissement de l'organe. Il se fait donc ici un partage : la région de croissance se divise en disques alternatifs : les uns qui ne s'allongent pas et qui portent les poils, les autres qui s'allongent et qui sont nus. C'est entre ces derniers seulement qu'à un moment donné l'allongement se répartit comme il a été dit plus haut.

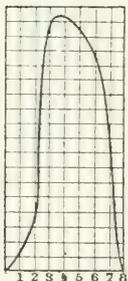


Fig. 64. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 1^{mm}. prise dans la racine de la Fève (*Faba vulgaris*). — Les nombres indiquent des jours.

Durée de l'allongement. — Pourvu que les conditions soient et demeurent favorables, l'allongement de la racine est souvent indéfini et l'organe parvient alors à une longueur considérable. Ainsi la Betterave et le Froment peuvent enfoncer en quelques mois leurs racines jusqu'à plus de 4 mètres de profondeur, la Vigne et le Câprier jusqu'à 15 mètres. Ainsi encore les grands arbres des forêts tropicales font descendre de leurs plus hautes branches des racines qui s'allongent assez pour atteindre le sol et y pénétrer. A mesure que la racine s'allonge, la région des poils, gagnant vers le sommet et perdant vers la base, se transporte de manière à se maintenir toujours à égale distance de la pointe et à s'enfoncer toujours plus profondément dans le sol. Toute la partie terminale jeune se con-

(1) Sachs : Traité de botanique, p. 966.

serve donc identique à elle-même, mais elle est portée au bout d'une partie âgée et nue de plus en plus longue.

Souvent aussi la croissance est de peu de durée et la racine demeure très courte, comme on le voit, par exemple, dans certaines plantes aquatiques (*Lemna*, *Hydrocharis*, *Azolla*). Dès que l'allongement a pris fin, la région des poils continuant à s'étendre atteint bientôt la pointe, et si la coiffe est caduque, comme dans l'*Azolla*, le sommet lui-même se couvre d'une touffe de poils. Puis, les poils continuant à tomber vers la base, la racine se dégarnit peu à peu et enfin devient totalement nue. Elle n'a plus alors que peu de temps à vivre; bientôt elle se détruit, ou bien se détache à la base et tombe comme dans l'*Azolla*.

Changement de forme produit par une modification de la croissance terminale. — Pendant que la croissance longitudinale s'opère, les nouvelles parties qui s'ajoutent incessamment aux anciennes vers l'extrémité peuvent avoir exactement la même largeur que les précédentes; la racine est alors et demeure cylindrique, c'est le cas habituel. Ou bien les nouvelles parties, sous l'influence d'une nutrition plus abondante, sont plus larges que les anciennes et de plus en plus larges; la racine en s'allongeant se renfle. Ou bien, au contraire, les nouvelles parties, sous l'influence d'une nutrition appauvrie, sont plus étroites que les anciennes et de plus en plus étroites; la racine en s'allongeant se rétrécit et va s'effilant. Parfois elle se renfle d'abord pour s'effiler ensuite, et prend la forme d'un fuseau: ou bien encore la dilatation et le rétrécissement se répètent alternativement un certain nombre de fois et la racine devient noueuse, comme dans l'Asphodèle. Il faut se garder de confondre ces variations de forme, qui sont primitives et qui tiennent à une modification de la croissance en longueur, avec les variations quelquefois analogues qui sont ultérieures et qui tiennent à une modification de la croissance en épaisseur, dont nous allons parler maintenant.

Épaississement. — En même temps qu'elle s'allonge, la racine s'épaissit assez souvent. Cet épaississement n'a jamais lieu chez les Cryptogames vasculaires. Chez les Monocotylédones, il est très rare et très faible. Chez un assez grand nombre de Dicotylédones, il ne se produit pas davantage (*Nymphaea*, *Ranunculus*, etc.). L'organe conserve alors indéfiniment le diamètre qu'il a pris en se formant à sa pointe. Chez les Conifères et chez un grand nombre de Dicotylédones, notamment dans les arbres de nos forêts, la racine s'épaissit au contraire à partir d'un certain âge, c'est-à-dire à partir d'une certaine distance de la pointe. Cet épaississement a lieu par l'intérieur; il se fait dans les profondeurs du corps de nouvelles parties entre les anciennes. Mais ces productions secondaires exigent, pour être comprises, la connaissance de la structure de la racine et, après en avoir signalé ici l'existence, nous les étudierons plus loin. Bornons-nous à constater que si elles se développent également dans toute l'étendue de l'organe, elles n'en altèrent pas la forme cylindrique; si elles prédominent à la base en diminuant peu à peu vers le sommet, la racine devient conique, comme dans la Carotte et la Betterave, ou même en forme de toupie, comme dans le Navet. Si à partir de la base elles augmentent d'abord, pour diminuer de nouveau vers la pointe, la racine se renfle en fuseau, comme dans le Dahlia, etc.

Concrescence des racines. — Quand plusieurs racines naissent côte à côte en des points très rapprochés, sur la même tige, sur la même feuille ou sur la même

racine, il n'est pas rare qu'elles croissent en commun en ne formant qu'une seule masse ; elles sont concrecentes (voir p. 64). Des racines terrestres ou aériennes ainsi unies en faisceau, *fasciées* comme on dit, dans toute leur longueur, au nombre de 2, 3, 4 ou davantage, se rencontrent çà et là dans la Fève, par exemple, ou dans certaines Aroïdées épiphytes. Leur forme aplatie ou anguleuse et les sillons qui les parcourent en accusent la vraie nature. Les tubercules simples ou digités des *Orchis*, *Ophrys*, etc., sont de même formés par un plus ou moins grand nombre de racines concrecentes à croissance limitée.

Inégalité de croissance. Circumnutation (1). — La croissance en longueur de la racine n'a pas la même intensité suivant toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa surface. A un moment donné, il y a une ligne de plus fort allongement, qui se déplace progressivement tout autour de l'axe de croissance. Il en résulte, comme il a été dit plus haut (p. 25), une mutation révolutive du sommet, une *circumnutation*. Tout récemment cette circumnutation a été constatée et mesurée dans la racine terminale de diverses plantes (*Brassica*, *Phaseolus*, *Vicia*, *Cucurbita*, *Æsculus*, *Quercus*, *Zea*). L'amplitude en est assez faible ; dans le Haricot, par exemple, elle ne dépasse pas 2 millimètres. En décrivant sa petite courbe circulaire ou elliptique, la pointe s'allonge et c'est en réalité sur une hélice descendante que le sommet se déplace. Ce mouvement de vis favorise évidemment la pénétration de la racine dans le sol.

§ 5

Ramification de la racine.

Quand la racine a acquis une certaine longueur, souvent elle se ramifie. Ordinairement latérale, la ramification y est quelquefois terminale.

Ramification latérale. — C'est à la base de la racine, c'est-à-dire à son point d'attache sur une tige ou sur une feuille, que se montrent les premiers indices de ramification ; ils progressent ensuite et se succèdent régulièrement de la base au sommet. C'est d'abord une petite protubérance hémisphérique de la surface. Puis la protubérance crève et il s'en échappe un petit cordon blanc qui s'allonge en se dirigeant perpendiculairement à la racine, c'est-à-dire horizontalement. Il porte une coiffe au sommet, sa surface se couvre de poils depuis sa base jusqu'à une certaine distance de la pointe ; plus tard les poils tombent à la base et la région des poils commence son mouvement de translation. En un mot, il se comporte à tous égards comme la racine. C'est une racine de second ordre, née à l'intérieur du corps de la première, entourée souvent à sa base d'une petite manchette provenant de la protubérance qu'elle a percée, dirigée horizontalement et persistant dans cette direction ou du moins s'en écartant à peine parce que la pesanteur a peu ou point d'action sur elle. Ces racines secondaires sont toutes semblables, elles sont seulement de plus en plus jeunes et de plus en plus courtes de la base au sommet ; les plus jeunes sont longuement dépassées par le prolongement encore simple de la racine principale (fig. 65). L'ensemble

(1) Ch. Darwin : *The power of movement in plants*. Ch. 1, p. 10, et ch. 11, p. 69, 1880.

forme un cône dont la racine primaire occupe l'axe, dont elle est, comme on dit souvent, le *pivot*.

Si le pivot croit pendant longtemps, il porte sur ses flanes un grand nombre de racines de second ordre. Si en même temps celles-ci s'accroissent longtemps et également, chacune selon son âge, le cône s'élargissant à mesure qu'il s'allonge conserve un angle moyen et constant. C'est ce cas normal, fréquemment réalisé, qu'on appelle un système *pivotant ordinaire*; la ramification y a lieu en grappe. Si les racines secondaires s'allongent peu de temps et demeurent courtes, avec leurs pointes et leurs poils à peu de distance des flanes du pivot très développé, le cône est très aigu et forme un système pivotant exagéré, comme dans la Betterave ou la Carotte; la ramification s'y produit en épi. Quand le pivot cesse bientôt de s'accroître, il ne porte qu'un petit nombre de racines secondaires. Si celles-ci s'allongent beaucoup, projetant au loin, tout autour du pivot rudimentaire, leurs sommets et leurs poils, le cône est très obtus, très surbaissé et forme un système de cordons qui rampent horizontalement à peu de distance de la surface du sol; c'est ce qu'on appelle un système *fasciculé*. La ramification a lieu en une sorte d'ombelle.

La forme générale du système formé par la racine primaire et les racines secondaires varie donc suivant le développement relatif des parties qui le composent; peu importantes au point de vue théorique, ces variations ont une grande valeur au point de vue des applications, comme nous le verrons plus tard.

A leur tour, les racines secondaires se ramifient souvent. Les choses se passent sur elles absolument comme sur la racine primaire et il n'y a pas lieu d'y revenir. Chacune d'elles devient par là un pivot, mais un pivot secondaire, horizontal, autour duquel se développent dans toutes les directions par rapport à la verticale, absolument dépourvues de géotropisme par conséquent, un plus ou moins grand nombre de racines tertiaires. Chacune de celles-ci peut produire et porter une génération de racines de quatrième ordre, et ainsi de suite. Le système conique total va ainsi se compliquant, se remplissant de plus en plus, tout en conservant sa forme générale.

C'est un pareil système de racines de divers ordres, nées les unes des autres et implantées les unes sur les autres, attaché par la base de son pivot vertical sur une tige ou sur une feuille, qu'on appelle communément

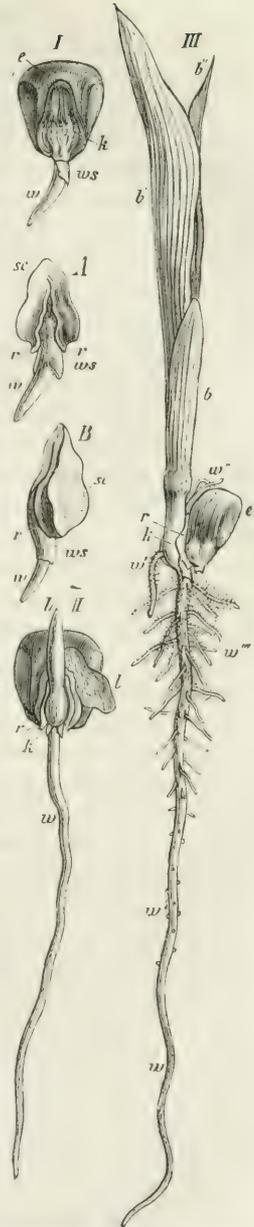


Fig. 63. — Germination du Maïs : I, II, III, états successifs; A, la plantule de I, séparée de l'albumen e, vue de face; B, la même vue de côté — w, racine terminale primaire avec sa collerette ws; w', w'', racines secondaires; w''', racines latérales issues de la base de la tige k; sc, cotylédon; b, b', b'', premières feuilles (Sachs).

une *racine*. Dans cette acception vulgaire, on dit donc une racine pivotante normale, une racine pivotante exagérée, une racine fasciculée, pour les diverses formes qui sont imprimées à ce système par le développement inégal des racines de premier et de second ordre. On a aussi l'habitude de désigner sous le nom commun de *radicelles* toutes les racines des divers ordres autres que le pivot.

Disposition des radicelles. — Il est facile de s'assurer que, dans un pareil système, les racines des divers ordres naissent les unes sur les autres en des points déterminés à l'avance et disposés avec régularité. Si leur développement s'opère dans un milieu homogène, dans l'air, dans l'eau, dans le sable, elles s'allongent en ligne droite à partir de leur insertion et conservent la régularité de leur disposition primitive, qu'un coup d'œil suffit à constater. Dans le sol, au contraire, elles se recourbent et dévient à chaque instant, ce qui trouble l'arrangement et le rend plus difficile à apercevoir.

Sur la racine primaire, les racines secondaires naissent toujours exactement les unes au-dessous des autres en un certain nombre de séries verticales (1). Le nombre de ces séries est au moins de deux, qui sont diamétralement opposées, et il peut dépasser vingt, trente, et au delà. Cela dépend notamment de la grosseur primitive de la racine et cette grosseur à son tour varie dans une même plante suivant son âge. On ne peut donc rien dire de général à cet égard. Le long d'une même racine, ce nombre peut changer; il diminue par cessation d'une ou plusieurs rangées, si la racine, d'abord assez grosse, va s'effilant tout à coup; il augmente au cas contraire.

La disposition en un certain nombre de séries longitudinales, égal ou supérieur à 2, se remarque tout aussi bien pour les racines tertiaires sur les secondaires, pour les racines quaternaires sur les tertiaires, etc. Comme la grosseur va plutôt diminuant quand on passe d'un degré au suivant, le nombre des rangées de radicelles décroît aussi avec plus ou moins de rapidité. Ainsi quand les racines secondaires forment quatre rangs sur le pivot, celles de troisième ordre pourront ne former que trois rangs et celles de quatrième ordre que deux rangs sur celles qui les précèdent. Une fois atteint le minimum de deux, il se conserve ensuite indéfiniment. Si donc ce minimum se trouve établi de suite sur le pivot, comme chez le Radis ou le Cyprès, les racines seront sur deux rangs dans toute l'étendue du système. Alors, ou bien elles ont toutes leurs axes situés dans un seul et même plan et le cône se réduit à un triangle; il en est ainsi dans les Phanérogames à pivot binaire (Cyprès, If, Lupin, Betterave, Crucifères, etc.). Ou bien à chaque degré le plan des axes des deux séries de racines croise à angle droit celui du degré précédent, et c'est seulement après trois ramifications successives qu'on se retrouve dans un plan parallèle au premier; il en est ainsi dans les Cryptogames vasculaires à pivot binaire (Fougères, etc.).

Dans chaque série longitudinale, la distance de deux radicelles est ordinairement indéterminée: elles naissent plus rapprochées, quelquefois jusqu'au contact, ou plus écartées, quelquefois à de grandes distances, selon les circonstances extérieures et notamment suivant l'humidité du sol. Pourtant quelquefois leur situation en hauteur est déterminée. Elles apparaissent alors soit alternes soit

1) Clos : *Ébauche de la rhizotaxie*. Thèse, Paris 1848. — *Deuxième mémoire sur la rhizotaxie* (Ann. des sc. nat., 5^e série, XVIII, p. 521, 1852).

diamétralement opposées, si elles sont en deux rangées; verticillées par quatre ou opposées en croix, s'il y en a quatre séries.

Les racines de second ordre forment un certain angle avec la racine primaire. Pour dégager la question de toute influence géotropique, on dispose la racine, pendant qu'elle s'allonge et se ramifie, dans l'appareil à rotation lente qui supprime à la fois, comme il a été dit plus haut (p. 109) l'action de la pesanteur et celle de la force centrifuge. On voit alors les racines secondaires faire chacune avec le pivot un angle propre. Les premières, celles d'en haut, se dirigent à angle droit (Haricot, Fève, Pois); celles qui naissent plus bas, descendent au contraire obliquement sous un angle aigu,

Ramification terminale. — C'est seulement dans les Cryptogames vasculaires de la classe des Lycopodiacées que la racine se ramifie suivant le mode terminal et ordinairement en dichotomie. Quand la racine d'un *Lycopodium*, d'un *Isoetes* ou d'un *Selaginella* a acquis une certaine longueur, sa pointe se divise en deux moitiés égales, qui prennent aussitôt chacune une coiffe spéciale sous la coiffe commune. Les deux bras s'allongent en exfoliant la coiffe commune, divergent à peu près à angle droit, se divisent de nouveau plus tard en deux moitiés égales, et ainsi de suite un grand nombre de fois. A chaque nouvelle bifurcation, le plan des axes des deux branches est perpendiculaire à celui de la bifurcation précédente. On obtient ainsi une dichotomie égale.

Dans les *Lycopodium* il arrive, à partir d'une certaine bifurcation, que chaque fois l'un des bras de la dichotomie est beaucoup plus vigoureux que l'autre, et que ces bras successifs s'établissent dans le prolongement l'un de l'autre, de manière à simuler un pivot sur lequel les autres bras semblent attachés latéralement comme autant de radicelles. On obtient alors une dichotomie sympodique. Sur le sympode les petits bras sont disposés soit isolément, avec une divergence $\frac{1}{2}$ ou $\frac{1}{4}$, soit par paires croisées.

Il faut remarquer encore que la croissance dure plus longtemps et s'étend plus loin à partir des sommets dans ces racines dichotomées que dans les racines ordinaires. Les intervalles des bifurcations vont s'allongeant pendant un certain temps.

Si l'on compare maintenant un pareil système dichotome tout entier, à partir de son insertion sur la tige, avec un système à ramification latérale considéré à partir du même point, on voit qu'il existe entre eux une différence fondamentale. Le second est un système de racines de générations successives, complètes chacune en soi; une partie quelconque y jouit de toutes les propriétés de l'ensemble et peut être prise pour le représenter. Le premier, au contraire, n'est tout entier qu'une seule et même racine partagée; chacune de ses parties n'est qu'une fraction de racine et ne peut pas être prise, sans autre explication, pour la racine totale.

§ 4

Origine de la racine.

Lieu d'origine normale. Racine terminale, racines latérales. — Dans les conditions normales de la végétation, les racines tirent leur origine de la tige, plus rarement des feuilles.

Dans toutes les plantes vasculaires, l'œuf traverse, sur la plante mère et à ses dépens, les premières phases du développement qui doit l'amener à devenir une nouvelle plante. Dès cette première période, une racine apparaît presque toujours sous l'extrémité inférieure de la tige, occupant seule cette extrémité tout entière, et se plaçant dans le prolongement même de cette tige. Plus tard les flancs de la tige, jouissant de la même propriété que son extrémité inférieure, produisent à leur tour, de la base au sommet, des racines toutes pareilles à la première qui est leur sœur aînée, géotropiques comme elle et se dirigeant verticalement vers la terre, n'en différant enfin que par leur âge plus jeune, leur situation latérale au début et leur grosseur généralement plus forte, de plus en plus forte à mesure qu'elles naissent sur une région où la plante est plus âgée et sa tige plus vigoureuse. La tige peut produire ainsi des racines jusqu'au voisinage de son extrémité libre (*Pteris aquilina*). Et même, si cette extrémité cesse de croître, une dernière racine pourra se former au sommet même et se poser dans le prolongement supérieur de l'organe, à l'antipode de la première.

La première des racines sera dite terminale; celles qui apparaissent tout de suite après (fig. 65, *w'*, *w''*), parfois tout à côté de la première (Blé, Orge, etc.), ou qui ne se forment que plus tard sur les flancs de la tige, seront toutes ensemble appelées latérales. Parmi elles il en est pourtant de deux sortes. Les unes naissent sur la tige en des points déterminés à l'avance, ordinairement en relation fixe avec les feuilles. Ainsi, dans certaines Aroïdées (*Monstera*, etc.), à chaque feuille se trouve diamétralement opposée une racine, et comme les feuilles sont disposées en deux rangs sur la face supérieure de la tige rampante, les racines forment aussi deux séries sur sa face inférieure. Ailleurs, elles sont rangées en verticille, soit sous chaque verticille foliaire en alternant avec les feuilles, comme dans les Prêles, soit au-dessus des feuilles isolées comme dans le *Calla palustris*. Les autres racines se forment çà et là le long des entre-nœuds, à des places indéterminées; celles-ci méritent seules le nom de racines *adventives* que l'on donne souvent à tort à l'ensemble des racines latérales.

Chez certains végétaux, comme dans la plupart des arbres de nos forêts, la racine terminale existe seule et dure autant que la plante: il ne se forme pas de racines latérales. Chez beaucoup d'autres, la racine terminale est bientôt suivie de nombreuses racines latérales qui d'abord concourent avec elle à nourrir le végétal. Puis la racine terminale disparaît et cette destruction gagne de proche en proche et de bas en haut les racines latérales, pendant qu'il s'en forme incessamment de nouvelles vers le sommet de la tige. Les racines, comme sur chacune d'elles les poils, sont alors éphémères et caduques, et leurs fonctions passent sans cesse de l'une à l'autre. Il en est ainsi dans toutes les Cryptogames vasculaires, dans les Monocotylédones et dans un très grand nombre de Dicotylédones. C'est le cas général quand la tige rampe dans la terre (Muguet, Carex, etc.), dans l'eau (Glycérie) ou à la surface du sol (Fraisier, Lierre, etc.); les racines latérales sont alors perpendiculaires à la tige. Quand la tige est dressée, elle porte souvent, sur ses flancs et jusqu'à une grande hauteur, de nombreuses racines latérales. Naissent-elles de la tige même, comme dans les Fougères arborescentes et les Palmiers, elles descendent en foule, serrées côte à côte, le long de sa surface, et la couvrent d'un revêtement impénétrable qui peut atteindre plusieurs décimètres

d'épaisseur. Partent-elles des branches de la cime, elles pendent dans l'air isolément comme de longues cordes, avant d'arriver à la terre. Quand plus tard elles y parviennent, s'y enfoncent et s'y ramifient, elles s'épaississent et forment autant de colonnes solides où les branches s'appuient en même temps qu'elles en tirent leur nourriture et qui sont pour elles le point de départ d'une nouvelle croissance. Tel est, au Bengale, le Figuier des Banyans. Avec ses grandes branches horizontales appliquées çà et là sur de puissantes racines qu'on prendrait pour autant de tiges, un seul arbre acquiert avec le temps l'aspect d'une forêt.

Enfin, il y a des plantes qui ne forment pas de racine terminale et dont toute la nutrition repose, même au début, sur la formation précoce des racines latérales. Telles sont les Orchidées, par exemple.

La grosseur des racines latérales est très variable dans le même végétal, suivant son âge et suivant la grosseur de la tige aux points où elles s'y développent. Par suite, le nombre des séries longitudinales où sur chacune d'elles se disposent les racines de second ordre est aussi très inconstant. Cette inconstance est moindre si l'on considère seulement les racines latérales que la plante produit à l'état moyen et stationnaire de son développement, à l'état adulte.

La grosseur de la racine terminale, au contraire, par le fait même des circonstances et du lieu où elle se forme, est toujours sensiblement la même dans la même plante. Aussi le nombre de séries longitudinales où se disposent sur elle les racines de second ordre est-il fixe, non seulement dans un même végétal, mais souvent dans de grandes familles naturelles. Il est de 2, par exemple, dans les Crucifères, les Papavéracées, le Lupin, le Cyprès, etc.; de 4, dans les Umbellifères, les Labiées, les Malvacées, le Haricot, le Pois chiche, etc.; ce sont les deux dispositions les plus fréquentes. On trouve 5 séries de racines secondaires dans le Pois et la Vesce, 5 séries dans la Fève, 6 dans le Noyer et l'Aune, 8 dans le Marronnier et le Hêtre, rarement davantage. Ce nombre est pourtant sujet aussi à quelque variation. Ainsi la Capucine et l'Œillet d'Inde ont sur leur pivot terminal tantôt deux, tantôt quatre rangées de racines secondaires.

Les racines naissent aussi parfois sur les feuilles dans les conditions normales. Ainsi dans l'*Aspidium Filix-mas*, dont la tige est entièrement recouverte par les pétioles des feuilles, toutes les racines latérales naissent de ces pétioles et non de la tige elle-même.

Lieu d'origine accidentelle. Racines adventives : opérations de culture basées sur leur production : marcottes, boutures. — En *buttant* les tiges de la Garance, en *roulant* celles du Blé, on fait développer sur la partie inférieure de la tige, amenée ainsi au contact de la terre, des racines adventives qui sans cette pratique ne s'y produiraient pas. On augmente par là dans la première plante le rendement en matière colorante, qui est contenue dans les racines, et dans la seconde le rendement en graines en lui permettant de puiser dans le sol une nourriture plus abondante.

Si l'on recourbe vers le bas les branches flexibles de l'Œillet ou de la Vigne et qu'on en couche la région moyenne dans le sol en l'y enfonçant et l'y fixant avec une épingle de bois, ou si l'on entoure d'une petite motte de terre humide retenue par un cornet de plomb ou par un pot fendu une branche élevée d'un Laurier-rose, on fait développer en ces points de nombreuses racines adventives, par où

les branches se nourrissent directement. Aussi peut-on ensuite couper la branche au-dessous de la région enracinée. La portion ainsi séparée se suffit à elle-même et forme un individu complet, qui reproduit tous les caractères de la plante dont il est issu. C'est ce qu'on nomme une *marcotte*. Une pareille séparation de branches après enracinement, un pareil *marcottage* s'observe souvent dans la nature ; le Fraisier en est un exemple bien connu.

Que l'on coupe une branche feuillée de Saule ou de Vigne, et qu'on en plonge la région inférieure dans l'eau ou dans la terre humide, on verra bientôt apparaître des racines adventives qui s'échappent à la fois de la surface latérale et des bords de la plaie. La branche est devenue ainsi un individu complet, ce qu'on appelle une *bouture*. Une pareille séparation de branches qui s'enracinent après coup, un pareil *bouturage* s'observe aussi dans la nature. Quand il multiplie les plantes par marcottes ou par boutures, l'homme ne fait donc qu'imiter les procédés naturels.

Une feuille d'Oranger ou de plante grasse quelconque, détachée de la tige et enterrée à la base, un jeune fruit de Cactée (*Opuntia fragilis*) ou d'Énothéracée (*Jussiaea salicifolia*) forment aussi des racines adventives tout autour de la plaie. Enfin, il suffit d'enterrer un fragment de tige (Saule, etc.), de racine (*Paulownia*, *Aralia papyrifera*, *Dais*) ou de feuille (*Gloxinia*, *Begonia*, *Peperomia*, etc., cotylédons de *Phaseolus*, *Cucurbita*, etc.), pour voir se développer des racines adventives sur les plaies et sur les entailles, qu'on a ainsi intérêt à multiplier.

Mode de formation endogène ou exogène. — Les racines latérales, adventives ou régulièrement placées, qui naissent normalement des flancs de la tige ou de la feuille, se produisent d'ordinaire à une profondeur plus ou moins grande au-dessous de la surface. Pour s'échapper elles brisent, par conséquent, une couche plus ou moins épaisse, qui forme parfois comme une manchette autour de leur base (fig. 65, *us*). Elles naissent de la tige comme naîtront d'elles plus tard les racines secondaires. En un mot, elles sont endogènes.

Cette règle n'est pourtant pas sans souffrir quelques exceptions. Ainsi, dans la Cardamine (*C. pratensis*) et le Cresson d'eau (*Nasturtium officinale* et *sylvestre*), les nombreuses racines latérales que la tige produit à l'aisselle de ses feuilles se constituent à la surface même et n'ont rien à percer pour se développer. Elles sont exogènes (1).

Cette double manière d'être se retrouve aussi dans la racine terminale, mais les conditions de fréquence sont renversées : ce qui était la règle devient l'exception, et *vice versa*. En effet, la racine terminale se forme le plus souvent à la surface même de la base de la tige et n'a rien à percer pour se développer ; elle est exogène. Pourtant dans les Graminées, le Cannas, la Capucine, la Belle-de-Nuit et quelques autres plantes, la racine prend naissance dans la tige à une certaine profondeur au-dessous de la surface de base et se trouve enveloppée dans une sorte de poche. Pour se produire au dehors, il faudra donc qu'elle traverse plus tard une couche assez épaisse qui formera gaine autour de sa base (Graminées, Cannas, Capucine). Elle est alors endogène. Si la couche enveloppante est très mince, elle est simplement exfoliée lors du développement de la racine (Belle-de-Nuit).

Racines latentes. — Il n'est pas rare de voir des racines nées ainsi à l'inté-

(1) Hansen : *Ueber Adventivbildungen* (Abhandl. Senk. naturf. Gesellsch., XII, 1880).

rieur d'une tige, y demeurer enfermées pendant un temps plus ou moins long ou même indéfiniment, sans paraître au dehors. Aussitôt après leur apparition, leur croissance est arrêtée et ne reprend que lorsque des conditions favorables se trouvent réalisées autour d'elles. Elles percent alors, avec une promptitude qui étonne, la tige qui les recèle et s'allongent dans le milieu extérieur. Le Saule est une des plantes où ces racines latentes sont le plus abondamment développées. Nous y reviendrons plus tard, nous bornant ici à en signaler l'existence.

§ 5

Différenciation secondaire de la racine

Racines ordinaires. — Tout ce que nous venons de dire ne concerne que la marche ordinaire du développement de la racine. Toutes les fois que le membre suit cette marche et prend ces caractères, c'est une racine proprement dite, une racine ordinaire ou simplement une racine, sans épithète. Il existe un grand nombre de plantes qui n'ont que de pareilles racines, toutes semblables. C'est déjà cependant un premier signe de spécialisation que de former, comme beaucoup de végétaux, des racines ordinaires de deux sortes : les unes à croissance indéfinie, plus vigoureuses et persistantes, les autres à croissance limitée, plus grêles et éphémères.

Cette spécialisation s'accuse davantage dans les plantes où, pendant que certaines racines suivent leur développement normal, d'autres, au début toutes pareilles, s'accroissent autrement, de manière à acquérir une forme et à remplir aussi une fonction toute différente. En un mot, il s'opère entre les racines de la plante une différenciation. En rapportant la différence à la racine proprement dite, prise comme type, on dit souvent que les autres sont des racines modifiées, des racines métamorphosées, expressions qu'il faut définir convenablement pour en éliminer l'erreur qu'elles renferment si on les prend au sens propre, et qu'il vaut mieux d'ailleurs ne pas employer du tout. Pour exprimer dans chaque cas particulier la différence de forme et de fonction que ces racines autrement développées présentent par rapport aux racines proprement dites, on se servira d'un nom tiré de cette forme ou de cette fonction, que l'on joindra au mot racine pour le qualifier comme tel. Citons les principaux exemples.

Racines-crampons. — Le Lierre forme, comme on sait, le long de sa tige et de ses branches, d'innombrables racines adventives serrées en groupes compacts. Ces racines demeurent courtes, inactives et ne servent qu'à fixer solidement la plante aux murs, aux écorces et aux rochers où elle grimpe. On les appelle des *crampons*. Leur différence par rapport au type est très faible et se réduit à un arrêt de développement. En appliquant la tige sur le sol, comme on fait pour cultiver le Lierre en bordure dans les jardins, on voit en effet les crampons poursuivre leur développement et parvenir à l'état de racines adventives ordinaires.

Racines-suçoirs. — La Cuscute, parasite redouté des agriculteurs, germe sur la terre et y enfonce sa racine terminale, pendant que sa tige filiforme, décrivant une courbe circulaire, vient toucher la tige d'une plante voisine. Si cette plante est capable de la nourrir, si c'est une Luzerne, par exemple, ou un

Chanvre, elle l'enlace d'une spirée serrée et développe, aux points de contact, de petits corps oblongs qui s'enfoncent dans la tige hospitalière et y pénètrent parfois jusqu'au centre. En même temps la racine terminale se détruit, ainsi que la partie inférieure de la tige. Les petits corps latéraux sont ici comme dans le Lierre, des racines adventives arrêtées dans leur développement, mais présentent par rapport au type, en raison du rôle particulier qui leur est dévolu, des différences beaucoup plus marquées. Leur fonction étant d'aspirer, de sucer les liquides de la plante nourricière, on les nomme des *suçoirs*. Les suçoirs se forment à la suite de la pression locale exercée par le contact de la tige étrangère, qui agit comme un corps solide quelconque; une baguette de bois, un tube de verre produit le même effet. Sous cette influence, la racine prend naissance dans la tige à une profondeur moindre qu'une racine adventive ordinaire et, pour s'échapper, elle n'a guère à pousser devant elle que la couche des cellules périphériques. Elle manque de coiffe et, une fois qu'elle a pénétré dans le corps de la plante nourricière, ses cellules externes s'y allongent considérablement et y forment des filaments indépendants qui vont au loin puiser la nourriture (1).

Il y a là un développement particulier, qui établit entre les racines-suçoirs de la Cuscute et les racines adventives ordinaires une différence très grande en rapport avec le milieu très différent où elles sont appelées à vivre et à fonctionner. De pareils suçoirs se forment jusque sur les fleurs dans certaines Cuscutes exotiques (*C. strobilacea*, *C. Sidaarum*). La tige peut alors se dessécher et mourir entièrement; les fleurs restées seules se nourrissent directement et produisent des fruits et des graines.

Ce que nous venons de dire des suçoirs de la Cuscute s'applique, à de légères différences près, à ceux des autres plantes parasites.

Le Gui germe sur l'arbre où les oiseaux en ont porté la graine. C'est sa racine terminale qui, négativement héliotropique et dépourvue de coiffe, s'enfonce dans la branche, de quelque côté que la graine y ait été déposée, et forme un suçoir primaire. Parvenu à la surface du bois, elle cesse de s'allonger, mais produit des racines secondaires, elles-mêmes dépourvues de coiffe et rameuses, qui rayonnent dans tous les sens parallèlement à la surface de la tige nourricière. Enfin celles-ci forment sur leur face interne de nouvelles ramifications qui, s'enfonçant directement vers le centre de l'arbre, pénètrent comme autant de coins dans sa masse ligneuse; ce sont des suçoirs de troisième ordre. Dans le Gui c'est donc la racine terminale tout entière, développée en un système fasciculé, qui constitue un vaste suçoir rameux.

Le Mélanpyre, l'Euphrase, le Rhinanthe, etc., plantes parasites sur les racines des Graminées, ne développent également que le système rameux de leur racine terminale. Tout d'abord ce système, formé du pivot et des racines de second, de troisième ordre, etc., ne présente rien de particulier; la plante n'est pas encore parasite. Mais en se développant ainsi, la racine arrive à toucher en certains points les racines des Graminées voisines; alors se forment sur elle aux points de contact, comme sur la tige de la Cuscute, de petits corps coniques, dépourvus de coiffe, qui s'enfoncent dans la racine de la plante nourricière et

(1) Uloth : *Beiträge zur Physiologie der Cuscuten* (Flora, 1860, p. 257.) — Koch : *Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuten* (Hanstein : Botanische Abhandlungen, 1874, II, Heft 5).

constituent autant de suçoirs. Ici les suçoirs sont simplement des radicelles autrement développées que les autres dans le système terminal.

Les racines-suçoirs des plantes parasites sont donc, suivant les cas, ou bien autant de racines adventives simples (Cuscutées), ou bien une racine terminale rameuse tout entière (Loranthacées), ou bien certaines radicelles d'une racine terminale rameuse dont les autres parties possèdent les caractères des racines ordinaires (Rhinanthées).

Racines-tubercules. — Dans la Ficaire, chaque petit bourgeon né à l'aisselle des feuilles, soit au bas de la tige, soit dans toute son étendue quand elle s'allonge pour fleurir, forme à sa base une racine adventive. Cette racine très grosse cesse bientôt de s'allonger en perdant sa coiffe et constitue une masse ovoïde qu'on appelle un *tubercule*. C'est une réserve de matière féculente qui sera utilisée plus tard. Ces tubercules formés, la tige, les feuilles et les racines ordinaires se détruisent et de la plante il ne reste, après peu de mois de végétation, qu'un certain nombre de tubercules épars sur la terre, portant chacun à sa base le petit bourgeon qui l'a produit. Au printemps suivant, le bourgeon émet quelques racines adventives ordinaires, et à leur aide, en utilisant les matériaux emmagasinés dans le tubercule qui se vide à mesure, il se développe en une tige feuillée qui ne tarde pas à former de nouveaux bourgeons avec de nouveaux tubercules.

Les choses se passent de la même manière, à deux différences près, dans les Orchis. D'abord il n'y a chaque année qu'un seul bourgeon, situé à la base de la tige, qui produit un tubercule. Ensuite ce bourgeon forme, en des points très rapprochés, un assez grand nombre d'origines de racines adventives. Faute de place, toutes ces racines contiguës qui ne se ramifient pas prennent une crois-

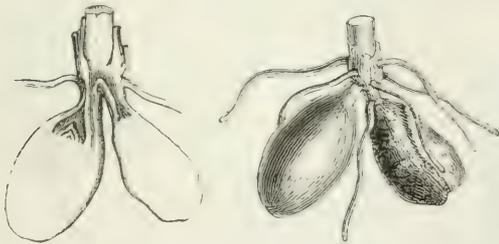


Fig. 66. — Racines-tubercules de l'*Orchis mascula*, à droite vues du dehors, à gauche coupées en long. Dans chaque moitié de la figure on voit à droite le tubercule ancien dont le bourgeon a produit la tige feuillée, à gauche le tubercule nouveau dont le bourgeon se développera l'année suivante.

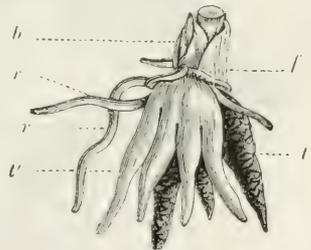


Fig. 67. — Racines-tubercules du *Gymnadenia albida*; *t*, tubercule ancien dont le bourgeon a produit la tige feuillée *f*; *t'*, tubercule nouveau issu du bourgeon *b*; *r*, *r*, racines ordinaires.

sance commune et ne constituent toutes ensemble qu'un seul tubercule, tantôt arrondi au sommet de façon que rien ne trahit au dehors sa complication intérieure (*O. mascula*, *Morio*, *militaris*, etc.) (fig. 66), tantôt au contraire divisé au sommet, digité, les racines constitutives se séparant peu à peu en divergeant (*O. maculata*, *latifolia*, etc.) (fig. 67). Le tubercule des Orchis est donc formé de racines multiples et concrecentes.

Dans ces deux exemples la tuberculisation de la racine est primitive, ailleurs elle est secondaire. Le pivot du système terminal de racines du Radis et du Navet, de la Carotte et de la Betterave présente d'abord les caractères ordinaires. C'est

plus tard seulement, par la production interne de formations secondaires, qu'il s'épaissit peu à peu et prend ses caractères définitifs de réservoir nutritif, tandis que les radicelles de divers ordres insérées sur lui conservent leur forme et leur fonction primitives. Toutes les racines attachées au bas de la tige du *Dahlia* sont d'abord semblables et normales. Plus tard certaines d'entre elles s'épaissent, surtout au milieu, en devenant fusiformes, et se tuberculisent (fig. 68).

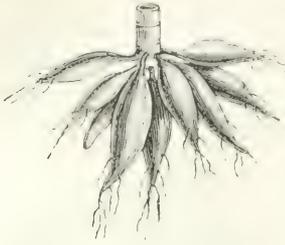


Fig. 68. — Racines-tubercules du *Dahlia variabilis*.

l'eau, certaines des racines latérales s'y développent autrement que les autres.

Elles ne se ramifient pas, demeurent courtes et se renflent en autant de corps ovoïdes (fig. 69, *v*). Ce renflement est dû au développement interne de grandes lacunes pleines d'air. Ces racines deviennent ainsi de véritables *flotteurs* (1).



Fig. 69 — *Jussiaea repens*. *v*, racines-flotteurs; *a*, racines ordinaires non ramifiées; *b*, racines ordinaires couvertes de radicelles (d'après Martins).

Plantes dépourvues de racines. — La racine existe, avons-nous dit, dans toutes les plantes vasculaires. Mais déjà nous savons que certains végétaux ne forment pas de racine terminale (Orchidées, etc.), tandis que d'autres ne produisent pas de racines latérales. On comprend donc que ces deux incapacités puissent à la rigueur se trouver réunies dans la même plante, qui alors se montrera à tout âge dépourvue de racines. Tel est précisément le cas de deux Orchidées, l'*Epipogon Gmelini* et le *Corallorhiza imata* (fig. 58); telles sont encore, parmi les Phanérogames, certaines plantes aquatiques submergées comme les *Ceratophyllum* et *Utricularia*. Parmi les Cryptogames vasculaires, beaucoup de *Trichomanes* chez les Fougères, les *Psilotum* chez les Lycopodiées.

les *Salvinia* chez les Rhizocarpeés, se montrent aussi absolument dépourvus de racines. La règle ne souffre, on le voit, que de bien rares exceptions.

(1) Ch. Martins : Mémoires de l'Académie de Montpellier, VI, p. 552, 1866.

SECTION II

PHYSIOLOGIE DE LA RACINE.

La racine fixe la plante au sol ; elle agit ensuite sur les gaz que renferme la terre, sur les liquides qu'elle contient et sur les solides qui la composent. Examinons tour à tour ces quatre points.

§ 6

Fixation. Action de la pesanteur, de la radiation, de l'humidité et de la pression sur la croissance de la racine.

Action de la pesanteur. Géotropisme de la racine (1). — La racine fixe la plante au sol ; c'est la raison d'être du géotropisme toujours positif et toujours énergique des racines terrestres primaires (voir p. 108). Grâce à lui, en effet, une pareille racine en voie de développement, placée sur le sol dans une situation quelconque, horizontalement par exemple, ne tarde pas à se courber à angle droit dans sa région de croissance et à enfoncer sa pointe verticalement dans la terre, si celle-ci est suffisamment meuble (fig. 70). Si elle est fortement tassée, au contraire, la pointe ne pouvant y pénétrer soulève d'abord la région de croissance en forme de crochet et bientôt la racine elle-même dans toute sa longueur.

Toujours localisée dans la région en voie de croissance, la courbure atteint son maximum à peu près vers le milieu de cette région, comme on le voit pour la Fève (fig. 70). Elle provient de ce que, sous l'influence de la pesanteur, la face supérieure de la racine placée horizontalement s'allonge plus et la face inférieure moins que ne s'allonge dans le même temps et au même point la racine placée verticalement. La chose a été prouvée par des mesures directes. Ainsi pour la Fève, si l'allongement de la racine verticale est de 24^{mm}, celui de la racine horizontale est dans le même temps : sur le côté convexe de 28^{mm}, sur le côté concave de 15^{mm}. Pour le Marronnier d'Inde, si l'allongement de la racine verticale est de 20^{mm}, celui de la racine horizontale est : sur la face convexe, de 28^{mm}, sur la face concave de 9^{mm}. On remarquera que l'accroissement de la face supérieure est moins accéléré que celui de l'autre n'est ralenti ; l'allongement suivant l'axe est donc lui-même notablement retardé.

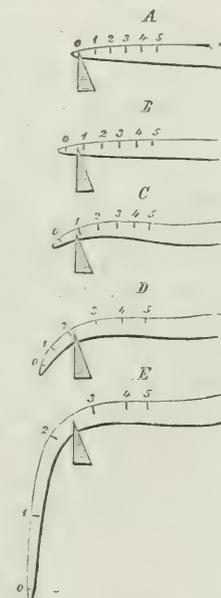


Fig. 70. — Diverses phases de la courbure géotropique d'une racine de Fève placée horizontalement dans un sol très meuble. En A, la région de croissance est divisée en 5 tranches de 2^{mm}; un index de papier permet d'apprécier l'allongement. B, après 1 heure; C, après 2 heures; D, après 7 heures; E, après 25 heures (Sachs).

(1) Sachs: *Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 585, 1875, et p. 584, 1874.)

On peut de diverses manières, comme il a été dit plus haut (p. 111), se rendre compte de l'énergie du géotropisme positif de la racine et même la mesurer. Elle est assez grande, on l'a vu, pour forcer la pointe à s'enfoncer verticalement dans

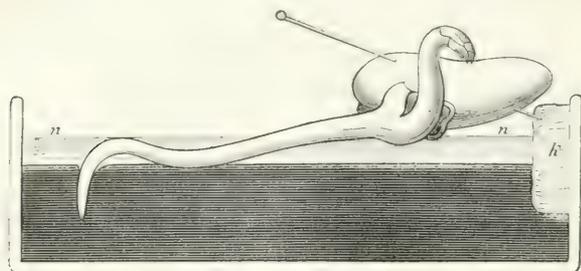


Fig. 71. — Racine de Fève enfonçant sa pointe dans une couche de mercure. Les cotylédons sont fixés par une épingles dans une plaque de liège *k*; *n, n*, couche d'eau (Sachs).

le mercure jusqu'à 2 ou 3 centimètres de profondeur, en surmontant la résistance que celui-ci lui oppose en raison de sa très grande densité (fig. 71).

Si l'on fend en deux la racine dans sa région de croissance, soit qu'on laisse subsister les deux moitiés, soit qu'on enlève l'une ou l'autre tour

à tour, ou si on la fend en trois en ne laissant subsister que la tranche moyenne, la pesanteur exerce son action sur chacune des parties tout aussi bien que sur la racine entière.

Qu'il s'agisse de la racine terminale ou de l'une quelconque des racines latérales, adventives ou autres, le géotropisme de la racine primaire est absolu, c'est-à-dire que l'égalité de croissance et la direction rectiligne qui en résulte ne s'obtiennent pour elle que suivant la verticale. Tout écart de la verticale, soit accidentel, soit provoqué par la circummutation, y est donc aussitôt compensé. Les racines secondaires sont-elles aussi de quelque façon géotropiques?

Remarquons d'abord que si, dans un système radical exposé à la pesanteur dans les conditions ordinaires, on voit les racines secondaires se diriger obliquement vers le bas, il n'est pas légitime d'en conclure qu'elles sont géotropiques. Il faut tenir compte, en effet, de l'angle propre des racines secondaires (voir p. 255). On ne peut non plus rien tirer de certain d'une comparaison entre l'angle actuel et l'angle propre, tant ce dernier est variable, comme on sait, d'une racine secondaire à l'autre le long du même pivot. Mais retournons le pot où le développement des racines s'est opéré. Après un certain temps nous verrons les racines de second ordre courbées dans la région de croissance et dirigées obliquement vers le bas en faisant avec la verticale un certain angle. Un nouveau retournement produit une seconde flexion et dirige de nouveau la pointe obliquement vers le bas sous le même angle. Les racines de second ordre sont donc géotropiques, mais seulement jusqu'à un certain angle limite, à partir duquel leur géotropisme s'annule. On le prouve encore d'une autre manière. Dans l'appareil à rotation autour d'un axe vertical, plaçons horizontalement une racine primaire de Fève chargée de jeunes racines secondaires. Elles se dirigent toutes à 45° vers l'extérieur. Si la racine est placée verticalement, la pointe en haut, elles se dirigent toutes horizontalement en dehors.

L'angle limite où le géotropisme s'annule est assez variable dans les diverses racines secondaires d'un même pivot. De 80°, par exemple, pour les plus hautes, il s'abaisse à 65° dans les plus basses; ou encore de 60° pour les premières, il

descend à 40° chez les dernières. Si l'angle est de 45° , par exemple, et qu'on place horizontalement la racine primaire chargée de racines de second ordre, on obtient un résultat curieux. Les racines d'en bas ne s'incurvent pas, étant précisément déjà à leur angle limite; celles d'en haut, au contraire, se coudent à angle droit pour reformer avec la verticale un angle de 45° .

Il y a pourtant un cas où le géotropisme limité de la racine secondaire se transforme dans le géotropisme absolu de la racine primaire. C'est quand on coupe celle-ci. Toute la nourriture qui était destinée à la région enlevée se rend alors dans la racine secondaire la plus proche; en même temps celle-ci acquiert le géotropisme complet et vient se placer verticalement dans le prolongement du pivot. Elle usurpe, comme on dit, la direction du pivot, qu'elle répare et remplace en quelque sorte.

Les racines de troisième ordre ne sont géotropiques à aucun degré. Elles se dirigent indifféremment dans toutes les directions du sol, sans se courber jamais quelle que soit la position que l'on donne au vase de culture. Celles qui se dirigent vers le haut arrivent donc peu à peu à sortir de terre; elles continuent alors à s'allonger, la pointe en haut, si l'air est suffisamment humide.

Ces diverses propriétés générales: le géotropisme absolu du pivot, joint à sa circummutation, le géotropisme limité des racines secondaires, l'absence de géotropisme de toutes les radicelles à partir du troisième ordre, sont autant de conditions favorables à la pénétration et à l'expansion du système radical dans les profondeurs du sol, et par suite à la fixation de la plante.

Dans les divers cas particuliers, l'énergie de la fixation dépend encore du nombre des rangées où se disposent sur le pivot les racines secondaires, ainsi que du développement relatif des racines secondaires et du pivot. Avec un pivot muni de deux rangs de racines secondaires et dont toutes les radicelles se disposent indéfiniment dans le même plan, un Cyprès ou un If est moins solidement fixé au sol qu'un Chêne ou un Hêtre dont la racine se ramifie dans six ou huit plans rayonnants; de même un Lupin ou une Crucifère quelconque est moins solide sur sa base qu'un Haricot, une Balsamine, ou un Grand-Soleil. D'autre part, une plante à racine pivotante normale comme la Luzerne, ou exagérée comme la Betterave et la Carotte, est évidemment mieux fixée, toutes choses égales d'ailleurs, qu'une plante à racine fasciculée comme le Blé ou la Courge; un Chêne est plus solide qu'un Peuplier.

En même temps que la racine fixe la plante au sol, elle fixe le sol à lui-même, et d'autant plus qu'elle s'y ramifie plus abondamment. Pour fixer le sable mouvant des dunes et en arrêter la marche envahissante, il a suffi d'y planter des végétaux capables d'y vivre et d'y développer rapidement des racines fasciculées, tels que le *Carex arenaria*, l'*Elymus arenarius*, le Genêt, le Pin maritime, etc.

Contrairement à ce qui vient d'être dit des racines terrestres, les racines aériennes des plantes épiphytes: Orchidées (*Dendrobium*, *Stanhopea*, *Dendrocella*, etc.) et Aroïdées (*Philodendron*, *Monstera*, etc.) manifestent des courbures vers le haut qui accusent chez elles un géotropisme négatif plus ou moins marqué (1).

(1) J. Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, loc. cit., II Th., p. 76. 1880

Influence de la radiation. Héliotropisme de la racine (1). — Pour étudier l'influence que la radiation solaire, prise dans sa totalité ou dans sa partie la plus active et considérée à son optimum d'intensité (voir p. 121 et p. 124), exerce sur la croissance de la racine, on peut employer deux méthodes : mesurer et comparer les accroissements de l'organe dans le même temps à l'obscurité et dans une lumière égale, ou faire agir sur lui une radiation latérale et constater le sens et la grandeur de la flexion héliotropique. La seconde méthode est plus facile et surtout plus sensible que la première. Pour lui donner toute sa sensibilité, il convient, dans les cas douteux, de supprimer au moyen d'un appareil à rotation la résistance du géotropisme positif, ou mieux de faire agir la pesanteur dans le même sens que la radiation en disposant la racine en expérience verticalement, la pointe en haut.

Il y a tout d'abord lieu de distinguer entre les racines aériennes, qui sont constamment exposées à la lumière, et les racines terrestres qui n'y sont soumises que dans les conditions de l'expérience. C'est pour les premières seules que la question offre un réel intérêt.

La plupart des racines aériennes, chez les plantes appartenant aux familles les plus différentes : Lycopodiées, Orchidées, Aroïdées, Broméliacées, Liliacées (*Hartwegia comosa*, *Chlorophytum Guayanum*), Bignoniacées, Ampélidées, etc., ont un héliotropisme négatif très énergique ou du moins très nettement accusé. Quelques-unes ne manifestent que faiblement cette propriété (*Cissis sicyoides*, *Commelina Zanonii*, *Vanda unicolor*). Un très petit nombre sont absolument dépourvues d'héliotropisme et insensibles à la radiation (*Pandanus*, *Caryota*, *Coccothrypsium*). Grâce à cette propriété si nettement exprimée, favorisée encore par le géotropisme négatif que nous venons d'y constater, ces racines tendent à se placer toujours dans la direction du rayon incident en s'éloignant de plus en plus de la source. En d'autres termes, la radiation les dispose de manière à ce qu'elles la reçoivent le moins possible en quantité et en intensité. Elle règle ainsi sur elles sa propre action.

Parmi les racines terrestres, il en est aussi un grand nombre qui, soumises dans l'eau à un éclairage unilatéral, se montrent douées d'héliotropisme négatif, mais à un bien moindre degré. Il est rare que l'action de la radiation soit assez énergique pour triompher du géotropisme positif et infléchir la racine dans les conditions normales (*Sinapis alba*). Il faut le plus souvent supprimer l'influence de la pesanteur ou la faire concourir avec celle de la lumière, comme il a été dit plus haut, pour mettre l'héliotropisme négatif en évidence (*Helianthus annuus*, *Faba vulgaris*, *Pisum sativum*, *Trifolium pratense*, *Mirabilis Jalapa*, *Raphanus sativus*, *Lepidium sativum*, *Zea Mais*, *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Cannabis*, *Myosotis*, etc.). Quelques-unes se montrent indifférentes à l'action de la lumière (*Tulipa Gessneriana*, *Crocus sativus*). Quelques autres enfin, indifférentes dans une lumière d'intensité faible, manifestent dans une lumière intense un héliotropisme positif, quelquefois assez énergique pour triompher du géotropisme, comme on le voit dans les *Lemna*, dans l'*Allium sativum*, et aussi, quoique à un bien moindre degré, dans l'*Allium Cepa* et l'*Hyacinthus orientalis*.

(1) J. Wiesner : *loc. cit.* (Denkschriften der k. Akad. der Wiss. zu Wien, t. XXXIX, 1878, et t. XLIII, 1880.)

A tout prendre, on voit que dans les conditions normales, où la pesanteur exerce son action, les racines terrestres cultivées dans l'eau se montrent en général indifférentes à l'action de la lumière. C'est seulement dans un petit nombre de cas qu'une radiation intense réussit à les dévier de leur direction verticale, vers la source comme dans l'Ail, ou en sens contraire comme dans la Moutarde (1). Il ne semble pas que, dans les circonstances naturelles, cette faible tendance héliotropique puisse être de quelque utilité pour la plante.

Influence de la température. Thermotropisme de la racine. — Si l'on mesure à diverses températures l'accroissement en longueur de la racine après des intervalles de temps égaux, on obtient la marche de la vitesse de croissance avec la température. Quelle que soit la plante étudiée, à partir d'une certaine limite inférieure, au-dessous de laquelle elle est nulle, cette vitesse va croissant avec la température jusqu'à un certain maximum; puis elle diminue de nouveau et enfin s'annule à une certaine limite supérieure (voir p. 115 et 116).

Avec les températures comme abscisses et les accroissements de la racine comme ordonnées, on a construit les courbes (fig. 72), qui expriment pour quelques plantes communes : Lupin et Pois (courbe *a*), Lin et Moutarde (courbe *b*), Cresson (courbe *c*), Maïs (courbe *d*), Melon (courbe *e*), la marche de la croissance de la racine en fonction de la température entre 14° et 57°. Pour les cinq premières plantes l'optimum est d'environ 27°; il s'élève à 55°,5 dans le Maïs et atteint 57° dans la Courge (2).

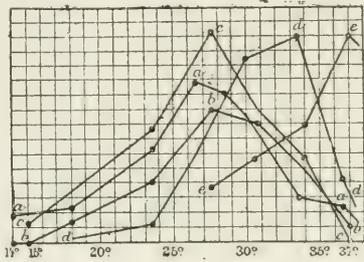


Fig. 72. — Courbes de croissance de la racine en fonction de la température, entre 14° et 57°. *a*, dans le Lupin et le Pois; *b*, dans le Lin et la Moutarde; *c*, dans le Cresson; *d*, dans le Maïs; *e*, dans la Courge.

Si donc on dispose une racine verticale en voie de croissance de manière à ce qu'elle reçoive d'un côté la température où sa vitesse de croissance est maximum et de l'autre une température notablement

plus basse ou plus élevée, elle deviendra convexe du côté de l'optimum, concave du côté opposé, et s'infléchira en fuyant l'optimum. Quelques essais ont montré qu'il en est réellement ainsi. Si les deux températures différentes sont au-dessous ou au-dessus de l'optimum, la courbure a lieu dans le premier cas vers la plus basse, dans le second cas vers la plus haute, toujours vers celle qui est le plus éloignée de l'optimum. Si l'une est inférieure et l'autre supérieure à l'optimum, il en est de même, à moins qu'elles ne soient telles précisément que la vitesse de croissance y ait la même valeur, auquel cas aucune flexion n'a lieu.

Pour dévier une racine primaire, l'action de la chaleur doit vaincre le géotropisme; aussi la rend-on plus évidente quand celui-ci est très énergique, soit avec un appareil à rotation verticale, soit en dressant la racine la pointe en l'air. Ainsi disposée, elle se montre très sensible aux différences de température et pourrait

(1) La radiation retarde la croissance des racines, même négativement héliotropiques. Ainsi dans la Moutarde, si l'allongement moyen est 100 à la lumière, il devient 164 à l'obscurité (Fr. Darwin : Arbeiten der bot. Instituts in Würzburg, II, p. 524, 1880).

(2) Ces courbes sont construites d'après les nombres donnés par MM. Köppen (*a* et *d*) et de Vries (*b*, *c*, *e*) pour des intervalles de temps de 48 heures.

servir de thermomètre différentiel. Les racines secondaires, et mieux encore celles d'ordre plus élevé, qui sont dépourvues de géotropisme, obéissent de suite, sans précaution spéciale, à l'influence unilatérale de la chaleur.

Pendant qu'elles poursuivent leur croissance dans le sol, les racines se trouvent à chaque instant soumises à des échauffements inéquitéraux; de là des courbures, qui doivent être et sont en effet plus marquées sur les radicules que sur les racines primaires.

Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la racine (1). — Quand une racine se développe dans un air médiocrement humide, elle se détourne de sa direction toutes les fois qu'elle arrive dans le voisinage d'un corps imbibé d'eau (voir p. 170). Cette déviation a lieu, même avec une racine de premier ordre croissant dans la verticale. La cause qui la provoque est donc assez puissante pour triompher du géotropisme. Il se fait alors dans la région de croissance une courbure concave vers la surface humide; cette flexion amène bientôt la pointe au contact de cette surface, où elle s'enfonce ou sur laquelle elle rampe.

Pour mettre ce phénomène en évidence, on prend un tamis que l'on suspend obliquement après l'avoir rempli de sciure de bois humide (fig. 75). Dans cette sciure germent des graines *g, g*, dont les racines croissent d'abord verticalement vers le bas. Une fois que la pointe d'une racine s'est échappée par une maille dans l'air extérieur, qui ne doit pas être trop sec, elle se recourbe aussitôt vers la surface inférieure humide du tamis *h, i, k*. Le géotropisme est vaincu par l'influence prédominante de l'humidité, par ce qu'on peut appeler l'*hydrotropisme*. Une fois la pointe rentrée dans la sciure, l'humidité étant la même en tous les points, l'hydrotropisme cesse d'agir, le géotropisme reprend ses droits; une nouvelle flexion ramène la pointe vers le bas et elle s'échappe de nouveau du tamis. Elle se tourne alors une seconde fois vers la surface

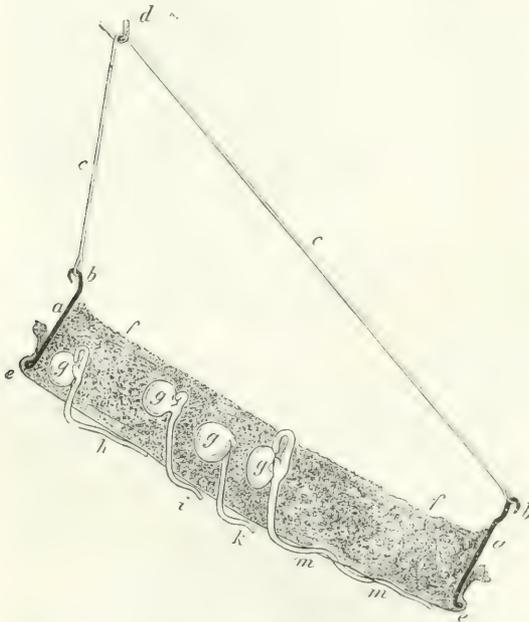


Fig. 75.

surface humide, s'y enfonce et la même double flexion se reproduisant alternativement un grand nombre de fois, la racine ondule en forme de sinusoïde *mm* à la surface du tamis.

(1) J. Sachs : *Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 209, 1872).

Pour expliquer ce résultat, il faut admettre que la face tournée vers le corps humide, et qui transpire moins, a sa croissance ralentie, pendant que la face opposée, qui transpire davantage, a sa croissance accélérée.

Influence de la pression. Courbures de contact. — Il suffit d'une légère pression comme celle qui résulte du contact d'un corps solide pour modifier localement la croissance de la racine et y provoquer une forte courbure (voir p. 177). L'effet se produit même sur une racine primaire verticale, malgré la résistance opposée par le géotropisme. Mais le sens de la flexion est très différent suivant le point où la pression s'exerce.

Si le contact a lieu quelque part sur la région de croissance, la racine devient concave du côté touché, convexe du côté opposé; elle se courbe par conséquent vers le corps solide. Si celui-ci est long et mince, comme un fil de fer ou un bâtonnet, elle s'enroule autour de lui en anneau ou en spirale. S'il est large et plat, comme une vitre ou un mur, elle rampe à sa surface en s'y appliquant intimement, ainsi qu'on le voit souvent pour les racines aériennes dans les serres. Évidemment la croissance est ici ralentie par la pression (1).

Le résultat est tout différent si le contact latéral s'exerce sur la pointe même, c'est-à-dire sur la coiffe. La racine devient alors convexe du côté touché, concave du côté opposé; elle se courbe par conséquent en fuyant le corps solide. Si celui-ci est fixé à la pointe et suffisamment léger, si c'est un petit carré de papier ou de verre mince collé latéralement à la coiffe, la pression s'exerçant toujours, la racine poursuit sa courbure, faisant d'abord un angle droit, puis un demi-cercle, puis un anneau complet, puis enfin plusieurs tours de spire, comme on le voit dans la Fève (fig. 74).

Cette sensibilité du sommet permet aux racines d'éviter tous les obstacles qu'elles rencontrent dans le sol et d'y suivre toujours, dans leur pénétration, les lignes de moindre résistance, condition éminemment avantageuse à leur cheminement et par suite à la fixation de la plante (2).

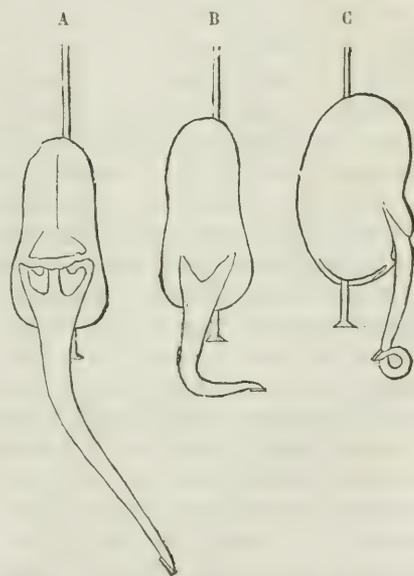


Fig. 74. — Courbure provoquée, dans la racine terminale de la Fève, par un petit carré de papier collé latéralement au sommet. A, début de la flexion; B, courbure à angle droit; C, enroulement en anneau (Darwin).

(1) Sachs : *loc. cit.* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 437, 1875).

(2) Darwin : *The power of movement in plants*, ch. III, p. 129, 1880.

§ 7

Action de la racine sur les gaz du sol.

Entre ses particules, le sol renferme une atmosphère confinée, formée d'oxygène, d'azote et d'acide carbonique (1). En outre le liquide qui le baigne tient en dissolution de l'oxygène, de l'azote et de l'acide carbonique. Sur ces gaz, libres ou dissous, la racine agit et réagit ; elle en absorbe et elle en dégage.

Absorption des gaz par la racine. — La racine absorbe incessamment et par tous ses points de l'oxygène dans le sol (2). Pour mettre ce fait en évidence, il suffit de disposer une racine dans un récipient plein d'air et d'analyser le gaz après un certain temps. Si la racine a été laissée adhérente à la tige, comme dans les conditions naturelles, la consommation d'oxygène est beaucoup plus active que si elle en a été séparée.

L'absorption d'oxygène est plus considérable dans les parties jeunes, c'est-à-dire dans la région de croissance et dans la zone des poils, que dans les parties âgées qui s'étendent entre la zone des poils et la base. Elle va croissant continuellement avec la température (voir p. 160). Elle est nécessaire à la vie de la racine et par suite à celle de la plante tout entière. Un végétal dont la racine plonge dans l'azote ou l'hydrogène, même quand sa tige et ses feuilles s'épanouissent dans l'air, périt au bout de quelques jours. Sa racine est asphyxiée, et si elle renferme du sucre, comme c'est l'ordinaire, on y constate la formation d'alcool ; c'est là sans doute le mécanisme de la mort.

L'azote étant sans emploi dans la plante, son absorption par la racine doit être et est en effet insignifiante. Mais l'acide carbonique est, comme on sait, très activement consommé par les feuilles sous l'influence de la radiation solaire. Peut-il s'introduire dans la plante par la voie des racines ? L'expérience a montré que la racine est incapable d'absorber dans le sol l'acide carbonique qui s'y trouve soit à l'état gazeux, soit à l'état de dissolution (5).

Quand on fait développer une plante à partir de sa graine, une Fève, un Haricot, par exemple, dans une atmosphère humide, c'est à l'état de vapeur qu'elle absorbe l'eau nécessaire à sa croissance. Cette absorption de vapeur d'eau s'opère surtout par la racine et essentiellement par la région des poils, qui dans ces conditions se développent avec une abondance et une vigueur extraordinaires, comme pour racheter par l'augmentation de la surface la faiblesse de l'absorption en chaque point.

Dégagement de gaz par la racine. — La racine ne dégage dans le sol ni oxygène, ni azote. Toutefois si on vient à l'introduire dans une atmosphère privée de l'un ou l'autre de ces deux gaz, elle y déversera, conformément aux lois de l'osmose et de la diffusion, une petite quantité de l'oxygène et de l'azote qu'elle renferme dans ses interstices.

(1) Boussingault : *Sur la composition de l'air confiné dans la terre végétale* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, t. II, p. 76, 1861).

(2) Th. de Saussure : *Recherches chimiques*, ch. III, § 6 et 7, 1804. — Déhérain et Vesque : *Recherches sur la respiration des racines* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. III, p. 528, 1877).

(5) Corenwinder : Ann. des sc. nat., 5^e série, IX, p. 65, 1868. — Moll : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, II, p. 105, 1878

La racine exhale, au contraire, normalement et incessamment de l'acide carbonique. Ce dégagement est plus actif sur les parties jeunes. Son énergie va croissant (voir p. 187) avec la température jusqu'à une certaine limite, où il cesse tout à coup. L'acide carbonique émis reste dans le sol à l'état gazeux, ou bien s'y dissout dans l'eau, ou bien s'y combine avec les carbonates terreux et alcalins pour former des bicarbonates. Les premiers passent ainsi de l'état insoluble à l'état soluble. On sait aussi que les phosphates sont plus solubles dans une eau chargée d'acide carbonique que dans l'eau pure. Le dégagement d'acide carbonique par la racine a donc au dehors un effet secondaire utile à la végétation; il rend solubles certaines substances et leur permet de passer plus tard dans le corps de la plante pour le nourrir.

Il n'existe aucun rapport fixe entre le volume d'oxygène absorbé et le volume d'acide carbonique dégagé par la racine. Le second est toujours beaucoup plus faible que le premier. En l'absence d'oxygène, il continue à se dégager de l'acide carbonique. Ces deux phénomènes étant indépendants (voir p. 188 et 215), il n'est pas légitime de les désigner par un seul et même nom, et de parler d'une *respiration* de la racine.

Conséquences pratiques. — De tout ce qui précède, il résulte que, pour être propre à la végétation, il faut que le sol soit et demeure aéré. Ainsi s'explique l'avantage des terres légères et meubles, bien plus perméables à l'air, sur les terres lourdes et compactes où l'air pénètre difficilement. Ainsi se comprend la nécessité des labours qui retournent, divisent, ameublissent la terre et lui permettent de reprendre tout l'oxygène qu'elle a perdu par la végétation antérieure, en même temps qu'elle se débarrasse de l'acide carbonique qui s'y est accumulé. C'est aussi l'un des effets les plus utiles du drainage, de produire dans le sol un courant d'air qui entraîne l'acide carbonique formé et y ramène incessamment de l'oxygène.

Il faut encore tenir compte de cette considération lorsqu'on plante des arbres, l'expérience ayant montré que, toutes choses égales d'ailleurs, un arbre végète avec d'autant moins de vigueur qu'il est planté plus profondément. Quand la racine d'un arbre, après avoir traversé en prospérant une couche meuble et perméable à l'air, arrive à pénétrer dans une couche argileuse et impénétrable aux gaz, elle ne tarde pas à périr et l'arbre avec elle. Il en est de même si le sol subit à un moment donné une submersion prolongée; l'air n'arrive plus aux racines, qui sont asphyxiées, et l'arbre meurt. On s'est assuré que, dans ces conditions, il se produit de l'alcool dans la racine aux dépens du sucre qu'elle renfermait (1). C'est pour conserver sur une certaine surface cette perméabilité du sol, si nécessaire aux racines, que sur les trottoirs des grandes villes on dispose des grilles tout autour des arbres.

Assimilation du carbone par les racines. — Quand la racine renferme de la chlorophylle et qu'elle reçoit la radiation solaire, comme il arrive pour les racines aériennes, pour les racines aquatiques et même pour les racines terrestres qui rampent à la surface du sol, elle décompose de l'acide carbonique et produit de l'oxygène. Ce phénomène pourra être assez intense pour compenser la con-

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur une maladie des Pommiers produite par la fermentation alcoolique de leurs racines* (Bulletin de la Soc. bot., t. XXVI, p. 326, 1879).

sommation d'oxygène et la formation d'acide carbonique qui ont lieu en même temps. S'il y a excès, la racine absorbera de l'acide carbonique dans le milieu extérieur et y dégagera de l'oxygène. Elle assimilera du carbone, agissant sous ce rapport comme une feuille verte.

§ 8

Action de la racine sur les liquides et les substances dissoutes.

La racine absorbe l'eau et les matières dissoutes qui viennent à sa portée dans le sol. D'autre part, il y a lieu de rechercher si elle n'émet pas en retour dans le liquide extérieur certaines matières solubles produites dans son sein.

Absorption de l'eau et des matières dissoutes par la racine. — L'absorption de l'eau par la racine est un fait d'expérience journalière. Tout le monde sait bien qu'une plante fanée reprend son aspect normal quand on l'arrose. Aussi est-ce presque exclusivement sur des racines qu'on a fait l'étude expérimentale du phénomène général de l'absorption des liquides par le corps de la plante.

Lieu de l'absorption. Poils absorbants (1). — Où est tout d'abord sur la racine le siège de l'absorption? Prenons quatre plantes d'espèce quelconque et disposons leurs racines, déjà longues mais non encore ramifiées, dans autant de vases cylindriques. Versons de l'eau, dans le premier de manière que la pointe plonge seule, dans le second jusqu'au niveau des premiers poils, dans le troisième jusqu'à la limite supérieure de la région des poils, dans le quatrième enfin de manière que la racine soit tout entière immergée. Garantissons, dans les trois premiers cas, la portion émergée de la racine contre l'accès de la vapeur d'eau, en versant une couche d'huile à la surface du liquide. Après un certain temps, observons les quantités d'eau absorbée et l'état des plantes. Dans le premier vase, l'absorption est nulle et la plante se flétrit. Dans le second, l'absorption est presque nulle et la plante se flétrit aussi. Dans le troisième, l'absorption est considérable et la plante végète avec vigueur. Dans le quatrième enfin, l'absorption n'est pas plus active que dans le précédent et la plante est aussi dans le même état.

Si l'on recourbe la racine de manière à faire plonger dans l'eau à la fois la portion supérieure et la portion inférieure aux poils, en laissant hors du liquide la région des poils, l'absorption est nulle et la plante se flétrit. Si c'est au contraire la région des poils qui plonge, pendant que tout le reste est dehors, l'absorption est considérable et la plante végète vigoureusement.

On conclut de ces expériences, que l'absorption n'a lieu ni par la pointe extrême, ni par la région de croissance, ni par la région âgée où les poils sont tombés, qu'elle est tout entière localisée sur la région des poils. Et ce résultat se comprend bien. Protégée par la coiffe, la pointe extrême ne peut pas absorber. Immédiatement au-dessus, dans la région trop jeune pour avoir déjà des poils, les cellules en voie de croissance longitudinale n'absorbent que la quantité d'eau qu'elles consomment directement pour s'allonger. Enfin quand les poils sont

(1) Ohlert : *Einige Bemerkungen über die Wurzelasern* (Linnæa, 1857, p. 620 et suiv.).

tombés, les membranes superficielles ont vieilli en devenant de plus en plus imperméables.

Si la racine est dépourvue de poils le résultat est essentiellement le même. L'absorption est alors localisée dans cette région d'âge moyen, qui s'étend à partir d'une petite distance de la pointe jusqu'à une certaine distance de la base; seulement cette partie absorbante n'est plus définie pour l'œil aussi nettement que lorsque les poils sont bien développés. C'est donc l'âge de la région et l'état de surface qui en résulte, qui y localise l'absorption. Que les cellules périphériques absorbantes se prolongent ou non en poils, c'est chose secondaire, et qui influe seulement sur l'intensité du phénomène. L'absorption étant proportionnelle à la surface et celle-ci étant augmentée dans des proportions énormes par le développement des poils, on comprend l'importance de ceux-ci et combien leur existence presque générale est utile à la plante. Quand la région moyenne présente à la fois des poils et des surfaces lisses (*Azolla*, fig. 62), l'absorption a lieu aussi dans tous ses points proportionnellement à la surface. C'est dans ce sens seulement, et avec cette réserve, qu'on peut dire que les poils radicaux sont les organes absorbants.

Mécanisme de l'absorption. — Comment s'opère l'absorption le long de ces poils? L'eau et chacune des matières qu'elle tient en dissolution pénètrent à travers la membrane continue des poils, d'abord conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion, puis proportionnellement à leur consommation individuelle, comme il a été expliqué d'une façon générale à la page 170. Les seules substances absorbées continuellement dans le sol sont donc celles qui sont consommées continuellement par la plante. La plus énergiquement consommée de toutes, sans comparaison, puisqu'elle alimente le phénomène si intense de la transpiration, et par conséquent aussi la plus énergiquement absorbée, c'est l'eau. Aussi, dans les conditions ordinaires de la végétation, dans une plante verte exposée à la lumière et enracinée dans une dissolution saline, l'eau pénètre-t-elle par les racines beaucoup plus vite que toutes les substances dissoutes prises ensemble. La dissolution se concentre au dehors. Ainsi, pendant que la Persicaire (*Polygonum Persicaria*) absorbe la moitié du volume de l'eau qui lui est offerte, elle ne prend de la substance dissoute que la proportion suivante pour 100 :

Chlorure de potassium.	14,7
Sulfate de soude	14,4
Chlorure de sodium.	15
Chlorhydrate d'ammoniaque	12
Nitrate de chaux.	4
Acétate de chaux.	8
Gomme	9
Sucre	29
Extrait de terreau	5

(1)

On le voit, les diverses matières dissoutes sont très-inégalement absorbées. Toutes d'ailleurs ne sont pas absorbables. Les albuminoïdes se montrent incapables de traverser les membranes et de pénétrer dans la plante; telles sont l'albumine, la caséine, la plupart des matières colorantes d'origine animale (Cochenille) ou végétale (suc de *Phytolacca*, etc.) (2). Celles qui sont capables de

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 251, 1804.

(2) Trinchinetti : *Sulla facoltà assorbente delle radici*. Milan, 1845.

traverser les membranes sont absorbées chacune indépendamment, suivant la consommation qui en est faite dans le corps de la plante. Leur absorption par la racine varie donc dans le même végétal suivant son âge, et à égalité d'âge suivant la nature propre du végétal. Cette indépendance d'absorption n'a lieu, bien entendu, que si toutes les matières nécessaires à la plante se trouvent réunies dans la dissolution, et si, en conséquence, la végétation est normale. Il va sans dire que si l'une de ces substances vient à manquer, tout s'en ressent; la plante souffre, et dès lors la consommation des autres et par suite leur absorption se trouve ralentie, ou même supprimée.

Marche de l'absorption dans la région des poils. — Le protoplasma que contient chaque jeune poil étant, comme toutes les matières albuminoïdes dont il se compose, doué d'un pouvoir osmotique considérable, le liquide y pénètre jusqu'à ce qu'il ait atteint à l'intérieur une assez forte pression. Comme cette pression est sans cesse diminuée sur la face interne de la cellule périphérique par le passage du liquide dans les couches profondes, de nouveau liquide est aspiré du sol dans le poil. Sous l'influence du courant d'eau qui traverse ainsi la cellule, le protoplasma se dissout peu à peu, s'use et disparaît. En même temps le pouvoir osmotique du contenu cellulaire diminue progressivement et enfin s'annule. Désormais toute nouvelle absorption est impossible, puisque les conditions nécessaires à l'osmose ont disparu. Et c'est alors que le poil, devenu inutile, se flétrit et tombe. La fonction use l'organe et le poil est nécessairement éphémère.

Sur chaque poil absorbant, l'énergie de l'absorption suit donc une marche régulière. Nulle au début sur la cellule périphérique très jeune, elle croît peu à peu à mesure que le poil s'allonge et continue d'augmenter encore quand il a terminé sa croissance. Elle conserve ensuite quelque temps sa valeur maximum, puis va décroissant peu à peu à mesure que le poil se vide, pour s'annuler de nouveau avant sa chute. Si donc l'on parcourt, à un moment donné, la région des poils, en se dirigeant du sommet de la racine vers sa base, on rencontre successivement des poils à tous les degrés de développement et de pouvoir absorbant que nous venons de considérer. En dressant en chaque point une ordonnée proportionnelle à l'énergie absorbante du poil correspondant, on obtient une courbe qui, à partir des poils les plus jeunes s'élève peu à peu, atteint son maximum vers la région moyenne, puis s'abaisse progressivement pour rencontrer de nouveau la racine au delà des poils les plus âgés. Et comme la région des poils se transporte le long de la racine, la courbe d'absorption chemine avec elle dans le même sens.

Applications à la culture. — A mesure que la racine se ramifie et s'allonge dans la terre, les lieux d'absorption se multiplient rapidement à sa surface et s'y déplacent en s'éloignant de la base. A chaque instant de nouveaux points du sol se trouvent ainsi atteints par elle et amenés dans sa sphère d'action, en même temps qu'elle abandonne les anciens points épuisés. La disposition de la partie du sol qu'un végétal exploite directement dépend donc de la forme de son système de racines, et, par conséquent, cette forme doit être prise en sérieuse considération dans la pratique agricole. Lorsque la plante n'a qu'une racine terminale ou qu'une, munie en outre de racines adventives nées à la base de sa

tige dressée, elle les enfonce aussitôt dans le sol, il faudra distinguer avec soin si la racine se ramifie en un système pivotant ou en un système fasciculé.

Si la racine est pivotante, la plante épuise la terre jusqu'à une grande profondeur, mais seulement jusqu'à une petite distance de chaque côté, surtout si le pivot est exagéré comme dans la Carotte ou la Betterave. C'est donc très près de la base de la tige qu'il faudra accumuler en grande quantité les éléments réparateurs : eau d'arrosage, fumure, etc. Si la racine est fasciculée, le végétal n'épuise le sol que dans sa couche superficielle, mais son action s'étend souvent à une très grande distance tout autour de la tige. C'est alors dans un cercle de grande étendue qu'il faut répandre l'eau d'arrosage et les engrais, surtout au voisinage de la circonférence où se trouvent les éléments absorbants.

Veut-on cultiver côte à côte deux plantes dans le même champ, il faudra choisir l'une à racine fasciculée, comme l'Avoine, l'autre à racine pivotante, comme la Luzerne; la première épuisera la surface, la seconde la profondeur, et chacune ayant son étage elles ne se nuiront pas. Veut-on déterminer l'ordre de succession des cultures dans un champ, ce qu'on appelle l'*assolement* de ce champ, après une plante à racine fasciculée qui a épuisé le sol à la surface, il conviendra de choisir un végétal à racine pivotante qui ira se nourrir dans les couches profondes. On fera alterner, par exemple, la Betterave avec le Blé.

Veut-on savoir si un terrain est propice à la culture d'un végétal donné, il faudra étudier la qualité du sol à une certaine profondeur si la plante a une racine pivotante, au voisinage même de la surface si elle a une racine fasciculée, donner des labours profonds dans le premier cas, superficiels dans le second. Veut-on planter d'arbres le bord d'un chemin, il faudra choisir de préférence des arbres à racine pivotante, des Ormes par exemple, qui ne nuisent pas aux cultures du champ voisin comme font des arbres à racine fasciculée, des Peupliers par exemple, dont les racines s'y étendent au bout d'un certain temps.

Comme la transplantation est plus facile et la reprise plus assurée si la racine est fasciculée que si elle est pivotante, on transforme dans les pépinières les racines de la seconde sorte en racines de la première, en tronquant le pivot à une certaine distance au-dessous de la surface. Les racines secondaires attachées au tronçon, ainsi que leurs diverses ramifications, acquièrent alors un développement beaucoup plus considérable, et le système prend tous les caractères d'une racine fasciculée.

Enfin, comme chaque radicelle porte une zone de poils absorbants, plus les radicelles sont nombreuses et serrées, plus l'absorption est énergique. Aussi cherche-t-on à favoriser le plus possible la multiplication des radicelles, et le moyen le plus sûr est de tronquer de temps en temps les extrémités des racines. Il se produit alors tout autour de la plaie un grand nombre de racines adventives, en même temps que les radicelles voisines déjà formées acquièrent plus de vigueur et se ramifient plus abondamment. C'est ce que font les jardiniers quand ils *serfouissent*, ou quand ils *rafraichissent* les racines des plantes.

Le développement des poils radicaux dépend des conditions de milieu où la plante se trouve actuellement placée. Suivant les circonstances, ils s'allongent donc plus ou moins et peuvent même manquer entièrement. Tout ce qui active la transpiration des feuilles, tout ce qui nécessite par conséquent une absorption d'eau plus énergique par les racines, favorise aussi la production des poils ab-

sorbants, et réciproquement. Aussi est-ce chez les végétaux qui transpirent peu, comme les Conifères, etc., que ces poils sont le moins développés. Si, avec une forte transpiration, la quantité d'eau contenue dans le sol vient à diminuer, les poils radicaux se multiplient et s'allongent pour augmenter la surface absorbante. Ainsi telle plante, qui ne forme pas de poils sur ses racines quand elles baignent dans l'eau, en produit abondamment quand elles croissent dans l'air humide. En appliquant ces notions, on peut, sur une plante donnée, provoquer ou empêcher à volonté la formation des poils radicaux.

Y a-t-il émission de matières solubles par la racine? — Lorsqu'elle se développe dans l'air, la racine n'émet de gouttelettes liquides en aucun point de sa surface; mais quand elle végète dans le sol humide ou dans l'eau, n'y laisse-t-elle pas échapper par voie d'exosmose (voir p. 208) une partie des substances solubles qu'elle renferme? Si les cellules de la racine, et notamment les poils radicaux, ne contenaient que des matières albuminoïdes, incapables, comme on sait, de traverser les membranes, aucune exosmose ne pourrait se produire; mais il en est autrement. Elles renferment aussi des substances cristallisables, des sucres, des acides, etc., capables de traverser facilement les membranes ordinaires; il y a donc matière à exosmose, et il faut décider si l'exosmose a lieu.

Ces expériences sont très délicates. D'abord il faut, bien entendu, ne mettre en expérience que des racines intactes; il n'y a pas lieu de tenir compte des recherches anciennes où cette précaution indispensable a été négligée. On y arrive facilement en faisant croître depuis l'origine dans de l'eau distillée tout le système de racines d'une jeune plante (Fève, Haricot, Blé, Maïs, etc.). En évaporant cette eau après un certain temps, on trouve toujours un faible résidu de matière solide. Mais cela ne suffit pas à prouver qu'il y a eu exosmose. En effet, d'une part les coiffes qui revêtent les sommets des racines de divers ordres se désorganisent peu à peu, comme on l'a vu; elles deviennent gélatineuses et s'émiettent ou s'exfolient suivant les cas. D'autre part les poils se flétrissent et tombent à mesure qu'ils vieillissent. L'eau de culture se charge peu à peu de ces débris, dont une partie s'y dissout. C'est ce qui fait, sinon la totalité, au moins une forte proportion du résidu solide. Ce résidu étant déjà très faible, si l'exosmose y a une part, il est bien certain que ce phénomène ne joue dans la racine qu'un rôle très peu important. Étant donné que les racines renferment bien des matières diffusibles dans l'eau, sachant que ces mêmes matières quand elles sont contenues dans d'autres parties du corps, dans les cotylédons, par exemple, s'exosmosent très facilement, on trouvera ce résultat des plus remarquables. Il est aussi des plus utiles à la vie de la plante, car ce serait grand dommage pour elle que tant de matières qu'elle a fabriquées pour son usage alassent se perdre ainsi indéfiniment dans le sol. Pour l'expliquer, on ne peut guère invoquer que l'état particulier des membranes des cellules superficielles et notamment des poils, état tel que les substances solubles d'origine végétale, comme les sucres, les acides, etc., ne les traversent que très difficilement ou pas du tout.

Au point de vue pratique, cette solution approchée suffit déjà pour ôter toute valeur à la théorie ancienne dite des *excrétions de racines* par laquelle on voulait expliquer la nécessité de la rotation des cultures, les prétendues sympathies et antipathies des plantes, etc.

Ramenée ainsi tout au moins à des proportions très faibles, la question de l'exosmose par la racine n'est pourtant pas complètement résolue. On vient de voir combien elle est difficile, puisqu'il y faut tenir compte de débris dont la quantité et la nature sont inconnues. En prenant des racines dépourvues de poils, comme celles d'Oignon ou de Jacinthe, on éliminerait l'une des causes d'erreur. Pour se débarrasser de l'influence de la coiffe, il faudrait opérer après sa chute quand elle est caduque, comme dans les racines d'*Hydrocharis* ou d'*Azolla*. Il faut remarquer aussi que quand même on aurait démontré qu'une substance particulière introduite artificiellement dans la plante, un poison par exemple, s'est échappée en partie dans l'eau qui baigne ses racines par une véritable exosmose, la preuve ne vaudrait que pour cette substance; il ne serait nullement permis d'en conclure que le sucre, par exemple, ou telle autre matière qui fait normalement partie du corps, s'exosmose par les racines. La preuve de l'exosmose doit être faite pour chaque substance en particulier.

Les recherches les plus précises accomplies dans cette voie ont conduit jusqu'ici à un résultat négatif (1). De sorte qu'après avoir reconnu comme certain que l'exosmose ne s'opère par les racines qu'avec une intensité très faible, nous sommes amenés à regarder comme probable qu'elle ne s'y fait pas du tout.

Il est une circonstance pourtant où il semble d'abord que quelque principe soluble s'échappe par cette voie. Une racine qui se développe dans l'air humide sur du papier bleu de tournesol rougit le papier sur son passage et chaque poil y marque sa trace colorée. La membrane est donc mouillée par un liquide acide, produit par la cellule elle-même. Mais cet acide est retenu par la membrane qu'il imbibe, il ne se répand pas au dehors dans l'eau distillée. En effet, si l'on ajoute à l'eau une dissolution de permanganate de potasse, il ne se fait de précipité pulvérulent de manganèse que sur les membranes elles-mêmes et non dans le liquide. On ne peut donc pas invoquer cette acidité des membranes comme la preuve d'une exosmose par les racines.

§ 9

Action de la racine sur les solides.

C'est pourtant par cette acidité de la membrane des poils et par les autres propriétés du liquide dont elle est imprégnée, que la racine devient capable d'agir énergiquement sur les particules solides de la terre où elle se développe.

Soudure des poils avec les particules solides. — En se développant dans le sol, les poils ont leur croissance à chaque instant gênée par la pression et les frottements des particules solides; ils s'appliquent en conséquence étroitement sur elles, se moulent, se soudent à leur surface et les enveloppent de leurs replis (voir p. 177 et p. 225, fig. 61). Aussi quand on retire avec précaution une racine développée dans du sable fin, et qu'on la secoue doucement, voit-on une

(1) Notamment celles de Unger (1855), Walsler (1858), Bracnot (1859), Trinchinetti (1843) et Boussingault (1873).

gaine de grains de sable persister autour d'elle dans toute la région des poils, pendant que sur les extrémités jeunes et sur les parties âgées le sable n'adhère pas (fig. 75 et 76). Si l'on agite plus fortement, ou si l'on essuie la surface, les grains se détachent, mais en entraînant avec eux les poils brisés.

Action digestive de la racine.

— Dans ce contact intime des poils

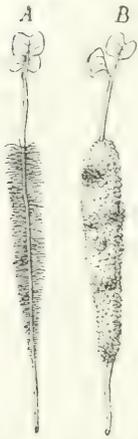


Fig. 75. — Deux plantules de Moutarde (*Sinapis alba*) développées, l'une dans l'eau A, l'autre dans le sable humide B. Dans B, les poils de la racine retiennent les grains de sable, avec lesquels ils sont intimement unis (d'apr. Sachs).

avec les particules solides, le liquide acide qui imbibe leur membrane exerce sur ces particules une action corrosive, comme il a été expliqué plus haut (p. 206). Les carbonates de chaux, et de magnésic, le phosphate de chaux, etc., sont attaqués ainsi, rendus solubles et enfin absorbés. C'est avec absorption consecutive.

C'est de la même manière que les racines des plantes qui vivent dans l'humus

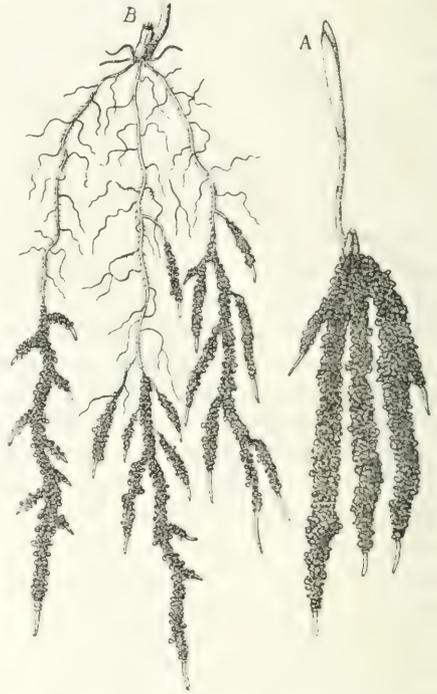


Fig. 76. — Deux plantules de Blé, développées dans de la terre et secouées. Dans la plus jeune A, les racines sont entièrement enveloppées d'une gaine terreuse adhérente aux poils, excepté dans la région de croissance. Dans l'autre B, plus âgée d'un mois, les parties anciennes, où les poils sont morts, ne retiennent plus la terre; les parties jeunes, où les poils sont vivants, sont seules enveloppées de granules (d'après Sachs).

et dans les feuilles mortes, comme le *Neottia nidus-avis* par exemple, attaquent les substances ligneuses, les rendent solubles et les absorbent, en un mot les digèrent.

On peut donc dire que la racine digère le sol; sa fonction digestive ne s'exerce d'ailleurs que dans la région des poils et au contact direct de leur membrane imprégnée de sucs.

Résumé des fonctions de la racine. Fonction principale; fonctions accessoires. — La racine exerce, en résumé, sur le sol une triple action: sur le gaz, en absorbant de l'oxygène et en dégageant de l'acide carbonique; sur l'eau et les matières dissoutes, en les absorbant; sur les solides, en les digérant. Ces trois phénomènes se manifestent à la fois sur chaque radicelle dans la région des poils; bien plus, ils peuvent s'accomplir tous ensemble le long d'un même poil. Il suffit pour cela que cette radicelle ou ce poil trouve sur son parcours à la fois des particules solides et des interstices occupés, les uns par du gaz, les autres par du liquide.

De toutes les fonctions externes que la racine remplit ainsi quand elle possède sa forme normale, la plus importante est sans contredit l'absorption de l'eau et des matières dissoutes. On peut donc dire que la racine est essentiellement l'organe de l'absorption des liquides nutritifs.

C'est encore cette fonction principale qu'elle accomplit quand elle se développe en suçoir, soit tout entière comme dans la Cuscuta ou le Gui, soit seulement par quelques-unes de ses radicelles comme dans le Mélampyre. Seulement, comme le suçoir est court, l'absorption a lieu par son sommet même, qui est à cet effet dépourvu de coiffe et dont les cellules terminales se prolongent directement en poils, comme on le voit dans la Cuscuta.

Ailleurs la racine, en modifiant sa forme comme on l'a vu, s'adapte à quelque fonction spéciale et accessoire. Parmi ces adaptations secondaires, la plus fréquente et la plus utile est assurément quand la racine, renflée en tubercule comme il a été dit (p. 259), se consacre à former un réservoir nutritif où domine tantôt l'amidon (Ficaire), tantôt l'inuline (Dahlia), tantôt le sucre (Betterave), etc. Ailleurs, la racine se dispose de manière à soutenir le poids de la plante, soit verticalement contre les murs et les arbres, comme dans le Lierre avec ses crampons, soit horizontalement à la surface de l'eau, comme dans le *Jussiaea* avec ses flotteurs.

CHAPITRE IV

LA TIGE

A part un très petit nombre d'exceptions, toutes les plantes vasculaires ont une tige nettement caractérisée par rapport aux feuilles qu'elle porte à sa surface (p. 219). Parmi les Muscinées, la tige existe chez toutes les Mousses, tandis que chez les Hépatiques on peut suivre pas à pas la différenciation du corps, depuis le thalle le plus simple jusqu'à la tige feuillée (p. 217). Enfin, parmi les Thallophytes, il en est à peine quelques-unes, certaines Floridées par exemple, où la division du corps en tige et feuilles se soit nettement opérée (p. 216). La presque totalité des Thallophytes et un grand nombre d'Hépatiques se trouvent donc exclues de l'étude de la tige, à laquelle nous allons nous livrer, en considérant ce membre, comme nous venons de le faire pour la racine, d'abord dans sa forme et son développement, puis dans ses fonctions.

SECTION I

MORPHOLOGIE DE LA TIGE

§ 1

Caractères généraux de la tige.

Collet. Nœuds et entre-nœuds. — La tige jeune a ordinairement la forme d'un cylindre grêle, verticalement dressé par son géotropisme négatif, terminé au sommet en un cône obtus et attaché par sa base à la base de la racine terminale qui le fixe au sol. Sa forme est symétrique par rapport à son axe de croissance, lequel est situé dans le prolongement de l'axe de symétrie de la racine terminale. La ligne circulaire de jonction de la tige avec la racine, située d'ordinaire au niveau de la surface du sol, est le *collet*.

Sur les flancs de la tige sont insérés, de distance en distance, ces membres aplatis qu'on appelle des feuilles. Le disque transversal où s'attache la feuille, souvent un peu renflé, est un *nœud*, et l'intervalle qui sépare deux feuilles consécutives est un *entre-nœud*. La tige se compose donc d'une série alternative de nœuds et d'entre-nœuds. Il faut remarquer seulement que l'entre-nœud inférieur s'étend de la base de la tige, du collet, à la première feuille, et l'entre-nœud supérieur, de la dernière feuille au sommet.

Bourgeon terminal. — A mesure qu'on s'approche du sommet, les entre-nœuds deviennent de plus en plus courts et les feuilles, toujours étalées, se rapprochent de plus en plus. Au voisinage même de l'extrémité, les feuilles, plus

petites et serrées les unes contre les autres, ne sont plus étalées, mais relevées et recourbées autour du sommet de la tige qu'elles enveloppent en se recouvrant les unes les autres. Cet ensemble conique formé par l'extrémité courte de la tige et par les petites feuilles serrées et recourbées qui l'enveloppent est un *bourgeon*, c'est le *bourgeon terminal*. Il faut l'ouvrir, en écailler les feuilles une à une, depuis les plus grandes et les plus basses qui sont en dehors, jusqu'aux plus hautes à peine visibles qui sont en dedans, pour mettre à nu le sommet même de la tige. On arrive au même résultat en pratiquant dans le bourgeon une section transversale et une section longitudinale axile (fig. 77).

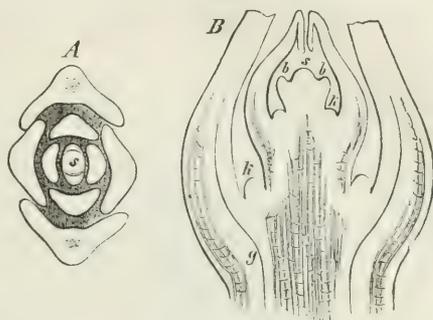


Fig. 77. — Bourgeon terminal de la Corroyère (*Coriaria myrtifolia*). A, en coupe transversale; B, en coupe longitudinale; s, sommet de la tige; b, b, feuilles disposées en verticilles binaires croisés (Sachs).

A mesure que la tige grandit, les feuilles externes du bourgeon s'accroissent, se séparent des autres en s'incurvant vers le bas et se disposent enfin perpendiculairement : elles s'épanouissent, comme on dit. Mais en même temps il

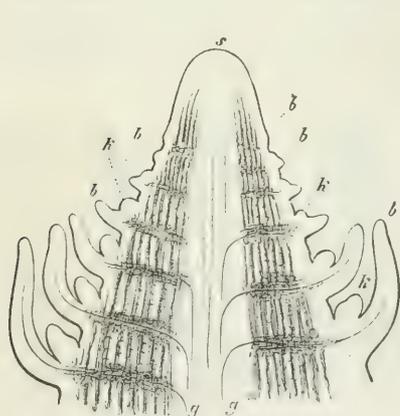


Fig. 78. — Section longitudinale du bourgeon terminal de l'*Hippuris vulgaris*. s, sommet de la tige; b, b, les feuilles verticillées, de plus en plus jeunes à mesure qu'on s'élève; k, k, leurs bourgeons axillaires (Sachs).

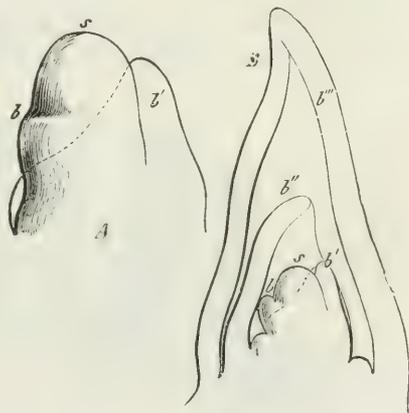


Fig. 79. — Sections longitudinales de deux bourgeons terminaux du Maïs. s, sommet de la tige; b, b', b'', b''', feuilles de plus en plus âgées; elles entourent bientôt la tige en forme de cornet (Sachs).

s'en forme de nouvelles à l'intérieur et plus près du sommet, de sorte que le bourgeon conserve sa constitution première, comme on le voit, par exemple, dans l'*Hippuris* (fig. 78) et dans le Maïs (fig. 79). Ainsi recouvert par ses jeunes feuilles, le sommet de la tige se montre arrondi en hémisphère (fig. 77 et 79), ou allongé en cône (fig. 78), ou élargi en forme de plateau (fig. 80).

Parfois cependant, comme dans le *Pteris aquilina* (fig. 81), les feuilles les plus jeunes sont notablement écartées les unes des autres, et la dernière se forme à

une certaine distance du sommet, qu'elle ne recouvre pas ; il n'y a pas alors de bourgeon terminal, et l'extrémité de la tige est constamment à nu.

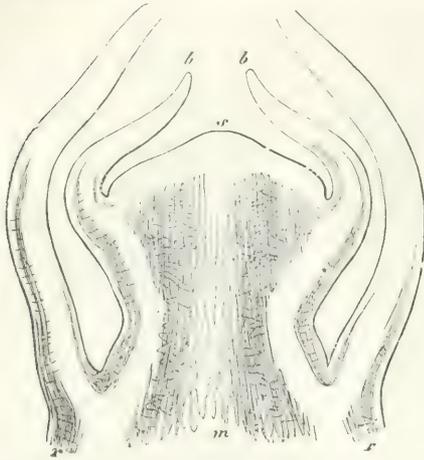


Fig. 80. — Section longitudinale du bourgeon terminal du Grand-Soleil (*Helianthus annuus*), immédiatement avant la floraison. *s*, sommet très élargi de la tige ; *b, b*, les plus jeunes feuilles (Sachs).

État de la surface.— Quoi qu'il en soit, quand on examine de près le sommet, on voit que son contour est la continuation directe de la surface latérale ; il n'y a donc ici rien qui ressemble à la coiffe de la racine. Ce n'est pas à dire que la tige n'ait pas, tout autant que la racine, besoin de protéger sa pointe, notamment contre la pluie, le vent, le soleil, les insectes, etc. ; mais cette protection, les feuilles recourbées du bourgeon, qui la recouvrent comme d'un toit, la lui assurent déjà de la manière la plus efficace ; une coiffe lui serait inutile. Dans les quelques cas où il ne se constitue pas de bourgeon, l'extrémité de la tige se couvre de poils dont le feutrage suffit à l'abriter (fig. 81, *ss*). Contrairement

à ce qui a lieu dans la racine, la surface de la jeune tige est donc dans toute son étendue une surface primitive. Par les progrès de l'âge, il s'y opère bien

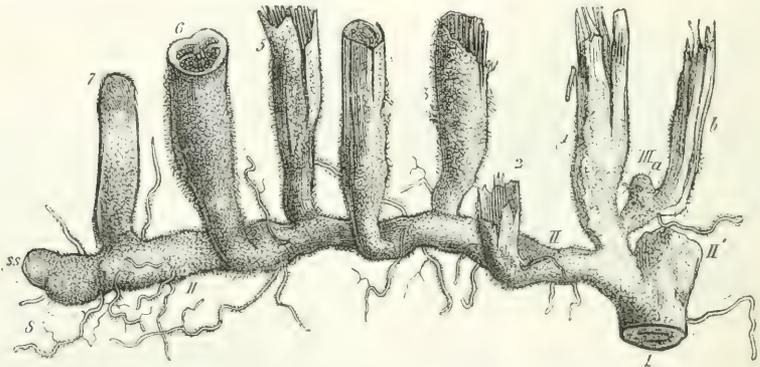


Fig. 81. — Tige souterraine du *Pteris aquilina*. *ss*, son sommet nu ; 8, début de la plus jeune feuille ; 7, feuille suivante, non encore développée ; 6 à 1, portions basales des pétioles des feuilles de plus en plus âgées. Les filaments velus sont autant de racines adventives (Sachs).

aussi des dénudations, comme nous le verrons plus loin ; mais ces dénudations ne commencent qu'assez tard et à une assez grande distance du sommet.

Tantôt cette surface est parfaitement lisse, tantôt elle est hérissée de poils de diverses formes et qui jouent des rôles différents (voir p. 59, fig. 52), ou même armée de puissantes émergences acérées comme dans les Rosiers et les Ronces. En outre, elle est ordinairement perforée de nombreuses petites ouvertures, prati-

quées, en forme de boutonnières, entre deux cellules superficielles de forme spéciale et pourvues de grains de chlorophylle ; ces sortes de petites bouches sont des stomates (voir p. 60, fig. 54). La racine n'a jamais de stomates et ne peut pas en avoir, puisque la couche des cellules superficielles, qui est leur lieu de formation, s'y exfolie très près du sommet.

Ordinairement cylindrique, la tige prend quelquefois un certain nombre d'arêtes longitudinales qui lui donnent une forme prismatique, triangulaire comme dans les *Carex*, quadrangulaire comme dans les Labiées et la Scrophulaire, ou à côtes multiples comme dans les *Cereus*. Si ces arêtes se prononcent davantage, elles deviennent des crêtes et des ailes : la tige est dite *ailée*, comme dans les *Lathyrus*. S'il n'y a que deux ailes opposées, elle est fortement aplatie, comme dans les *Epiphyllum*.

Couleur et consistance. — La jeune tige est ordinairement colorée en vert par les grains de chlorophylle que ses cellules renferment et qui se voient à travers l'assise périphérique incolore et transparente. Plus tard cette couleur est masquée par la formation de couches superficielles opaques qui donnent à la tige leur propre couleur, en général brunâtre, quelquefois rougeâtre et cuivrée comme dans le Pin sylvestre, ou blanc argenté, à cause de l'air qu'elles renferment, comme dans le Bouleau, le Tremble, etc.

Si sa consistance est et demeure molle et charnue, la tige est *herbacée* et la plante est une *herbe* ; quand elle devient bientôt dure et sèche, la tige est *ligneuse* et la plante est, suivant son mode de ramification, un *arbre* ou un *arbuste*.

§ 2

Croissance de la tige.

Une fois établie par son géotropisme négatif dans la direction verticale qui lui est habituelle, la tige poursuit régulièrement sa croissance. Elle s'allonge vers le ciel, et en même temps s'épaissit.

Allongement terminal. — Il s'opère d'abord un premier allongement à l'inférieur du bourgeon. Le cône terminal de la tige s'accroît peu à peu, lentement, et, à mesure, il forme sur ses flancs des petites feuilles nouvelles au-dessus des anciennes. En d'autres termes, il se fait continuellement, dans le bourgeon et de bas en haut, de nouveaux nœuds et de nouveaux entre-nœuds (fig. 78). En même temps les feuilles externes s'épanouissent et les entre-nœuds qui les séparent sortent peu à peu du bourgeon. Cette entrée incessante de nouveaux nœuds et entre-nœuds au sommet du bourgeon, et cette sortie simultanée d'autant d'anciens nœuds ou entre-nœuds à sa base, constitue la croissance terminale de la tige, croissance formatrice et nécessaire, sur laquelle ni la radiation, ni la pesanteur, n'exercent d'effet mécanique.

Allongement intercalaire. — Une fois sortis du bourgeon par le mouvement de glissement que nous venons de décrire, les nœuds et les entre-nœuds, très courts les uns et les autres, se comportent de diverses manières.

Les nœuds ne s'allongent pas (1). Souvent les entre-nœuds ne s'accroissent pas non plus, et les feuilles épanouies demeurent aussi serrées sur les flancs de la tige qu'elles l'étaient dans le bourgeon. Elles en masquent alors la surface, qu'on ne voit nulle part à nu. Quand elles sont très petites, très nombreuses et qu'elles se succèdent rapidement, la tige est longue et grêle, comme dans le *Thuia*, le *Cyprès*, certaines Mousses (*Thuidium*), etc. Quand elles sont grandes, peu nombreuses à la fois, et qu'elles se succèdent lentement, le corps aérien de la plante a d'abord l'aspect d'une rosette étalée à la surface du sol (Plantain, Pissenlit, Aloès, etc.); plus tard, quand elle a une longue durée, la tige forme une colonne terminée par une pareille rosette et dont la surface latérale, ou bien est nue et marquée de cicatrices serrées provenant des feuilles tombées, ou bien demeure recouverte par les bases persistantes de ses feuilles (Fougères arborescentes, Cycadées, beaucoup de Palmiers, *Pandanus*, *Xanthorrhœa*, etc.). Dans ces divers cas, la tige n'a pas d'autre allongement que sa croissance terminale.

Ordinairement pourtant, les entre-nœuds s'allongent après leur sortie du bourgeon, et souvent jusqu'à atteindre plusieurs milliers de fois leur dimension première; les feuilles sont alors de plus en plus écartées et entre elles la tige se trouve mise à nu. Cet allongement entre les feuilles constitue la croissance intercalaire.

Enfin, la même tige peut tour à tour, aux diverses époques de son développement, allonger ou non ses entre-nœuds, ajouter ou non à sa croissance terminale une croissance intercalaire. Les premiers entre-nœuds, par exemple, restent courts et il se forme une rosette inférieure; les suivants s'allongent beaucoup, et du centre de la rosette part une tige élancée; les derniers demeurent courts de nouveau et il se fait une rosette terminale qui est ordinairement une fleur ou un groupe de fleurs (Plantain, Pissenlit, Agave, etc.).

Marche de l'allongement intercalaire — Après avoir distingué ces deux modes de croissance, cherchons à en mesurer les effets. Quand la croissance terminale agit seule, la tige s'allonge lentement, et son accroissement n'a pas encore été mesuré avec précision. Quand il y a croissance intercalaire elle s'allonge plus vite, et il devient facile d'en mesurer, soit l'accroissement intercalaire seul, en excluant le bourgeon terminal, soit la somme des deux accroissements, en prenant l'organe dans toute sa longueur.

Considérons d'abord la croissance intercalaire seule. Pour en étudier la marche il faut s'y prendre à deux fois. En premier lieu, on détermine jour par jour, dans des conditions extérieures aussi constantes que possible, l'allongement total d'un même entre-nœud, depuis sa sortie du bourgeon jusqu'à ce que sa croissance ait pris fin, et l'on cherche comment, à un jour donné, la croissance se localise sur les divers entre-nœuds qui composent la tige. En second lieu, subdivisant chaque entre-nœud en petites zones transversales, on trace la marche de la croissance d'une des tranches avec le temps, et celle des diverses tranches de l'entre-nœud à un moment donné.

Marche de l'allongement successif d'un entre-nœud et de l'allongement simultané

(1) Pourtant chez certaines Graminées (Maïs, Avoine, etc.) le nœud inférieur de la tige s'allonge beaucoup, écartant l'une de l'autre les deux parties constitutives de la première feuille dont l'une reste en bas, pendant que l'autre est entraînée en haut.

des divers entre-nœuds le long de la tige. — La marche des allongements journaliers d'un même entre-nœud est partout la même. Lente au début, puis de plus en plus rapide jusqu'à un certain maximum, elle se ralentit de nouveau plus tard et finit par s'annuler. De sorte que si, sur les jours pris comme abscisses, on élève des ordonnées proportionnelles aux allongements quotidiens, on obtient une courbe dont la figure 82 fournit un exemple pour la Fritillaire (1). La croissance de l'entre-nœud de la tige de Fritillaire a duré 20 jours et c'est le sixième jour qu'elle a atteint son maximum. Ailleurs, dans le Houblon par exemple, elle est plus rapide et plus vite épuisée.

Pendant que l'entre-nœud considéré passe par ces diverses phases, d'autres sortent successivement du bourgeon au-dessus de lui, qui le repoussent de plus en plus loin du sommet. Au moment où sa croissance prend fin, la distance qui sépare sa limite supérieure de la base du bourgeon terminal mesure la longueur de tige

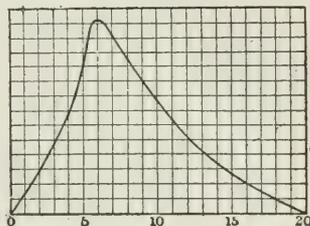


Fig. 82. — Courbe des accroissements intercalaires successifs d'un entre-nœud de la tige de Fritillaire. Les nombres indiquent des jours. (D'après les données de Sachs).

actuellement en voie de croissance intercalaire. Suivant les plantes, cette longueur est assez variable et ne renferme pas toujours le même nombre d'entre-nœuds. Ainsi, par exemple, dans le *Polygonum Sieboldtii* elle mesure 15 centimètres avec 5 entre-nœuds, dans l'*Asparagus asper* 20 centimètres avec un grand nombre d'entre-nœuds, dans le *Valeriana Phu* 25 centimètres avec 4 entre-nœuds, dans le *Cephalaria procera* 55 centimètres avec 5 entre-nœuds, dans le *Dipsacus fullonum* 40 centimètres avec 4 entre-nœuds. S'il s'agit de la tige florifère, la région de croissance intercalaire peut n'avoir qu'un seul entre-nœud et être cependant très longue; elle atteint 50 centimètres, par exemple, dans l'*Allium Cepa*, 40 centimètres dans l'*Allium Porrum* et jusqu'à 50 centimètres dans l'*Allium atropurpureum*.

Quand la région de croissance comprend plusieurs entre-nœuds, chacun d'eux se trouve dans une phase différente et si l'on en considère, à un moment donné, toute la série du sommet à la base, on trouve en passant de l'un à l'autre le long de la tige la même succession de phases que l'on a constatée en passant d'un jour à l'autre dans l'un quelconque d'entre eux. C'est ce que l'observation vérifie d'ailleurs directement. En mesurant une première fois chacun des entre-nœuds de la région de croissance, puis de nouveau le jour suivant, on voit que l'allongement, faible sur ceux d'en haut, augmente rapidement et atteint son maximum quelque part sur un entre-nœud moyen, puis diminue de nouveau et s'annule sur le dernier d'en bas. La courbe des allongements simultanés des divers entre-nœuds, construite sur la tige elle-même, a donc la même forme que celle des allongements successifs d'un même entre-nœud construite sur la ligne des temps (fig. 82). Cette forme varie aussi suivant les plantes, car la vitesse de croissance a son maximum tour à tour dans le second, le troisième, le quatrième ou le cinquième entre-nœud à partir du bourgeon. A mesure que l'entre-nœud

(1) Sachs : *Längenwachstum der Internodien* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 159, 1872) et *Traité de botanique*, p. 965, 1874.

inférieur passe à l'état définitif et sort de la courbe par en bas, un nouvel entre-nœud échappé du bourgeon y entre par en haut, de sorte que la courbe se déplace vers le sommet parallèlement à elle-même avec la région de croissance intercalaire, tant que la tige conserve une croissance terminale.

Marche de l'allongement successif d'une tranche et de l'allongement simultané des diverses tranches le long d'un même entre-nœud. — Considérons maintenant la

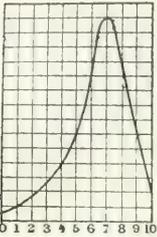


Fig. 85. — Courbe des accroissements successifs d'une tranche de 5^{mm},5, prise dans le second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). Les nombres indiquent des jours.

marche de la croissance intercalaire le long d'un même entre-nœud. Divisons-le en un certain nombre de tranches par des traits équidistants. Mesurons de jour en jour, dans des conditions extérieures constantes, la distance des traits et par suite l'allongement de chaque tranche. Cela fait, nous pouvons comparer ou bien la série des allongements journaliers d'une même tranche, ce qui donne la marche de la croissance de cette tranche avec le temps, ou bien la série des allongements simultanés des diverses tranches, ce qui donne la marche de la croissance à un moment donné le long de l'entre-nœud : deux marches, deux courbes qui se ressemblent parfaitement, car ce qui a été dit plus haut des divers entre-nœuds de la tige peut se redire ici pour les diverses tranches de l'entre-nœud.

Ainsi, par exemple, dans le second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*) la tranche supérieure, longue de 5^{mm},5 au début, mesurée pendant 10 jours, donne pour la marche de ses accroissements journaliers la courbe (fig. 85). C'est le septième jour que la croissance y a acquis sa vitesse maximum.

Dans la même plante, ce second entre-nœud, long de 42 millimètres et partagé en 12 tranches, donne après un intervalle de 40 heures la courbe (fig. 84) pour

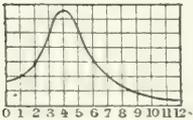


Fig. 84. — Courbe des accroissements simultanés le long du second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*) partagé en douze tranches de 3^{mm},5. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches comptés de haut en bas.

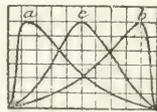


Fig. 85. — Courbes des accroissements simultanés d'un entre-nœud, dans les trois modes : basifuge *a*, basipète *b*, mixte *c*.

les allongements simultanés de ses diverses tranches. Le maximum de croissance s'y trouve dans le quatrième intervalle, c'est-à-dire au tiers de la longueur à partir du sommet. C'est aussi en ce point que l'allongement s'éteint en dernier lieu, quand il a déjà cessé dans toute la moitié inférieure. Ici et dans tous les cas analogues, la croissance de l'entre-nœud est basifuge (fig. 85, courbe *a*).

Ailleurs au contraire, et bien plus souvent, c'est dans la partie inférieure de l'entre-nœud que la croissance présente d'abord son maximum et qu'elle persiste ensuite le plus longtemps, après que la région supérieure a déjà atteint son complet développement. Il en est ainsi par exemple dans les Prêles, les Ombellifères, les Liliacées, les Graminées, et en général quand la base de l'entre-nœud se trouve enveloppée et protégée par la feuille inférieure. La courbe des accroissements simultanés présente alors une forme toute différente, comme on le voit pour le Maïs (fig. 85, courbe *b*). La croissance de l'entre-nœud est alors basipète.

Des plantes très voisines peuvent différer sous ce rapport. Ainsi dans l'*Allium*

atropurpureum la croissance de l'unique entre-nœud qui forme le pédoncule floral est basifuge, tandis qu'elle est basipète dans les *Allium Cepa* et *Porrum*.

Enfin dans d'autres cas, aussi très nombreux, la croissance intercalaire a son maximum vers le milieu de l'entre-nœud, diminue aussi bien vers le haut que vers le bas et passe insensiblement dans l'entre-nœud supérieur ou inférieur. C'est ce qui arrive dans les tiges à feuilles petites et étroitement insérées. La courbe de croissance prend alors la forme (fig. 85. courbe c). La croissance de l'entre-nœud est mixte.

Que l'on imagine maintenant tracée, sur chacun des entre-nœuds qui composent la région de croissance d'une tige, la courbe de croissance propre à cet entre-nœud au moment considéré; en joignant les sommets des ordonnées maxima de toutes ces courbes, on obtiendra une courbe générale enveloppant toutes les courbes partielles et qui sera précisément la courbe de croissance intercalaire de la tige.

Marche de l'allongement total. — Ceci posé, si au lieu de mesurer à diverses époques un entre-nœud ou une portion d'entre-nœud, on mesure la tige tout entière, on verra comment varie avec le temps la croissance totale de l'organe, c'est-à-dire la somme des allongements terminal et intercalaire. Ainsi par exemple une tige de Houblon, composée d'un grand nombre d'entre-nœuds, se trouve avoir atteint à la fin d'août une longueur totale de 7^m,265 et cet allongement s'est réparti de la manière suivante entre les divers mois : avril 0^m,492, mai 2^m,250, juin 2^m,722, juillet 1^m,767, août 0^m,052.

Le maximum de croissance a eu lieu en juin. La croissance totale de la tige suit donc avec l'âge la même marche que celle de chacun des entre-nœuds dont elle se compose et de chaque partie de ces entre-nœuds. D'abord ascendante, elle atteint son maximum à un certain âge, puis décroît lentement jusqu'à s'annuler.

Intensité de croissance. — La même tige, avons-nous dit, peut, suivant son âge, ne pas allonger du tout certains de ses entre-nœuds et développer beaucoup les autres. Comme il a été expliqué d'une façon générale à la page 51, si l'on appelle intensité de croissance d'un entre-nœud la faculté qu'il a d'acquiescer en définitive une certaine longueur, on verra que cette intensité est très variable le long de la même tige, mais que ses variations se succèdent suivant une certaine loi.

Considérons une tige ayant achevé sa croissance dans tous ses points et mesurons-en tous les entre-nœuds de la base au sommet. Les premiers sont courts et quelquefois nuls, les suivants sont de plus en plus longs et il en est un quelque part dans la région moyenne qui est le plus long de tous; après quoi ils deviennent de moins en moins longs et les derniers sont de nouveau courts et parfois nuls. En élevant sur la tige, perpendiculairement au milieu de chaque entre-nœud, une ordonnée proportionnelle à la longueur définitive de cet entre-nœud, on obtient la courbe des intensités de croissance. Le numéro d'ordre du plus long entre-nœud, c'est-à-dire l'âge où la tige acquiesce sa plus grande intensité de croissance, varie suivant les plantes, et avec lui la forme particulière de la courbe, qui conserve surtout son caractère général.

Dans certaines plantes les choses sont un peu plus compliquées, parce qu'il y a chez elles deux sortes d'entre-nœuds : des entre-nœuds longs et des entre-nœuds

courts entièrement dépourvus de croissance intercalaire. Ils alternent régulièrement : un long, un court, un long, etc., comme dans les *Philodendron* ; ou bien un long, deux courts, un long, etc., comme dans les *Alisma*. Si l'on ne tient aucun compte des entre-nœuds courts, on retrouve encore pour les autres la marche ordinaire de l'intensité de croissance.

On peut aussi considérer l'intensité de croissance, non plus seulement d'un entre-nœud, mais d'une branche tout entière. On voit alors qu'elle est souvent très inégale dans les diverses branches de la même tige. Les unes s'allongent beaucoup et longtemps, d'autres s'allongent très peu et cessent bientôt de s'accroître. Il en résulte dans la tige une différenciation sur laquelle nous reviendrons plus tard et dont les arbres de nos forêts (Hêtre, Pin, Mélèze, etc.) nous offrent de nombreux exemples.

Concrescence entre tiges, ou entre la tige et ses branches. — Quand des tiges adventives se développent en grand nombre en des points très rapprochés, il arrive parfois qu'elles sont frappées par une croissance commune qui les unit en une seule et même tige apparente. La forme de l'ensemble, les sillons qui le parcourent, en dénotent la complication. Le résultat de cette concrescence est souvent appelé *fasciation*, tige *fasciée*. Le même phénomène peut se produire entre la tige et les branches nées sur elle; souvent alors la tige fasciée s'étale dans un plan en forme d'éventail.

Changement de forme par modification de la croissance terminale. — Revenons à la croissance terminale. Quand les nouveaux nœuds ou entre-nœuds qui se forment dans le bourgeon ont exactement la même largeur que les anciens auxquels ils se superposent, la tige, en s'allongeant comme il vient d'être dit, conserve sa forme cylindrique ou prismatique. C'est ce qui arrive d'ordinaire à l'époque moyenne de son développement. Mais plus tôt et plus tard il n'en est pas ainsi. Les premiers entre-nœuds formés sont grêles, les suivants de plus en plus larges jusqu'à un certain diamètre qui se conserve ensuite plus ou moins longtemps; après quoi, les entre-nœuds redeviennent de plus en plus grêles. Dans son ensemble la tige prend ainsi la forme d'un fuseau. Sous le rapport de la grosseur, la vigueur des entre-nœuds varie donc avec l'âge le long de la tige, comme sous le rapport de la longueur. De bas en haut elle va en augmentant d'abord jusqu'à un certain maximum, pour diminuer de nouveau plus loin vers le sommet.

Cette marche générale des choses est souvent très frappante. Ainsi dans les Fougères arborescentes, dans les Palmiers, les Pandanées, beaucoup d'Aroïdées, dans le Maïs, la tige se termine en bas en forme de cône renversé. Parfois aussi le renflement s'exagère et se localise. La tige se dilate tout à coup fortement pour reprendre un peu plus haut et brusquement son diamètre primitif. La portion de tige ainsi renflée est un *tubercule*. La Pomme de terre et le Topinambour, le *Crocus*, le *Cyclamen*, certains Palmiers en sont des exemples bien connus. Chez certaines Cactées la tige tout entière n'est de la base au sommet qu'un vaste tubercule arrondi (*Echinocactus*, *Mamillaria*, etc.), ou aplati (*Opuntia*).

Il faut se garder de confondre ces variations de forme, qui sont primitives, avec les modifications analogues qui résultent d'un épaississement ultérieur.

Épaississement ultérieur de la tige. — En même temps qu'elle s'allonge dans sa région jeune, la tige peut en effet s'épaissir. Cet épaississement n'a lieu chez

aucune Cryptogame. Parmi les Phanérogames, c'est à peine s'il s'opère dans quelques Monocotylédones (*Dracena*, *Aloe*, etc.) ; il est presque exclusivement localisé chez les Gymnospermes et les Dicotylédones. Encore y a-t-il bon nombre de ces dernières qui ne le présentent pas. Il atteint son maximum dans les arbres de nos forêts. Il est dû à ce que des formations nouvelles se développent à l'intérieur de la tige à une distance plus ou moins grande de la surface, et s'y intercalent aux parties existantes.

La nature de ces productions secondaires et la manière dont elles apparaissent ne pourront être bien comprises que lorsque nous étudierons la structure de la tige, et nous devons nous borner ici à en signaler l'existence. Remarquons cependant que si elles se produisent également tout autour de l'organe et dans toute sa longueur, la tige en s'épaississant demeure cylindrique ; c'est le cas ordinaire. Si au contraire elles prédominent fortement en certains points de la circonférence, ou si elles se forment exclusivement en ces points comme dans certaines lianes, la tige prend autant de côtes ou d'ailes latérales de plus en plus saillantes ; il y en a cinq, par exemple, dans le *Cassia quinquangularis*. S'il n'y a que deux ailes opposées, ou une seule, la tige primitivement cylindrique s'épaissit en un ruban de plus en plus large, comme dans certaines Ménispermées (fig. 86).

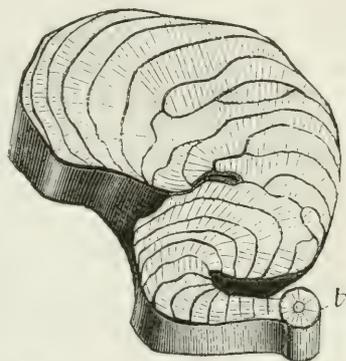


Fig. 86. — Section transversale d'une tige de *Menispermum*. Primitivement cylindrique *t*, elle s'est épaissie par formation interne de couches successives sur une portion de la circonférence et a pris la forme d'un ruban ondulé.

État de la surface de la tige âgée. Lentilles ; écorce crevassée. — Quoi qu'il en soit, cet épaississement interne amène bientôt, dans l'état de la surface, des changements qui frappent le regard et dont il faut dire ici quelques mots.

Il arrive quelquefois, mais rarement, que la couche superficielle se distend à mesure sans se déchirer et continue indéfiniment de recouvrir la tige comme dans le Houx, le Gui, les Cactées et les Euphorbiacées charnues. Ordinairement, dès la fin de la première année, elle se fendille et éclate en certains endroits, où la couche sous-jacente fait hernie comme à travers autant de boutonnières. Ces taches proéminentes sont ce qu'on appelle des *lenticelles*. Plus tard ce fendillement se continue, devient confluent et enfin la couche superficielle se détache par lambeaux en mettant à nu une couche plus interne. Celle-ci est brunâtre, dure, résistante et imperméable, quelquefois élastique comme dans le Chêne-liège, l'Orme, l'Érable champêtre ; elle est blanche quand elle contient de l'air, comme dans le Bouleau ou le Tremble. Elle enveloppe la tige d'un tégument protecteur.

A mesure que progresse l'épaississement intérieur, ce tégument devenu à son tour trop étroit éclate ordinairement et se fendille à la périphérie, en même temps qu'il se régénère élargi vers le centre. Tantôt les couches externes ainsi déchirées se décollent chaque année des internes et se détachent par larges plaques comme dans le Platane ou par lambeaux allongés comme dans la Vigne, par minces feuillettes comme dans le Bouleau ou par bandes annulaires comme dans

le Cerisier. Tantôt elles restent adhérentes à la surface où elles s'accumulent en écailles ou en bandes saillantes, séparées par des sillons de plus en plus profonds, comme dans la plupart de nos arbres âgés : Chêne, Orme, Pin, Épicéa, etc.; elles forment alors ce qu'on appelle l'écorce crevassée. Ailleurs ces couches mortes ne se crevassent pas et la surface demeure lisse indéfiniment comme dans le Hêtre et le Charme, ou du moins pendant très longtemps comme dans le Tilleul et le Sapin dont l'écorce ne se crevasse que vers la centième année.

Inégalité de croissance de la tige et ses conséquences. — Nous avons admis dans ce qui précède que pour chaque entre-nœud de la tige la croissance intercalaire a lieu dans tous ses points également, qu'elle est la même le long de toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa périphérie, la même aussi le long de ces lignes périphériques et le long de l'axe. Quand il en est ainsi la tige s'accroît en ligne droite, et les côtes de sa surface suivent de la base au sommet la même direction rectiligne.

Mais le plus souvent les choses se passent autrement. Si l'allongement est inégal aux divers points de la circonférence, la tige se penche en devenant convexe du côté qui actuellement s'accroît le plus; il y a *nutation*. Si l'allongement est plus grand à la circonférence qu'au centre, la tige se tord; il y a *torsion*. Quand ces deux inégalités coexistent et superposent leurs effets, il y a à la fois nutation et torsion (voir p. 25).

Circumnutation de la tige (1). — La ligne de plus fort allongement s'y déplaçant progressivement tout autour de l'axe, la tige imprime continuellement à son sommet, à mesure qu'il s'élève, un mouvement circulaire ou elliptique le long d'une hélice ascendante. En un mot, sa nutation est tournante ou révolutive; c'est une *circumnutation*. Avec plus ou moins d'ampleur et de rapidité, la circumnutation se manifeste dans toutes les tiges et à tout âge; c'est un phénomène général. Localisé dans la région de croissance, il est naturellement d'autant plus marqué que la croissance intercalaire est plus forte.

Pour l'observer et le mesurer dans les divers cas particuliers, on colle à l'extrémité de la tige une pointe légère et transparente à sommet noirci, un morceau de fil de verre, par exemple, dont on a trempé le bout dans de la cire à cacheter noire. Au-dessous on dispose un carré de papier portant un point noir, au-dessus une lame de verre. On observe le sommet de la tige par en haut et, plaçant l'œil de manière à ce que les deux points noirs, celui de la tige qui est mobile et celui du papier qui est fixe, se superposent exactement, on fait sur la lame de verre une marque à l'encre. En procédant ainsi à des intervalles de temps égaux, en reliant ensuite toutes les marques par un trait continu et en marquant par des flèches le sens de la rotation, on obtient en définitive sur la plaque de verre un tracé agrandi du mouvement révolutif. C'est ainsi qu'a été obtenue la figure 87, qui exprime la marche de la circumnutation dans la jeune tige du Chou (*Brassica oleracea*), pendant un intervalle de 10 heures 45 minutes.

D'une façon générale, ces tracés de circumnutation se composent d'une succession de courbes circulaires ou elliptiques plus ou moins irrégulières. Le grand

(1) Dutrochet : *Des mouvements révolutifs spontanés* (Comptes rendus, XVII, p. 989, 1845). — Darwin : *The power of movement in plants*, p. 10 et 201, 1880.

axe des ellipses y est dirigé tour à tour vers les divers points de l'horizon. Le nombre des tours, cercles ou ellipses, ainsi décrits dans un temps donné varie beaucoup suivant les plantes. Ainsi en 12 heures, la jeune tige du Chou et de la Courge fait quatre tours, pendant que celle des *Solanum* et *Opuntia* n'en fait qu'un seul. La tige adulte des *Iberis* et *Azalea* ne décrit en 24 heures qu'une seule large ellipse; celle du *Deutzia* trace quatre ou cinq ellipses étroites en 11 heures et demie; celle du Trèfle fait trois tours en 7 heures.

Parfois les ellipses sont extrêmement étroites; la tige après s'être courbée dans un sens se redresse alors et se penche en sens contraire,

exécutant ainsi une série de flexions alternatives, une série d'oscillations sensiblement dans le même plan. Il en est ainsi, par exemple, dans les longues tiges florifères de l'*Allium Porrum*, dans lesquelles les deux faces opposées s'allongent alternativement plus vite et plus lentement. La circummutation s'y réduit à une nutation plane alternative.

Dans les tiges volubiles et grimpantes, au contraire, les ellipses sont très larges et la circummutation y atteint son plus grand développement. Aussi est-ce dans ces sortes de tiges que le mouvement révolatif a été tout d'abord découvert. Nous y reviendrons plus loin à leur sujet.

Torsion de la tige. — Quand la tige est douée d'une croissance intercellulaire énergique, elle présente souvent une torsion autour de son axe. Ses lignes superficielles ne sont plus alors parallèles à l'axe de croissance, mais enroulées autour de lui en forme d'hélices plus ou moins raides, absolument comme si, fixant la tige par une extrémité, on la tordait par l'autre bout. On voit une pareille torsion dans les entre-nœuds unicellulaires des *Nitella* et dans ceux des *Chara*. Elle est très fréquente dans les entre-nœuds massifs des tiges dressées des Dicotylédones, principalement dans les longs entre-nœuds des tiges volubiles.

Puisque les lignes superficielles d'une tige tordue s'enroulent en spirale autour de l'axe de croissance, elles sont plus longues que cet axe. Si donc la torsion est le résultat d'une inégalité de croissance, il faut que l'allongement soit plus fort, ou qu'il dure plus longtemps dans la couche externe des entre-nœuds que dans leur région centrale. Si l'on réfléchit que la torsion n'apparaît d'ordinaire que vers la fin de l'allongement, si l'on remarque que sur les entre-nœuds étiolés, qui à l'état normal ne se tordent pas, il se fait une torsion quand l'allongement est terminé, on regardera comme probable que la torsion est provoquée, non par une plus grande force, mais par une plus longue durée



Fig. 87. — Tracé de la circummutation de la jeune tige du Chou (*Brassica oleracea*) pendant 10 heures 45 minutes (Darwin).

de la croissance dans la couche périphérique, qui s'allonge encore quand la région centrale a fini de croître.

Le sens de la torsion est ordinairement constant pour une espèce donnée et il est le même que le sens du mouvement révolutif. La tige du Liseron et du Haricot, par exemple, qui tourne vers la droite, est tordue vers la droite. La tige du Houblon et du Chèvrefeuille, qui tourne vers la gauche, se tord aussi vers la gauche.

§ 3

Ramification de la tige.

À part quelques plantes où elle demeure toujours simple, comme les *Isoetes* et certaines Fougères, la tige se ramifie à mesure qu'elle s'allonge. Sa ramification est ordinairement latérale, quelquefois terminale.

Ramification latérale de la tige. Bourgeons axillaires. — Normalement la ramification latérale de la tige a lieu en rapport avec les feuilles qu'elle porte, et c'est généralement au-dessus du milieu de l'insertion de la feuille que le phénomène se produit. Là le corps de la tige forme une protubérance arrondie dont la surface est et demeure continue avec la sienne. Cette protubérance s'allonge par son sommet et en même temps forme sur ses flancs, de bas en haut, de petites excroissances qui s'appliquent contre elle en se recouvrant les unes les autres et qui sont autant de jeunes feuilles. Le tout forme, en un mot, un bourgeon, constitué comme le bourgeon terminal de la tige; c'est un bourgeon latéral. Si l'on appelle *aisselle* de la feuille l'angle qu'elle fait avec la partie supérieure de la tige et où naît le bourgeon, on appellera celui-ci *bourgeon axillaire*.

La formation de ce bourgeon axillaire a lieu quand la feuille est encore très jeune, au sein même du bourgeon terminal (fig. 77 et 78, *k*). Entre le bourgeon latéral le plus jeune et le sommet de la tige on rencontre cependant un certain nombre de feuilles encore dépourvues de protubérance axillaire. Le plus jeune bourgeon naît donc plus tard que la plus jeune feuille.

Pour chaque bourgeon axillaire les choses se passent ensuite comme pour le bourgeon terminal. Il s'y forme sans cesse de nouveaux nœuds et de nouveaux entre-nœuds. Les premiers épanouissent progressivement leurs feuilles; les seconds, une fois sortis du bourgeon, subissent leur croissance intercalaire en passant par toutes les phases expliquées plus haut. Il en résulte bientôt une tige nouvelle, une tige de second ordre, portant sur ses flancs des feuilles épanouies, terminée par le bourgeon qui lui a donné naissance et qui continue à l'accroître, et attachée par sa base sur la tige primaire.

Il se fait ainsi peu à peu sur la tige, à l'aisselle de ses feuilles et de la base au sommet, toute une génération de tiges secondaires, d'autant plus jeunes et d'autant plus courtes qu'on se rapproche de l'extrémité de la tige primaire, laquelle dépasse plus ou moins longuement ses dernières ramifications. Il en résulte un ensemble en forme de cône.

Développement relatif des tiges secondaires par rapport à la tige primaire. — Si la tige primaire continue de croître indéfiniment en formant toujours de nouvelles tiges secondaires au-dessus des anciennes et en maintenant toujours sur elles sa prééminence originelle, si en même temps les tiges secondaires poursuivent leur croissance en gardant leur proportion relative, le cône à mesure qu'il grandit conserve une ouverture moyenne, comme on le voit dans les Sapins, les Épicéas et la plupart des arbres jeunes. C'est une ramification en grappe (voir p. 58).

Si la tige primaire continue de croître pendant que les tiges secondaires cessent bientôt de s'allonger, le cône devient très aigu comme dans le Peuplier d'Italie ou le Thuia ; c'est une ramification en épi. Si au contraire la tige primaire se développe peu, tandis que les tiges secondaires attachées vers sa base s'accroissent beaucoup, le cône devient de plus en plus obtus ; c'est une ramification en forme d'ombelle, comme celle qui caractérise en général ce qu'on appelle les arbustes et les buissons.

On voit comment le développement relatif de la tige primaire et des tiges secondaires influe sur la forme générale du système aérien, sur ce qu'on nomme le *port* de la plante. Toutes ces différences d'aspect, nous les avons déjà rencontrées dans la racine, où elles sont dues à la même cause.

Branches des divers ordres. — A leur tour les tiges secondaires produisent à l'aisselle de leurs feuilles et de bas en haut des bourgeons axillaires, qui s'allongent en tiges tertiaires. Ces dernières forment de même des tiges de quatrième ordre, et ainsi de suite indéfiniment. On désigne souvent sous le nom commun de *branches* toutes ces tiges de génération successive implantées obliquement les unes sur les autres et toutes ensemble sur la tige primaire verticale, en réservant pour celle-ci seule le nom de tige. On distingue les branches du dernier ordre sous le nom de *rameaux*.

Sympode. Fausse dichotomie. — Il n'est pas rare que le bourgeon terminal avorte quand la tige a acquis une certaine longueur. C'est alors la branche formée à l'aisselle de la dernière feuille qui vient se placer dans la direction de la tige pour la continuer. A son tour cette branche, comme toutes ses congénères, perd bientôt son bourgeon terminal et c'est la branche de second ordre la plus proche qui en continue la direction, et ainsi de suite. Il se forme de la sorte un sympode rameux (voir p. 59). Telle est par exemple la ramification du Tilleul, de l'Orme, du Charme, du Coudrier, du Saule, du Bouleau, du Prunier, du *Robinia*, du *Cercis*, etc. C'est une cyme unipare héliçoïde.

Si la même atrophie du bourgeon terminal se produit avec des feuilles opposées deux par deux, les branches supérieures en se développant forment une fausse dichotomie, comme dans le Gui, le Lilas (fig. 88), etc. C'est une cyme bipare.

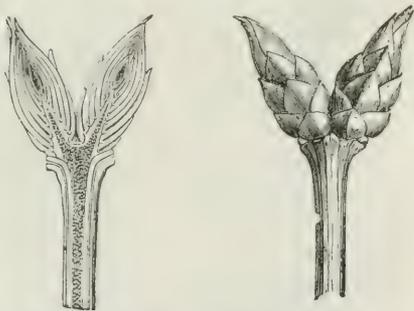


Fig. 88. — Avortement du bourgeon terminal de la tige du Lilas et développement d-*s* deux bourgeons latéraux supérieurs en fausse dichotomie.

Relations de nombre et de position des bourgeons et des feuilles. — Il ne se fait pas toujours un bourgeon à chaque feuille et tous les bourgeons latéraux ne se développent pas toujours en branches. Aussi la ramification est-elle souvent moins compliquée qu'elle ne pourrait l'être. Dans les *Philodendron*, par exemple, où des feuilles parfaites alternent régulièrement sur la tige avec des feuilles imparfaites, ces dernières seules ont un bourgeon, les premières en sont dépourvues. Au contraire sur les rameaux du Hêtre et du Chêne, ce sont les feuilles parfaites qui possèdent les bourgeons; les feuilles imparfaites de la base n'en ont pas. Dans les *Chara* une seule, dans les *Nitella* deux des feuilles de chaque verticille ont un bourgeon; toutes les autres en sont privées. Dans les *Cuphea*, il n'y a de bourgeon qu'au-dessus de l'une des deux feuilles de chaque paire. Dans beaucoup de Mousses, entre deux branches consécutives, on compte sur la tige un nombre de feuilles parfaitement déterminé. Et il serait facile de multiplier ces exemples. Bien plus, il existe des tiges, abondamment pourvues de bourgeons latéraux, qui demeurent simples comme dans la plupart des Palmiers, dans le Papayer, etc., ou qui se ramifient peu comme chez beaucoup de Liliacées, de Graminées, etc. Il y a pourtant un moyen de forcer tous ces bourgeons inactifs à s'allonger en branches, c'est de couper la région supérieure de la tige. Non seulement les bourgeons inférieurs se développent alors, mais la branche la plus proche de la section, se plaçant dans le prolongement de la tige, la continue et répare en quelque sorte l'extrémité supprimée, comme cela se produit dans la formation naturelle des sympodes.

D'un autre côté, il naît souvent plus d'un bourgeon à l'aisselle de chaque feuille. Tantôt ces bourgeons multiples sont disposés côte à côte en une série parallèle à l'attache de la feuille; ils sont alors *collatéraux* (Prunier, beaucoup de Graminées, certaines Liliacées (fig. 89), etc.). Tantôt ils sont placés l'un au-dessus de l'autre, en ligne verticale, au-dessus du milieu de l'attache foliaire; ils sont *superposés* (Aristolochie, Noyer, Charme, *Robinia*, *Lonicera*, *Gleditschia*, *Gymnocladus*, etc.). Le Noyer possède cinq à huit bourgeons superposés à l'aisselle de ses cotylédons; le *Gymnocladus canadensis* en a jusqu'à onze.

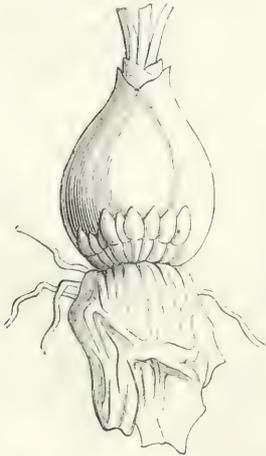


Fig. 89. — *Muscari botryoides*. Une des feuilles inférieures de la tige, c'est-à-dire une des écailles du bulbe, est rabattue pour montrer les nombreux bourgeons collatéraux qu'elle porte à son aisselle (Sachs).

Les bourgeons latéraux ne sont pas toujours disposés exactement à l'aisselle des feuilles. Ils sont parfois situés de côté, à droite ou à gauche, comme dans certaines Aroïdées (*Monstera*, *Heteropsis*, etc.). Dans les Prêles, ils alternent régulièrement avec les feuilles verticillées. Dans certaines Hépatiques (*Frullania*, *Madotheca*, *Jungermannia trichophylla*), c'est à la place d'une moitié de la feuille, à côté de la moitié qui reste, que se développe la branche.

Enfin les rameaux naissent quelquefois au-dessous des feuilles, comme dans certaines Hépatiques (*Lejeunia*, *Radula*), et probablement dans toutes les Mousses. Dans les *Fontinalis*, par exemple, c'est exactement

au-dessous du milieu de la feuille; dans les *Sphagnum*, c'est de côté, au-dessous d'une des moitiés de la feuille.

Disposition des branches sur la tige. — Dans tous les cas que nous venons d'étudier, les bourgeons, et par conséquent les branches qu'ils produisent par leur développement, sont en rapport immédiat avec les feuilles. Leur disposition sur la tige, et notamment la distance horizontale qui les sépare, c'est-à-dire leur divergence, obéit donc aux lois générales exposées plus haut (p. 41) de la même manière que l'arrangement des feuilles. Seulement, si entre deux feuilles portant branches il s'en trouve un nombre déterminé qui n'en forment pas, la divergence des branches se trouve être un multiple de celle des feuilles. Pour éviter une répétition inutile, c'est donc à l'étude des feuilles que nous traiterons ce sujet.

Quant à l'inclinaison des branches sur la tige, elle est très variable d'une plante à l'autre. Parfois elle est très faible comme dans le Peuplier d'Italie, parfois à angle droit comme dans l'Épicéa, parfois à angle obtus et les branches sont penchées vers la terre, comme dans les arbres dits *pleureurs*. Elle est déterminée, ou du moins fortement influencée par le géotropisme, et nous aurons l'occasion d'y revenir plus loin.

Ramification terminale de la tige. Dichotomie. — C'est parmi les Cryptogames vasculaires, chez les Lycopodiées, que l'on trouve pour la tige, comme pour la racine, le plus bel exemple de ramification terminale. Il ne s'y fait pas de bourgeons latéraux. A un moment donné, et sans aucun rapport avec les feuilles, la pointe de la tige s'y partage en deux moitiés égales, qui se développent en deux branches divergentes. Celles-ci se bifurquent de la même manière au sommet; les branches nouvelles se bifurquent à leur tour, et ainsi de suite. En un mot, la tige se ramifie en dichotomie (voir p. 57).

Tantôt les bifurcations successives s'opèrent alternativement dans des plans rectangulaires, comme dans le *Psilotum* et souvent aussi dans les Lycopodes; tantôt elles se font toutes dans le même plan, comme dans les Sélaginelles. Quand, à chaque bipartition, les deux branches se développent avec la même vigueur, la dichotomie est égale (voir p. 58, fig. 18, A); le *Psilotum* nous en offre un très bel exemple. Cette régularité se rencontre encore dans les Lycopodes, mais avec moins de constance. Dans les Sélaginelles, au contraire, à chaque bifurcation l'une des branches se développe beaucoup plus vigoureusement que l'autre et se place à peu près dans le prolongement de la précédente; il se forme un sympode, la dichotomie est sympodique. Comme c'est alternativement la branche de droite et celle de gauche qui acquiert le plus de force, le sympode est alternatif ou hélicoïde (fig. 18, C). Après un grand nombre de bifurcations, l'ensemble prend alors l'aspect d'une tige continue, le long de laquelle sont insérées, de chaque côté, de nombreuses branches latérales. La dichotomie est masquée et ne demeure reconnaissable qu'aux extrémités des rameaux.

Ramification latérale et terminale dans la même tige. — Pour se ramifier, la tige emploie quelquefois tour à tour les deux modes que nous venons d'étudier séparément. On en trouve plusieurs exemples chez les Phanérogames. La Vigne et la Vigne-vierge nous offrent l'un des plus remarquables.

Sur une branche de Vigne chaque feuille a, comme d'ordinaire, son bourgeon. Au niveau de la cinquième ou de la sixième feuille à partir de la base, et dans le

plan médian, le sommet de la tige se bifurque : la moitié la plus rapprochée de la feuille, plus vigoureuse, se place dans le prolongement de la tige ; l'autre, plus grêle, devient ou une grappe ou une vrille. Au nœud suivant, la même bifurcation se produit ; puis vient un nœud sans bifurcation ; puis de nouveau deux bifurcations successives, et ainsi de suite, régulièrement. La bipartition n'empêche pas le bourgeon de la feuille correspondante de se former et de se développer plus tard en branche. La tige de la Vigne, du *Cissus* et de l'*Ampelopsis* peut donc être considérée comme une dichotomie sympodique hélicoïde, douée de ramification latérale (1).

Ordre de développement des branches. — Quand la ramification est terminale, le développement relatif des branches est toujours et nécessairement le même. On le voit s'accomplir de bas en haut, si on regarde la tige par côté, ou du centre à la circonférence, si on l'observe par en haut ; il est ascendant ou centrifuge.

Si la ramification est latérale, c'est encore de bas en haut que les bourgeons naissent à l'aisselle des feuilles ; mais leur développement ultérieur en branches peut s'opérer de trois manières différentes. Souvent ils s'allongent dans l'ordre même où ils sont nés, et les branches sont à tous égards d'autant plus jeunes qu'elles sont plus rapprochées du sommet ; vu de côté, le développement est ascendant ; vu d'en haut, il est centripète. C'est le cas le plus ordinaire ; il en est toujours ainsi quand l'extrémité de la tige continue de croître et de produire de nouveaux bourgeons. Mais il n'est pas rare de voir, sur une tige qui a cessé de s'allonger pour une cause quelconque, les bourgeons axillaires se développer en branches du sommet à la base ; les branches sont alors, comme telles, d'autant plus jeunes qu'elles sont plus près de la base. Vu de côté, ce développement est descendant ; vu d'en haut, sur les flancs de la tige supposée conique, il est centrifuge. Enfin il y a des cas intermédiaires. Les bourgeons s'y allongent d'abord en branches dans la région moyenne de la tige ; à partir de ce point, leur développement marche ensuite aussi bien vers le sommet que vers la base : il est mixte.

§ 4

Origine de la tige.

Lieu d'origine normale de la tige. — Ordinairement la tige tire son origine des premiers développements de l'œuf. Dès que l'œuf est devenu un massif de cellules, la tige se caractérise, se différencie dans ce massif et ne tarde pas à former, autour de son sommet libre, une ou plusieurs premières feuilles, c'est-à-dire son bourgeon terminal. L'autre extrémité est occupée par la racine, quand il s'en fait une. Plus tard, la tige s'allonge et se ramifie comme il vient d'être expliqué. Pour distinguer cette tige primitive de toutes celles qui ont une autre origine, on peut l'appeler tige normale.

Certaines plantes, d'ailleurs pourvues de tiges, n'ont jamais de pareille tige normale, soit parce que l'œuf en se développant n'en produit pas, soit parce que

(1) Prillieux : Bulletin de la Soc. botanique, III, p. 645, 1856.

la tige issue de l'œuf s'atrophie aussitôt avec son bourgeon terminal. Le premier cas se présente dans toutes les Muscinées à tige, notamment chez les Mousses, et aussi dans les Orchidées, le second chez quelques autres Phanérogames. Il faut bien alors que la tige prenne son origine ailleurs. Mais même chez les plantes pourvues d'une tige normale, il arrive qu'il se produit, dans certaines circonstances, des tiges de cette seconde sorte, qui s'ajoutent à la première.

Lieu d'origine accidentelle de la tige. Bourgeons adventifs, tiges adventives. — La tige peut naître, soit sur un *thalle*, c'est-à-dire sur une expansion en forme de filament rameux ou de lame, soit sur une feuille jeune ou âgée, soit sur une racine jeune ou âgée, soit enfin sur une tige préexistante. Elle y commence toujours par la formation d'un bourgeon, qui s'allonge ensuite et se ramifie à la manière ordinaire. Comme ces bourgeons viennent sur ces diverses parties en des points quelconques et sans régularité, on les dit *adventifs*. On les distingue par là des bourgeons normaux qui se forment sur la tige en des places fixes, en rapport avec les feuilles, qui produisent la ramification de la tige et par conséquent l'architecture de la plante. La tige issue d'un pareil bourgeon est dite, de même, une tige adventive.

Tiges adventives sur un thalle. — Chez les Mousses, les spores, et parfois aussi les poils ou d'autres cellules périphériques d'une partie quelconque du corps, s'allongent en filaments rameux et articulés, qui se nourrissent pour leur compte



Fig. 90. — *Mnium hornum*. w, poils absorbants d'une tige âgée, qui se sont ramifiés dans l'air humide et ont produit, sur leurs branches n, des bourgeons adventifs k (Sachs).

et mènent une existence indépendante. Tôt ou tard ils produisent de courts rameaux latéraux qui se renflent, se cloisonnent, deviennent massifs, forment de petites feuilles à leur surface et constituent enfin autant de bourgeons adventifs, bientôt allongés verticalement en autant de tiges de Mousse (fig. 90). La tige des Mousses n'a même pas d'autre origine : elle est toujours adventive.

Chez les Orchidées, le corps massif issu de l'œuf se développe en une lame sur laquelle apparaissent plus tard, à la face inférieure, des racines qui sont adventives, à la face supérieure, des bourgeons bientôt allongés en tiges qui sont également adventives.

Tiges adventives sur une feuille. — Dans les Fougères, on voit souvent naître des tiges adventives sur les feuilles, surtout quand la tige normale se ramifie

peu ou point. Tantôt c'est un bourgeon isolé qui apparaît sur la partie inférieure du pétiole, quand la feuille est encore très jeune, à une distance plus ou moins grande de l'insertion (*Aspidium Filix-mas*, *Asplenium Filix-fermina*, *Pteris aquilina*, etc.). Tantôt ce sont des bourgeons nombreux qui naissent sur le limbe (fig. 91), à l'insertion des divers segments (*Asplenium decussatum*, *Aspl. Bellangeri*, *Aspl. caudatum*, *Ceratopteris thalictroides*), ou à leur surface même (*Asplenium furcatum*, etc.). Ces tiges adventives s'enracinent déjà quand elles tiennent encore à la feuille; elles s'en séparent ensuite tôt ou tard.



Fig. 91. — *Asplenium decussatum*. Partie médiane d'une feuille développée; à la base d'un des segments *l*, s'est produit un bourgeon adventif *k*, déjà pourvu d'une racine adventive (*Sachs*).

Les Phanérogames développent aussi, quoique plus rarement, des tiges sur leurs jeunes feuilles. Les plus connues sont celles qui naissent aux échancrures marginales des feuilles du *Bryophyllum calycinum*, et dont les bourgeons sont déjà formés bien avant l'épanouissement complet de la feuille. Il s'en produit encore habituellement sur les feuilles des *Cardamine pratensis*, *Atherurus ternatus*, *Hyacinthus Ponzol-*

sii, accidentellement sur celles de la Tomate, etc. Dans le *Streptocarpus polyanthus*, une Gesnériacée, la tige issue de l'œuf avorte immédiatement avec l'un de ses deux cotylédons, sans avoir produit ni racine, ni bourgeon; l'autre cotylédon se développe en une feuille qui devient très longue et très large. Sur son pétiole il se fait d'abord des racines adventives, et plus tard des tiges adventives dont les unes portent des fleurs et les autres des feuilles vertes (1).

Dans certaines circonstances particulières, notamment sous l'influence de l'humidité et de l'obscurité, on voit naître des bourgeons adventifs sur des feuilles âgées, détachées de la tige, et même sur de petits fragments de pareilles feuilles (*Begonia*, *Gloxinia*, *Maclura*, *Peperomia*, *Achimenes*, *Marattia*, etc.). Il se fait d'abord à la face inférieure, des racines adventives, plus tard à la face supérieure, des tiges adventives, et chaque fragment de feuille devient ainsi l'origine d'une plante complète.

Tiges adventives sur une racine. — Dans un certain nombre de plantes (*Ophioglossum*, *Epipactis microphylla*, *Neottia nidus-avis*, *Linaria vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Populus tremula*, *Pyrus Malus*, etc.), les racines jeunes forment souvent des bourgeons, puis des tiges adventives, qui surgissent et se dressent à la surface du sol, parfois à une assez grande distance de la tige normale; on les nomme habituellement *dragons*. C'est quelquefois au sommet même de la racine que naît la tige et qu'elle appuie sa base. Attachée d'un côté à la tige ancienne,

(1) Hielscher : *Biologie des Streptocarpus* (Cohn : Beiträge zur Biologie der Pflanzen, III, p. 4, 1879).

la racine paraît alors se continuer directement de l'autre côté en une tige nouvelle (*Neottia nidus-avis*, *Ophioglossum vulgatum*).

Sur les racines âgées, ou sur des fragments de racine détachés de la plante, il se fait aussi, dans des conditions particulières, des bourgeons adventifs. Ainsi un fragment de vieille racine de *Paulownia* ou d'*Aralia*, placé dans la terre humide, produit d'abord des racines, puis des tiges adventives et devient ainsi l'origine d'une nouvelle plante.

C'est par cette double production de racines adventives sur les branches enterrées et de tiges adventives sur les racines déterrées, que s'explique l'expérience bien connue du retournement d'un arbre. Les Saules en particulier s'y prêtent facilement.

Tiges adventives sur une tige. — Enfin une tige, même et surtout une tige ligneuse âgée, peut produire, outre ses bourgeons normaux, encore un grand nombre de bourgeons adventifs. C'est par exemple ce qui arrive quand on la blesse ou qu'on la coupe. Il se forme sur la plaie un bourrelet qui se couvre de bourgeons adventifs, comme on le voit notamment dans les Saules cultivés en têtards.

Pourtant il faut bien se garder de croire que les branches qui tardivement s'échappent du flanc des arbres soient des tiges adventives. Elles proviennent, au contraire, presque toujours de bourgeons normaux qui se sont constitués à l'aisselle des feuilles quand la tige était très jeune. Demeurés inactifs, ces bourgeons *dormants* se sont trouvés, pendant l'épaississement de la tige, recouverts par la couche périphérique qui s'est rejointe en dehors d'eux. Ainsi refoulés à l'intérieur, ils attendent que quelque circonstance favorable, comme la section de la tige au dessus d'eux par exemple, leur permette de se développer (*Gleditschia*, *Symphoricarpos*, etc.).

Opérations de culture fondées sur le développement des tiges adventives. — Cette production adventive plus ou moins facile de racines et de bourgeons, c'est-à-dire de tiges enracinées, sur des parties très diverses, encore attachées au corps de la plante et qu'on peut en séparer aisément sans lui nuire, ou qu'on en a détachées à l'avance, la culture l'utilise très fréquemment pour multiplier les végétaux utiles. Un morceau de feuille suffit ainsi à refaire un *Begonia*, un morceau de racine un *Paulownia*, un morceau de tige un Saule nouveau.

C'est la facile formation, sur les plaies, de nombreux bourgeons adventifs, bientôt développés en branches, que l'on met à profit, quand on *recèpe* les arbres, c'est-à-dire quand on en sectionne la tige soit au ras du sol pour en faire un *taillis*, soit à une certaine hauteur pour en faire des *têtards*, ou quand on les *émonde*, c'est-à-dire quand on en coupe toutes les branches latérales. Ces deux pratiques ont pour objet d'obtenir de l'arbre en peu d'années un grand nombre de branches toutes de même âge et de même force.

Dans la nature il n'est pas rare de voir se produire ainsi sur le Bouleau, le Charme, le Robinia, le Pin et le Sapin, probablement à la suite de la piqure d'un insecte, un grand nombre de rameaux adventifs nés côte à côte en des points très voisins et formant un petit buisson serré, qu'on appelle *balai de sorcière*, *buisson de tonnerre*. Sur le Saule, des touffes adventives analogues, mais plus petites, portent le nom de *Roses de Saule*.

Mode de formation de la tige : exogène ou endogène. — Les bourgeons

normaux, ceux des Prêles comme les autres, naissent de la périphérie même de la tige ; ils sont exogènes. Seulement, chez les Prêles la gaine foliaire se soude à l'entre-nœud tout autour du bourgeon et l'enveloppe bientôt dans une poche qu'il devra percer plus tard pour s'allonger en branche au dehors, de manière à paraître endogène, comme en effet on l'a cru longtemps (1). De même les bourgeons *dormants* des arbres sont exogènes, quoique refoulés à l'intérieur de manière à sembler endogènes.

Les bourgeons adventifs sont aussi le plus souvent exogènes, quelquefois endogènes. Sur le thalle des Mousses, sur les jeunes feuilles des Fougères, du *Bryophyllum*, du *Cardamine*, de l'*Atherurus*, sur l'unique cotylédon du *Streptocarpus*, sur les feuilles âgées des *Peperomia*, *Begonia*, *Achimenes*, etc., ils sont exogènes. Dans le *Begonia*, ils naissent même d'une seule cellule de la couche périphérique (2). Sur les racines, même jeunes, sur les vieilles tiges, ils paraissent, au contraire, endogènes. Ils le sont aussi parfois sur des tiges jeunes, comme on le voit parmi les Hépatiques dans un certain nombre de Jungermanniées et chez les Phanérogames pour les tiges florifères des Balanophorées et des Orobanches.

Définition de la tige par rapport à la racine. — L'étude des caractères extérieurs, jointe à celle de la croissance et de la ramification, nous permet maintenant de définir la tige par rapport à la racine.

La racine a une coiffe, c'est-à-dire qu'à partir d'une petite distance du sommet sa surface a subi une dénudation précoce, par l'arrachement de la couche périphérique qui ne subsiste qu'autour de la pointe. Il en résulte pour elle l'impossibilité d'avoir des feuilles, des stomates, des ramifications exogènes : trois choses qui exigent la présence de la couche superficielle.

La tige n'a pas de coiffe, c'est-à-dire que sa surface est continue et primitive, au moins jusqu'à une grande distance de sa pointe. Elle produit des feuilles ; elle peut avoir et a souvent des stomates, et ses ramifications normales sont exogènes.

Dans la pratique, la présence des feuilles et des bourgeons axillaires, toujours facile à constater, caractérise la tige, leur absence, la racine.

Le mode de croissance vient quelquefois ajouter un trait de plus à ce caractère fondamental. La croissance terminale se fait de la même manière dans la racine et dans la tige. Lorsqu'elle demeure très courte, la tige comme la racine ne prend aucune croissance intercalaire. Mais quand un allongement intercalaire a lieu, il s'opère d'une manière différente dans la tige et dans la racine. Dans la racine il est faible, rapide et bientôt épuisé. Son maximum se trouve à quelques millimètres de la pointe et le plus souvent il s'annule déjà à la distance d'un centimètre. Dans la tige il est plus considérable, souvent même très grand, plus lent et il dure beaucoup plus longtemps. Son maximum est à plusieurs centimètres de la pointe et il se manifeste parfois encore à plus de cinquante centimètres du bourgeon terminal.

(1) Janczewski : *Sur le développement des bourgeons dans les Prêles* (Mémoires de la Société des sciences naturelles de Cherbourg, XX, p. 69, 1876). — Famintzin : *Ueber Knospenbildung bei Equiseten* (Bulletin de l'Académie des sciences de Saint-Petersbourg, XXII, p. 194, 1876).

(2) Hansen : *Ueber adventivbildungen, bei den Pflanzen* (Abhandlungen der Senk. naturf. Gesellsch., XII, p. 147, 1880).

§ 5

Différenciation secondaire de la tige.

Tiges ordinaires. — Il arrive parfois que toutes les parties du système ramifié qui forme la tige sont et demeurent de tout point semblables, ou du moins ne présentent entre elles que des différences d'âge et de position. C'est alors dans toutes ses parties une tige proprement dite, une tige ordinaire. Mais le plus souvent on voit s'établir çà et là sur certaines branches, ou sur les diverses portions de la même branche, des différences de grandeur, de forme et de constitution qui font remarquer immédiatement ces parties parmi les branches ordinaires. Ces différences sont dues au passage d'un milieu dans un autre, ou bien, dans un même milieu, à une adaptation pour des fonctions spéciales.

Différenciation avec le changement de milieu. — Si la tige étend ses ramifications dans des milieux différents, dans la terre et dans l'air, par exemple, il y aura là déjà une première source de différences. On sait en effet que les branches souterraines, par leur aspect, leur forme, leurs dimensions, leur durée, l'absence de stomates à leur surface, souvent aussi par leur structure comme nous le verrons plus tard, diffèrent notablement des branches aériennes de la même tige. C'est cet ensemble de différences qu'on traduit par un nom spécial en les appelant des *rhizomes*. Ces différences atteignent leur maximum quand, en l'absence de racines, c'est le rhizome qui doit absorber les liquides du sol pour lui et pour la tige aérienne (*Psilotum*, *Trichomanes*, *Corallorhiza*, *Epipogon*) ; il se couvre alors de poils absorbants analogues aux poils radicaux et ses feuilles avortent en ne laissant que de faibles traces de leur présence.

De même les branches submergées, également privées de stomates, ont des caractères propres et souvent une structure spéciale, qu'on ne retrouve pas dans les branches aériennes de la même tige.

Différenciation dans chaque milieu en rapport avec des fonctions spéciales. — Si l'on considère l'ensemble des branches qui s'étendent dans le même milieu, ensemble qui peut embrasser la plante tout entière si ce milieu est l'air, on y remarque des différences, qui se produisent dans diverses directions et qui correspondent à une adaptation pour tout autant de fonctions spéciales. Nous devons nous borner à signaler les principales, en insistant surtout sur celles que présente le système aérien.

Branches bilatérales. — C'est déjà une différenciation, quand certaines branches de la tige, se développant de manière à n'avoir qu'un seul plan de symétrie, deviennent bilatérales ou dorsiventrales (voir p. 25). Les Conifères, les arbres dicotylédonés, les tiges rampantes ou grimpantes (Monstérinées, Lierre, Courge, certains *Begonia*, etc.) en offrent de nombreux exemples. Sur ces branches bilatérales on observe souvent une inégalité de croissance entre les deux faces différentes, d'où résulte une courbure de nutation. Tantôt c'est la face supérieure qui s'accroît le plus et la flexion a lieu vers le bas ; la branche est épïnastique (Tilleul, Poirier, Fraisier, Nummulaire, etc.). Tantôt, au contraire, la croissance prédomine sur la face inférieure, la flexion s'opère vers le haut ; la branche est hyponastique (Prunier, Orme, Coudrier, Épicéa, etc.) (voir p. 26).

Rameaux courts. — C'est encore une différenciation, quand dans les Sélaginelles un bras de chaque dichotomie demeure beaucoup plus faible que l'autre, ou quand dans beaucoup de nos arbres, Hêtre, Bouleau, Mélèze, etc., certaines branches, tout en continuant de croître chaque année, n'allongent pas leurs entre-nœuds et ne se ramifient pas, pendant que la branche ordinaire qui les porte allonge beaucoup les siens et se ramifie abondamment. Cette disposition, en permettant aux arbres d'avoir longtemps leurs longues branches garnies de feuilles, influe beaucoup sur leur aspect général, sur leur port.

La différence est plus grande si, comme dans le Fraisier et les plantes analogues (*Ægopodium podagraria*, etc.), les branches à longs entre-nœuds ne portent que des feuilles rudimentaires, laissant les rameaux courts porter les feuilles parfaites. Dans le langage vulgaire on appelle *coutants* ou *stolons* ces longues branches nues qui courent au loin sur le sol. Elle est encore plus marquée dans les Pins, où les rameaux courts cessent promptement de croître et sont seuls à porter des feuilles parfaites, seuls foliifères, tandis que les branches longues ont une croissance indéfinie et ne produisent que des feuilles imparfaites.

Rameaux foliacés. — La différenciation est plus profonde encore dans l'Asperge et le Petit-Houx (*Ruscus*). Là toutes les feuilles portées par les longues branches sont imparfaites, mais les rameaux courts n'en portent pas du tout, car ils ne forment que leur premier entre-nœud et cessent aussitôt de s'allonger. Dans l'Asperge il se fait, à l'aisselle de chaque feuille imparfaite, un bouquet de ces petits rameaux sans feuilles qui ont la forme d'aiguilles; dans le Petit-Houx il ne s'en forme qu'un seul, mais il est aplati en lame, de façon à simuler une feuille. Dans les deux cas, ces rameaux pourvus de chlorophylle et doués d'une grande surface jouent dans la transpiration et dans la décomposition de l'acide carbonique le rôle des feuilles, comme ils en prennent l'aspect; aussi les appelle-t-on souvent *rameaux foliacés*. Entre le rameau foliifère du Mélèze qui porte un bouquet de feuilles en aiguille et le bouquet de rameaux foliacés en forme d'aiguilles de l'Asperge, ou bien encore entre le rameau foliifère du *Pinus monophylla*, qui ne porte qu'une seule feuille parfaite à son sommet, et le rameau foliacé du *Ruscus* qui ne porte pas de feuille du tout, mais qui ressemble lui-même à une feuille, il y a sans doute une grande différence morphologique; mais, au point de vue physiologique, les deux dispositions ont la même valeur.

Rameaux-vrilles. — La plupart des plantes dites grimpanes s'accrochent aux supports par des filaments simples ou rameux, enroulés en spirale, qu'on appelle des *vrilles*. Ces vrilles sont parfois empruntées à la tige, dont elles sont des branches plus ou moins différenciées.

Quelquefois c'est une branche végétative non modifiée qui saisit le support et fait office de vrille (*Securidaca*). Ailleurs, c'est l'extrémité d'une branche ordinaire qui se transforme et devient une vrille (*Helinus*). Ou bien c'est toute une branche modifiée, mais pouvant encore, si elle ne trouve pas à se fixer, reprendre le caractère des branches végétatives (certaines Papilionacées). Ailleurs enfin la différenciation est définitive, et la branche sert exclusivement à grimper (*Strychnos*, *Caulotretus*). Dans les Passiflores, par exemple, c'est un rameau axillaire dépourvu de feuilles et non ramifié qui constitue la vrille. Il en est de même dans les Sapindacées (*Cardiospermum*, *Serjania*, *Paullinia*), ainsi que dans le

Brunnichia, une Polygonée, et dans le *Modecca*, une Papayacée. Dans la Vigne et dans la Vigne-vierge, c'est la branche la plus faible de chaque dichotomie qui forme une vrille (voir p. 275). Cette branche porte de petites feuilles rudimentaires à l'aisselle desquelles elle se ramifie. On expliquera plus loin le mode d'enroulement de ces diverses vrilles et comment elles attachent solidement la tige à son support.

Rameaux-épines. — Dans le Prunellier (*Prunus spinosa*) et dans l'Aubépine (*Crataegus oxyacantha*) certaines branches feuillées, cessant tout à coup de s'allonger, se terminent par une pointe dure et ligneuse, qu'on appelle une *épine* ; ou bien encore certains rameaux courts, sans produire de feuilles, deviennent tout entiers des épines situées à l'aisselle des feuilles. Ailleurs c'est tout un système de branches qui se transforme en une épine rameuse, comme dans les *Gleditschia*. Tantôt l'épine principale porte de vraies feuilles, au moins à sa base (*Gl. triacanthos*) ; tantôt elle ne forme dans toute sa longueur que des feuilles rudimentaires (*Gl. ferox*).

La culture diminue le nombre des épines en les développant, par une nourriture plus abondante, en branches feuillées ordinaires.

Rameaux-tubercules. — Aussi bien sur les parties souterraines ou submergées de la tige que sur ses parties aériennes, on voit souvent certaines branches se renfler en tubercules, et cela de diverses manières.

Tantôt c'est un rameau grêle qui, à un moment donné, renfle son extrémité sur l'espace de plusieurs entre-nœuds, comme on le voit sur les branches souterraines de la Pomme de terre, du Topinambour, de l'*Oxalis crenata*, sur les branches submergées de la Sagittaire où le renflement comprend les deux derniers entre-nœuds, etc. Outre son bourgeon terminal, le tubercule porte alors plusieurs bourgeons latéraux.

Tantôt c'est un simple entre-nœud qui renfle sa portion supérieure, comme sur les branches souterraines de l'*Apios tuberosa*. Chaque tubercule ne porte alors qu'un seul bourgeon vers son sommet, le bourgeon axillaire de la feuille au-dessous de laquelle il s'est développé. Dix à quinze de ces tubercules peuvent se succéder le long de la même branche, séparés par des portions restées grêles ; ils augmentent de grosseur de la base jusque vers le milieu, puis diminuent de nouveau et la branche se termine par une portion grêle.

Dans la Carotte, la Betterave, le Radis, etc., l'entre-nœud inférieur de la tige primaire se tuberculise seul et dans toute sa longueur. Ce renflement continue directement celui de la racine primaire, qui chez ces plantes se tuberculise aussi, comme on sait, dans sa région basilaire. Le tubercule a donc ici une double origine morphologique ; il est formé par les bases renflées et confondues de la tige et de la racine primaires.

Ailleurs, c'est la base de chaque branche qui se renfle sur un certain nombre d'entre-nœuds, comme on le voit dans l'air pour certaines Orchidées épidendres (*Maxillaria*, etc.), dans la terre pour le Safran (*Crocus*) et le Glaïeul (*Gladiolus*). Ou bien c'est une branche entière qui se tuberculise dans toute son étendue, comme on le voit dans l'air chez certaines Cactées (*Echinocactus*, etc.), dans la terre chez les *Cyclamen* où le tubercule est aplati en forme de gâteau, chez les *Dioscorea* où il est allongé en forme de massue, chez les *Arum*, chez les *Nymphaea Lotus* et *cærulea*, etc.

Ailleurs encore c'est un bourgeon axillaire qui, sans s'allonger en branche pour le moment, se renfle tout entier en un petit tubercule arrondi, comme on le voit sur les branches souterraines du *Saxifraga granulata*, sur la base souterraine, elle-même déjà renflée en tubercule, de la tige des *Crocus* et *Gladiolus*, et sur la tige aérienne de divers *Dioscorea* (*D. bulbifera*, etc.).

La plupart de ces tubercules se détachent, à un moment donné, du corps de la plante. Plus tard, en formant des racines adventives et en allongeant leurs bourgeons normaux, ils régénèrent autant d'individus nouveaux. Ils conservent donc et multiplient le végétal.

Rameaux reproducteurs. — Dans les plantes pourvues de tiges, les organes reproducteurs sont des poils différenciés. Ces poils sont portés, tantôt directement par la tige, tantôt par des feuilles insérées sur elle.

Dans le premier cas, dont les Mousses sont un exemple, il arrive souvent que les rameaux qui produisent au voisinage de leur sommet ces poils reproducteurs, prennent des caractères différents de ceux des rameaux ordinaires. Ils se différencient pour la reproduction. Ainsi, par exemple, la tige du *Tetraphis pellucida* qui porte les propagules à son extrémité se modifie dans sa région terminale (fig. 92). Les premières feuilles y sont plus petites et plus écartées que les feuilles ordinaires; les dernières se développent, au contraire, davantage et forment, autour du sommet, une cupule qui enveloppe et protège les poils reproducteurs.

Dans le second cas, qui comprend toutes les plantes vasculaires, la différenciation des poils retentit fréquemment sur la feuille qui les produit, ainsi qu'on le verra plus tard. Souvent même, comme dans la plupart des Phanérogames, elle étend plus loin son action et imprime aux rameaux qui portent les feuilles reproductrices, feuilles dont l'ensemble porte ici le nom de fleur, des caractères spéciaux qui les différencient plus ou moins profondément par rapport aux rameaux ordinaires.

Logiquement, ce serait donc ici le lieu d'expliquer comment les rameaux floraux des Phanérogames diffèrent des rameaux végétatifs, par leur forme, leur croissance, leur mode de ramification, etc. Mais comme leur différenciation est étroitement liée à celle des feuilles, qui

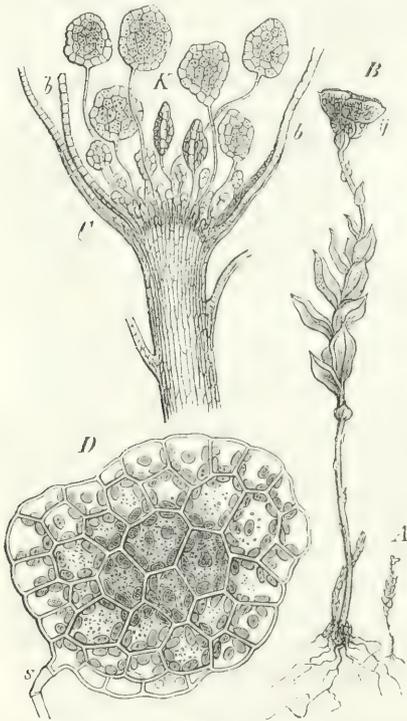


Fig. 92 — Tige de Mousse (*Tetraphis pellucida*) portant des propagules au sommet: A, de grandeur naturelle; B, grossie; y, cupules entourant les propagules; C, section longitudinale à travers la région terminale reproductrice; z, les larges feuilles de la cupule; b, poils renflés au sommet en propagules, à divers états de développement; D, un propagule mûr, grossi 500 fois (Sachs).

etc. Mais comme leur différenciation est étroitement liée à celle des feuilles, qui

la provoque, c'est plus loin seulement qu'il sera utile de l'étudier. Il suffit que nous en ayons ici marqué la place dans le plan de la Morphologie externe.

§ 6

Divers modes de végétation de la tige.

Sachant comment la tige croît, comment elle se ramifie, d'où elle tire son origine et comment elle se différencie, appliquons ces notions générales à l'étude des diverses allures qu'elle prend, des divers modes de végétation qu'elle affecte dans le milieu extérieur où elle se développe.

Direction et situation diverses. — Considérons d'abord le cas où le système ramifié de la tige, enraciné au sol par sa base, se développe tout entier dans l'air. Il arrive souvent que la tige primaire, normale ou adventive, peu importe, est et demeure verticale, trouvant en elle-même la force nécessaire pour supporter le poids de ses branches et de ses feuilles. Elle est *dressée*, comme dans les arbres de nos forêts. Ailleurs la tige est trop faible pour se soutenir elle-même. Alors, ou bien elle s'élève en s'accrochant à quelque support étranger, soit par des racines-erampons, comme dans le Lierre, soit avec des aiguillons crochus, comme dans la Ronce et le Rosier, soit à l'aide de filaments enroulés qu'on nomme des vrilles, comme dans la Vigne; elle est *grimpante*. Ou bien elle s'enroule tout entière, elle et ses branches de divers ordres, autour d'un support ou d'une autre tige, comme dans le Liseron et le Houblon; elle est *volubile*. Ou bien enfin ne pouvant ni s'accrocher ni s'enrouler, elle retombe sur le sol, à la surface duquel elle développe ses ramifications, en y enfonçant de nombreuses racines adventives; elle est *rampante*, comme dans le Fraisier ou la Véronique officinale.

Souvent la tige étend et développe ses ramifications mi-partie dans la terre où elles rampent horizontalement, mi-partie dans l'air où elles se dressent. Toute la partie souterraine, et c'est souvent la plus grande, constitue le *rhizome*, comme dans les Prêles, le Muguet, le Chiendent, la Pomme de terre, etc. Quand la tige dressée est renflée en un tubercule à sa base, ce tubercule est ordinairement souterrain, et les branches qui en émanent conservent aussi leur base sous la terre (*Crocus, Gladiolus, Cyclamen*, etc.).

Ailleurs, la tige étend ses branches mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air. Parfois même elle vit tout entière dans l'eau (*Chara*), ou n'envoie dans l'air que de petits rameaux florifères (*Potamogeton*). Enfin la tige se développe quelquefois dans trois milieux différents. Son rhizome s'étend horizontalement dans le sol d'un étang; ses branches dressées se ramifient dans l'eau, et enfin envoient dans l'air quelques-uns de leurs rameaux supérieurs. Il en est ainsi dans le Nénuphar, la Sagittaire et autres plantes aquatiques.

Végétation des tiges dressées. — Quand la tige dressée a une croissance indéfinie, une consistance ligneuse et une longue durée, comme celle des arbres de nos forêts, à mesure qu'elle élève son sommet, elle se modifie à sa base et sa forme change. C'est d'abord un cône appuyé sur le sol, que touchent presque les

longues branches inférieures horizontales, comme dans les Sapins. Mais plus tard ces branches meurent, tombent, et le dépérissement envahissant peu à peu les branches les plus âgées, de la base au sommet, la tige se trouve dégarnie dans une longueur de plus en plus grande. Cette portion dégarnie c'est le *tronc*, et l'ensemble des branches qu'elle porte au sommet c'est la *cime* de l'arbre.

La proportion relative du tronc et de la cime, et surtout la forme de celle-ci, varient suivant les arbres. C'est un des éléments les plus caractéristiques de leur port. Les uns ont la cime arrondie comme le Chêne et le Hêtre; d'autres l'ont étroite et élancée comme le Peuplier d'Italie, ou triangulaire comme les Épicéas et la plupart des Pins, ou aplatie en parasol comme le Pin pignon. Cet aplatissement atteint son maximum dans certaines Bombacées de l'Amérique du Sud (*Eriodendron*, *Chorisia*) dont le tronc, énorme en hauteur et en épaisseur, supporte une cime très large et très surbaissée en forme de toit, réduite souvent à un seul étage de branches. Les arbres dits *pleureurs* font retomber vers le sol les branches de leur cime, et cela de deux manières différentes. Le Saule pleureur (*Salix babylonica*) laisse pendre ses long rameaux flexibles; le Frêne pleureur, le Sophora pleureur courbent vers le bas leurs branches rigides.

Ce ne sont pas seulement leurs branches les plus âgées que les arbres perdent peu à peu. Il s'en sépare aussi chaque année de jeunes rameaux à la périphérie de la cime. Ce sont d'abord tous les rameaux florifères, dont les derniers meurent après la maturation des fruits. Ce sont aussi, dans certains cas, des rameaux feuillés qui se détachent avec leurs feuilles, soit à la fin de leur première année comme dans le Cyprès-chauve (*Taxodium distichum*), soit après plusieurs années comme dans les Pins.

Végétation des tiges volubiles (1). — Il y a des tiges volubiles de consistance herbacée et qui périssent chaque année, tout entières (*Ipomœa*), ou seulement dans toute leur région aérienne (*Boussingaultia*). D'autres sont ligneuses et persistantes (*Aristolochia Siphon*, *Menispermum*, etc.); c'est à ces dernières que s'applique le nom de *lianes*.

Composées de longs entre-nœuds, ces tiges ont la faculté de s'enrouler en hélice autour des supports dressés qu'on leur présente, pourvu qu'ils soient suffisamment minces. Cet enroulement est une conséquence directe de la circumnutation dont ces tiges sont douées au plus haut degré, et cette nutation résulte à son tour, comme on l'a vu, d'un allongement inéquilatéral.

Sens de l'enroulement. — Le sens de l'enroulement est en général constant dans la même espèce. La plupart des tiges volubiles s'enroulent à droite, c'est-à-dire de gauche à droite en montant quand on a le support devant soi; tels sont le Liseron (*Convolvulus sepium*), le Volubilis (*Ipomœa purpurea*), le Haricot (*Phaseolus vulgaris*), les *Aristolochia Siphon*, *Thunbergia fragrans*, *Jasminum gracile*, *Asclepias carnosa*, *Menispermum canadense*, etc. Un petit nombre seulement s'enroulent à gauche, comme le Houblon (*Humulus Lupulus*), le Chèvrefeuille

(1) L. Palm : *Ueber das Winden der Pflanzen*. Stuttgart, 1827. — H. v. Mohl : *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*. Tübingen, 1827. — Dutrochet : *Recherches sur la volubilité des tiges* (Comptes rendus, XIX, p. 295, 1844). — Ch. Darwin : *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpanes*, 1865. Trad. française, p. 5, 1877. — De Vries : *Zur Mechanik der Bewegungen der Schlingpflanzen* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 517, 1875).

(*Lonicera Caprifolium*), les *Tamus communis* et *elephantipes*, les *Polygonum Convolvulus* et *scandens*, etc.

Les divers espèces d'un même genre enroulent ordinairement leur tige dans le même sens. Cependant le *Dioscorea Batatas* est volubile à gauche, tandis que les *D. sativa*, *villosa*, *discolor*, etc., sont volubiles à droite.

Il arrive aussi, comme dans la Douce-amère (*Solanum Dulcamara*), que le sens de l'enroulement, constant d'ailleurs dans toute l'étendue de la tige, varie d'une plante à l'autre dans la même espèce. Bien plus, la même tige peut quelquefois s'enrouler d'abord dans un sens, puis dans le sens opposé (*Loasa aurantiaca*, *Hibbertia dentata*, *Scyphanthus elegans*).

L'enroulement est précédé d'une circummutation et accompagné d'une torsion dans le même sens. — Les premiers entre-nœuds d'une tige volubile, qu'ils soient issus d'une graine (*Phaseolus*), d'un rhizome (*Convolvulus*) ou d'une tige ligneuse aérienne (*Aristolochia*), ne s'enroulent pas; ils croissent en ligne droite et sans support. Les entre-nœuds suivants s'enroulent, au contraire. Ils s'allongent d'abord beaucoup, se penchent latéralement par leur propre poids et c'est dans cette position inclinée que la circummutation commence à s'y opérer énergiquement.

Ordinairement deux ou trois des plus jeunes entre-nœuds se trouvent à la fois en mouvement révolutif, et comme ils sont à divers états de croissance, la flexion du plus âgé ne coïncide pas le plus souvent avec celle du plus jeune. La courbure de la région mobile tout entière n'est donc ordinairement pas un arc simple, mais une sorte d'S très allongé, dont les diverses parties ne sont pas dans le même plan. A mesure que de nouveaux entre-nœuds sortent du bourgeon et s'allongent, ils commencent leur mutation; en même temps le troisième ou quatrième entre-nœud, à partir du bourgeon, cesse de tourner et se redresse. C'est alors que se manifeste en lui une autre inégalité, à la suite de laquelle il se tord, jusqu'à ce qu'enfin sa croissance s'éteigne complètement. La torsion est donc consécutive de la mutation. Dans toutes les tiges volubiles, le sens de la circummutation et de la torsion est le même que le sens de l'enroulement autour du support.

Le mouvement révolutif conserve souvent, dans la même plante et à égalité de conditions extérieures, une grande uniformité. Pour ce qui est du temps nécessaire à l'accomplissement d'une révolution dans des conditions favorables, on s'en fera une idée par les nombres suivants: *Scyphanthus elegans*, 1^h.17; *Akebia quinata*, 1^h.50; *Convolvulus sepium*, 1^h.42; *Phaseolus vulgaris*, 1^h.57; *Adhadota cydoniæfolia*, 48^h.

Mécanisme de l'enroulement. — Supposons que la circummutation, par laquelle la tige tâte pour ainsi dire dans tous les sens l'espace environnant, amène sa région terminale à toucher par quelque point de sa face interne un support dressé. Empêchée désormais de se mouvoir, la partie libre s'accroît par la suite en une hélice ascendante. Si le support n'est pas trop gros, c'est lui qui forme l'axe de cette hélice, c'est autour de lui que la tige s'enroule. Mais la fixation qui met obstacle au mouvement révolutif et le transforme en une hélice ascendante peut s'obtenir artificiellement, et la présence d'un support interne n'est nullement nécessaire. On peut, par exemple, poser un support contre la face externe de la région mobile et l'y fixer en un point par de la gomme, pour

que la tige ne s'en écarte pas. L'enroulement spiralé se produit alors absolument comme dans le cas ordinaire : seulement le support est situé en dehors de l'hélice, qui est vide. Il n'est pas rare d'ailleurs d'observer dans la nature un pareil enroulement libre, n'embrassant aucun support : il en est ainsi, par exemple, quand une tige volubile enroulée autour d'un tuteur vient à en dépasser le sommet.

Les premiers tours d'une tige enroulée autour d'un support, surtout s'il est mince, ne le touchent ordinairement pas ; ils sont lâches et surbaissés. Les tours plus âgés, au contraire, s'appliquent étroitement contre le support : ils sont étroits et élancés. L'étroit embrassement du support par la tige volubile n'est donc qu'un résultat ultérieur et provient de ce que les tours, d'abord lâches, se resserrent plus tard. Ce fait, fondamental pour l'intelligence du mécanisme de l'enroulement, est mis hors de doute par l'étude des tiges enroulées sans support interne. Là aussi les tours sont d'abord lâches et surbaissés ; par les progrès de l'âge, ils deviennent plus étroits et plus élancés, jusqu'à ce qu'enfin la portion de tige considérée se prolonge en ligne droite. Il ne reste alors, de chaque tour de spire, qu'un tour de torsion. Il n'est pas impossible que ce redressement des tours, d'abord surbaissés et presque horizontaux, soit provoqué par le géotropisme.

S'il y a un support au centre de l'hélice, c'est ce redressement continu et progressif qui, fixant toujours solidement contre lui la base de la région terminale, empêchera constamment cette région d'accomplir sa circumrotation normale. Le sommet continuera donc toujours de s'accroître en hélice et de s'enrouler en montant autour du support. Si l'on retire tout à coup le support après qu'il s'est formé autour de lui quelques tours lâches et surbaissés, la tige conserve quelque temps sa forme spiralée, mais ensuite elle se redresse et recommence de nouveau son mouvement révolutif.

On voit aussi qu'à chaque tour d'hélice de la tige autour du support, correspond un tour de torsion de l'entre-nœud autour de son axe.

Épaisseur maxima du support. — On peut admettre qu'il y a pour chaque espèce, un maximum d'épaisseur du support, pour lequel l'enroulement est encore possible. Le support ne devra pas être beaucoup plus gros que la largeur des tours que la tige est capable de former en l'absence de tout support. S'il en est autrement, le sommet s'enroulera d'abord en dehors et à côté du support trop large, puis peu à peu cet enroulement s'effacera, comme on l'a vu.

La volubilité est indépendante de la radiation. — Le mouvement révolutif des tiges volubiles, et par conséquent l'enroulement qui résulte de son empêchement, sont des résultats immédiats d'une croissance inégale. Ils s'opèrent par suite avec d'autant plus d'énergie que les conditions extérieures sont plus favorables à la croissance et que celle-ci est plus active, en d'autres termes, que la nutrition est plus abondante et la température plus voisine de son optimum. La nutrition des plantes vertes étant influencée par la radiation, on comprend que certaines d'entre elles perdent leur volubilité en s'étiolant par un séjour prolongé à l'obscurité. Il en est ainsi, par exemple, dans le *Dioscorea Batatas* (1).

(1) Duchartre : Comptes rendus, LXI, p. 1142, 1865. — De Vries : *loc. cit.*, p. 528, 1875.

La radiation est pourtant sans action directe sur la volubilité, comme elle est sans influence directe sur la circummutation. A l'obscurité, le Volubilis et le Haricot, par exemple, s'enroulent autour des supports tout aussi bien qu'à la lumière. Le *Dioscorea Batatas* lui-même, placé à l'obscurité, y continue tout d'abord à s'enrouler. C'est plus tard seulement, et comme une conséquence de son étiolement, qu'il perd sa nutation tournante.

Végétation des tiges grimpantes (1). — Chez quelques plantes la tige grimpe à l'aide de crochets, qui çà et là hérissent sa surface. Il en est ainsi, par exemple, dans le Gratteron (*Galium Aparine*), où les crochets sont de simples poils rigides et arqués, ainsi que dans les Roncees, les Rosiers et certains Palmiers (*Calamus*, etc.), où les crochets sont des émergences acérées et recourbées vers le bas.

Chez d'autres la tige grimpe avec des racines adventives, modifiées en crampons. Le Lierre (*Hedera Helix*) en est l'exemple le plus connu : mais le *Marcgravia umbellata* et certains Figuiers (*Ficus repens*, *barbatus*, etc.) se comportent comme lui. A l'endroit où la racine du *Ficus repens* et du *Marcgravia umbellata* presse le support, une lame de verre par exemple, elle sécrète un liquide visqueux, qui en se desséchant lentement y détermine une adhérence intime. La racine est alors comme cimentée au support.

Bien plus souvent la tige grimpe en s'accrochant par des filaments enroulés en spirale, par des vrilles. Ce sont parfois (on l'a vu p. 280) des portions de tige ou des branches différenciées, comme dans la Vigne et la Passiflore, plus fréquemment des feuilles ou parties de feuilles différenciées, comme dans la Courge et la Gesse. Dans la Capucine et la Clématite, c'est le pétiole même d'une feuille ordinaire, dans la Fumeterre, c'est la feuille normale tout entière qui fait fonction de vrille. Quelle que soit cette origine, sur laquelle nous aurons à revenir plus loin à propos des feuilles, les vrilles se comportent toujours de la même manière dans la végétation des plantes grimpantes, et nous avons à étudier ici ce mode d'action.

Sensibilité des vrilles à la pression. — Quand la vrille, complètement sortie du bourgeon, a acquis environ les trois quarts de sa dimension définitive, elle est encore étendue en ligne droite. A ce moment l'extrémité de la branche qui la porte accomplit d'ordinaire une circummutation active et la vrille elle-même est douée de mouvements révolutifs, sans torsion toutefois. En même temps elle croît rapidement. Il suffit d'une légère pression pour modifier cette croissance, la diminuer sur la face touchée, l'augmenter au contraire du côté opposé, et pour déterminer en conséquence dans la vrille, au point de contact, une courbure concave, qui se propage ensuite vers le haut et vers le bas. En un mot, la vrille est sensible à la pression.

Le degré de sensibilité de la vrille varie suivant les plantes. Il suffit parfois d'une pression d'un milligramme pendant 25 secondes (*Passiflora gracilis*) pour provoquer la courbure; ailleurs il faut une pression de 5 à 4 milligrammes

(1) Darwin : *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*, 1865. Trad. française, p. 105, 1877. — De Vries : *Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 502, 1874).

pendant 50 secondes (*Sicyos*) ; le *Dicentra thalictrifolia* exige une demi-heure, les *Smilax* plus d'une heure, l'*Ampelopsis* plus longtemps encore.

D'autre part en traçant des divisions équidistantes sur la vrille encore droite et les mesurant de nouveau après la courbure, on s'est assuré que l'allongement est plus petit sur la face pressée, plus grand sur la face opposée, que dans les régions de la même vrille situées au-dessous et au-dessus, et demeurées droites.

Ainsi, par exemple, dans une vrille de Courge (*Cucurbita Pepo*) l'accroissement, pour chaque intervalle primitif de 1 millimètre, a été : sur la face convexe de 1^{mm}.4, sur la face concave de 0^{mm}.1 ; l'accroissement moyen de la région demeurée droite était dans le même temps de 0^{mm}.2.

Mécanisme de l'enroulement des vrilles.

— Ceci posé, il est facile de comprendre le mécanisme de l'enroulement d'une vrille quelconque, celle de la Bryone, par exemple (fig. 95).

Il faut d'abord qu'elle soit amenée par quelque point de sa surface en contact direct avec un support. Ce résultat est atteint par le double mouvement révolutif de la branche et de la vrille elle-même ; grâce à cette ample et active circummutation, la vrille se trouve proménée tour à tour dans toutes les directions de l'espace et, s'il existe un support quelque part à sa portée, elle vient le toucher infailliblement. Ce contact établi, sous l'influence de la légère pression développée, la vrille se courbe et s'applique autour du support, pourvu qu'il ne soit pas trop mince. Par là de nouveaux points sont incessamment soumis à la pression, et l'effet se propageant, l'extrémité libre de la vrille s'enroule tout entière et solidement autour du support en y formant un nombre de tours d'autant plus grand que le premier point de contact se trouve plus rapproché de la base de la



Fig. 95. — *Bryonia dioica*. B, un fragment de tige d'où s'échappe, à côté du pétiole *b* et du bourgeon *k*, une vrille, dont la partie basilaire *u* est rigide et dont la portion supérieure *x* s'est enroulée autour d'une branche A. La longue région moyenne de la vrille, comprise entre la base *u* et l'attache *x*, s'est contractée en hélice en soulevant la tige B; *w*, *w'*, les points de rebroussement (Sachs).

vrille. Dès lors la tige grimpante est solidement attachée. Mais ce n'est pas tout.

Dans la région de la vrille située entre sa base et le point d'attache, l'influence de la pression se propage de haut en bas, et en conséquence cette portion libre s'enroule en tire-bouchon. Ce second effet s'accomplit 12 à 24 heures après la fixation : il a pour résultat de tirer en haut la tige grimpante, de la soulever et de la tendre sur son support. Il complète ainsi utilement le premier. Cette contraction en hélice de la portion libre de la vrille fixée a lieu d'abord dans un

sens, puis en sens contraire; si la vrille est longue avec des tours serrés, on y trouve jusqu'à 5 ou 6 points de rebroussement. C'est là tout simplement une nécessité mécanique, résultant de ce que le cordon est fixé aux deux bouts. Il faut bien que son enroulement ait lieu alternativement dans un sens et dans l'autre, pour que les torsions correspondantes puissent se neutraliser.

Un grand nombre de vrilles, très tendres au moment de l'enroulement, deviennent plus tard solides et ligneuses. Certaines s'épaississent même notablement.

L'enroulement des vrilles est donc la conséquence directe d'une modification amenée dans la croissance par une pression superficielle. Tout ce qui favorise la croissance : une température assez élevée, une humidité convenable, une nutrition abondante, en augmente l'énergie. Si toutes ces conditions sont remplies, la vrille se comporte à l'obscurité comme en pleine lumière. Elle y accomplit sa circumnutation, rencontre son support, enroule d'abord autour de lui son extrémité supérieure, puis contracte en tire-bouchon sa région inférieure.

Que deviennent les vrilles qui n'ont pas rencontré de support? Après quelques jours, ayant atteint leur dimension définitive, elles perdent à la fois leur nutation révolutive et leur sensibilité à la pression. Dans certaines plantes elles demeurent alors droites, s'atrophient et tombent (*Vitis*, *Ampelopsis*, *Bignonia*). Plus souvent, elles s'enroulent lentement en hélice du sommet à la base, et dans cet état se lignifient ou se dessèchent (Cucurbitacées, Passiflores). Cet enroulement spontané des vrilles libres est dû simplement à ce que la face supérieure s'y allonge encore pendant quelque temps, après que la face inférieure a déjà terminé sa croissance.

Une vrille ne s'enroule pas autour d'un support trop mince. On comprend, en effet, que la différence de longueur due à l'inégal accroissement des deux côtés de la vrille doit avoir une limite. Cette limite atteinte, si la courbure n'embrasse pas le support trop mince, la pression ne s'exerce pas sur de nouveaux points, l'effet ne se propage pas et bientôt la première flexion s'efface. Les vrilles très minces du *Passiflora gracilis* s'enroulent autour d'un fil de soie; il faut pour enrouler celles de la Vigne, qui ont environ 5 millimètres de largeur, un support de 5^{mm},5. D'une façon générale, il faut que le support ait au moins le diamètre de la vrille; les accroissements des deux faces opposées sont alors dans le rapport de 1 à 5.

On voit, en résumé, que le mécanisme de l'enroulement des vrilles est tout à fait différent de celui de l'enroulement des tiges volubiles.

Vrilles adhésives.— Certaines vrilles et au plus haut degré celles de la Vierge (*Ampelopsis hederacea*) et du *Bignonia caprolata* ont une propriété singulière. Tout d'abord, elles sont douées d'un fort héliotropisme négatif qui les dirige vers le mur ombragé par le feuillage ou, dans l'état sauvage, vers quelque paroi de rocher ou quelque tronc d'arbre. En même temps, grâce à leur active circumnutation, elles se livrent à des mouvements en divers sens, à des tâtonnements, pour ainsi dire. Une fois que les extrémités courbées de la vrille rameuse sont venues ainsi se poser et se presser contre l'obstacle, elles se gonflent, deviennent d'un rouge brillant et produisent chacune un disque aplati qui se soude

intimement avec le support (fig. 94). Deux à trois jours suffisent pour opérer ce gonflement et cette fixation. Il est probable que la pelote adhère d'abord par une mince couche de suc gommeux ou résineux sécrété à sa surface; mais l'adhérence doit principalement sa force à ce que le coussinet pénètre dans tous les creux du support et se moule sur toutes ses saillies.

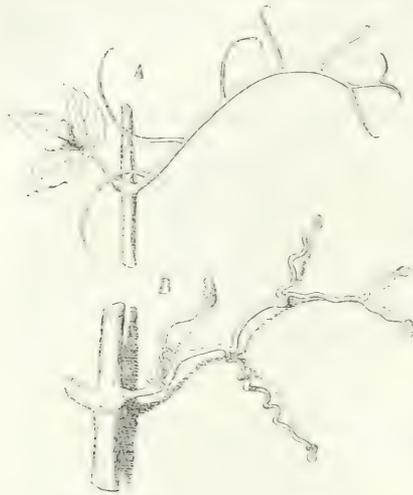


Fig. 94. — *Ampelopsis hederacea*. A, vrille rameuse encore libre, mais complètement développée, avec une jeune feuille du côté opposé de la tige; B, vrille plus âgée, plusieurs semaines après sa fixation à un mur, avec ses ramifications épaissies et contractées en spirale, et ses extrémités renflées en disques adhésifs. Les ramifications libres se sont flétries et détachées (d'après Darwin).

Une fois la fixation opérée, toute la vrille s'épaissit; en même temps, elle se contracte en spirale, ce qui attire vers le mur ou le rocher la portion de tige où elle est insérée; enfin elle se lignifie. L'hiver suivant, elle meurt: mais elle n'en continue pas moins à tenir solidement d'une part à la tige et de l'autre au support. Elle demeure ensuite dans cet état, quoique soumise à toutes les intempéries, pendant plus de 15 ans. Sa solidité et la force d'adhérence de ses disques est considérable. Une vrille pourvue de cinq disques peut, après dix ans, supporter un poids de 5 kilogrammes sans se briser ni se séparer du mur. Comme chaque branche

forme un grand nombre de ces vrilles, elle se trouve fixée au mur avec une force très grande, capable de soutenir le poids toujours croissant de la tige qui chaque année s'épaissit et se lignifie davantage. C'est ainsi que la Vigne-vierge grimpe sur les murs, sur les toits et qu'elle s'y élève à plus de quarante mètres de hauteur.

Toute vrille qui n'arrive pas à toucher un support, non seulement ne fait pas de pelotes adhésives, mais encore se dessèche, se réduit à un filament grêle, meurt et enfin se détache de la plante.

Végétation des tiges rampantes. — Dans le Fraisier (*Fragaria vesca*), la Nummulaire (*Lysimachia Nummularia*), le Lierre-terrestre (*Glechoma hederacea*), la Véronique officinale, et autres plantes semblables, la jeune tige s'élève d'abord verticalement un peu au-dessus du sol où elle enfonce sa racine terminale. Puis, trop faible pour se soutenir, elle se couche sur la terre soit à sa base seulement en gardant son sommet relevé, soit dans toute son étendue. Sur sa face inférieure et surtout aux nœuds, elle produit, de la base au sommet, des racines adventives qui la nourrissent directement. Aussi voit-on, et le plus souvent dès la troisième année, la racine terminale périr et avec elle la base de la tige, qui n'est plus nourrie désormais que par ses racines adventives. La tige continue ensuite à mourir graduellement en arrière avec les racines qu'elle porte, pendant qu'elle s'allonge sans cesse et produit de nouvelles racines en avant. La plante végète de la sorte indéfiniment, quoique la partie vivante de

sa tige n'ait jamais plus de trois à quatre années d'âge. En même temps, elle marche en quelque sorte à la surface du sol, en s'éloignant de plus en plus de son point de départ.

Pendant qu'elle s'allonge ainsi, la tige rampante se ramifie d'ordinaire, et ses branches de divers ordres se comportent comme elle. A mesure qu'elle se détruit en arrière, les branches qu'elle portait se trouvent mises en liberté ; la destruction progresse ensuite sur chaque branche dont elle isole les rameaux, et ainsi de suite. En rampant, la tige se fragmente donc peu à peu, se dissocie ; à un moment donné, elle n'est représentée que par ses multiples sommets, épars à la surface du sol. Chaque fragment, véritable marcotte naturelle, se suffit à lui-même et forme un individu complet. La plante se multiplie, par conséquent, en ne faisant pourtant pas autre chose, après tout, que se ramifier.

Végétation des rhizomes (1). — La plupart des rhizomes s'étendent horizontalement dans la terre et végètent dans sa profondeur comme on vient de voir que font les tiges rampantes à sa surface. Ils s'allongent et se ramifient par un bout, où ils se couvrent de racines adventives. Ils se détruisent en même temps par l'extrémité opposée, en dissociant leurs branches et leurs rameaux. Ils progressent, par conséquent, dans le sol en s'éloignant constamment de leur point de départ et, en marchant, ils se dissocient et se multiplient. Il en est quelques-uns qui se dirigent obliquement dans la terre (*Adora*, etc.). Ceux des Préses projettent même verticalement de haut en bas des branches qui s'enfoncent jusqu'à une profondeur considérable, pour s'étendre ensuite horizontalement.

Les rhizomes envoient verticalement dans l'air des tiges feuillées et florifères qui meurent chaque année. Ces tiges naissent de deux manières différentes et il en résulte pour le rhizome deux modes d'allongement.

Tantôt, comme dans le Chiendent (*Triticum repens*) et le Jonc-fleuri (*Butomus umbellatus*), la Primevère (*Primula officinalis*) et la Moschatelline (*Adora Moschatellina*), le rhizome s'allonge indéfiniment sans jamais sortir de terre. Les tiges dressées qui viennent à l'air y épanouir les feuilles et les fleurs sont des branches axillaires, nées sur les flancs du rhizome, qui en produit chaque année de nouvelles.

Tantôt, et bien plus souvent, c'est le sommet même du rhizome qui tout à coup se relève verticalement et vient étaler à l'air ses feuilles et ses fleurs. Cette portion verticale périt à la fin de l'année et le rhizome se trouve tronqué. Le bourgeon axillaire le plus proche de la cicatrice se développe alors en une branche horizontale qui prolonge la tige et, au printemps suivant, redresse dans l'air son extrémité. A l'automne cette extrémité périt à son tour en laissant une nouvelle cicatrice ; le bourgeon le plus proche s'allonge de même en une branche qui prolonge le rhizome ; et ainsi de suite. En un mot, il se forme un sympode, non pas, comme nous l'avons vu dans le Tilleul par exemple, parce que le bourgeon terminal avorte, mais parce que toute la partie supérieure de la tige se détruit chaque année. Si les cicatrices sont bien apparentes, on pourra sur un pareil

(1) Innisch : *Morphologie der Knollen- und Zwiebelgewächse*, Berlin, 1850. *Beiträge zur Morphologie der Pflanzen*, Halle, 1854-1856. Divers mémoires dans *Botanische Zeitung* et *Flora*.

rhizome compter le nombre d'années qu'il a vécu avant de se détruire par sa base. La chose est des plus faciles avec le *Polygonatum* (*P. vulgare*, *P. multiflorum*),

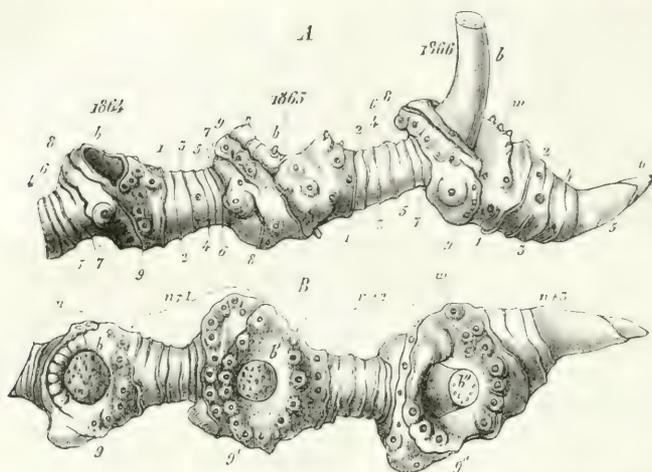


Fig. 95. — *Polygonatum multiflorum*. Portion antérieure, comprenant quatre années, d'un rhizome beaucoup plus long : A, de profil ; B, de face. Les racines adventives sont coupées et leur place se reconnaît aux petites marques arrondies. 1864, 1865, 1866 sont les années où les articles du sympode marqués sont développés ; *b*, *b'*, *b''*, sont les cicatrices correspondantes.

Végétation des tiges tuberculeuses. — Le tubercule du Safran (*Crocus*), du Glaïeul, du Colchique, végète en sympode comme le rhizome du Sceau-de-Salomon.

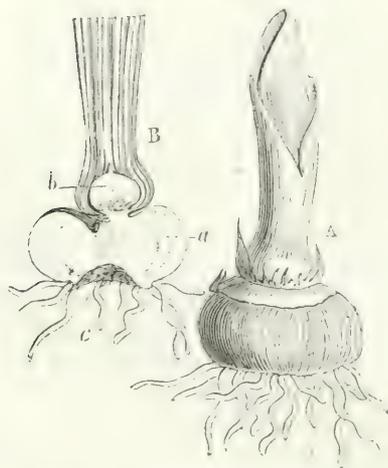


Fig. 96. — *Crocus sativus*. A, tubercule portant son bourgeon axillaire en voie de développement ; B, le même coupé en long ; a, tubercule ancien ; b, tubercule de remplacement ; c, racines adventives.

qui doit à ses cicatrices ou empreintes très nettes le nom de Sceau-de-Salomon. Son rhizome est représenté fig. 95. Les feuilles y sont distiques et c'est toujours à l'aisselle de la neuvième, située alternativement à droite et à gauche, que se développe le bourgeon de prolongement. La ramification est donc une cymose unipare hélicoïde.

Au printemps il produit, à l'aisselle d'une de ses tuniques membraneuses, une branche aérienne, feuillée et florifère (fig. 96). Cette branche se renfle à sa base et forme un tubercule nouveau qui se superpose au tubercule épuisé qui l'a produite ; elle meurt plus tard jusqu'au niveau du renflement. Celui-ci se comporte, au printemps prochain, comme le précédent. Les tubercules se succèdent donc en sympode, et la seule différence avec le Sceau-de-Salomon est que le tubercule formé une année se détruit l'année suivante. Le sympode ne comprend donc jamais que deux articles à la fois.

Outre ce tubercule de remplacement, il se fait en même temps à sa base, à l'aisselle de ses feuilles inférieures, un certain nombre de petits tubercules, qui n'arriveront à fleurir qu'après deux ou trois ans. Par eux s'opère la ramification idéale du sympode et, comme ils se séparent chaque année, la multiplication de la plante.

Dans nos Orchidées indigènes, où le tubercule est formé de racines concrecentes, les choses se passent de même, à une différence près. A la fin de chaque période végétative, après que le bourgeon destiné à l'année suivante a constitué un vigoureux tubercule, la branche de l'année meurt tout entière, y compris sa portion basilaire, et se trouve détruite par la putréfaction. Il ne se forme plus de sympode, ou plutôt le sympode ne comprend jamais qu'un seul article à la fois. Il n'en est pas moins vrai que le développement des bourgeons souterrains est sympodique. En outre, le sympode idéal serait ici une cyme unipare scorpioïde.

Durée de la tige. — Chez un grand nombre de plantes, la tige meurt tout entière à la fin de sa première année d'existence; ces plantes sont *annuelles*, comme le Blé et les autres Céréales, le Pavot, le Grand-Soleil, le Ricin, la Belladone, etc. Chez d'autres, la tige vit deux ans; elle ne fructifie alors que la seconde année, puis meurt complètement; ce sont des plantes *bisannuelles*, comme la Carotte, la Betterave. Chez d'autres encore, la tige végète un certain nombre d'années, au bout desquelles elle fructifie pour la première fois et meurt aussitôt après; tels sont l'Agave et le Bambou.

Toutes ces plantes peuvent être désignées ensemble comme *monocarpiques*, ne fructifiant qu'une seule fois. Toutes celles qui, au contraire, ne périssent pas après leur première fructification, sont *vivaces* ou *polycarpiques*. La durée de la tige y est indéfinie. Elle se détruit, il est vrai, continuellement, mais aussi elle se répare sans cesse.

Pourtant il y a une différence. Si, comme dans les arbres, la tige vivace est dressée, les jeunes branches et les jeunes racines, c'est-à-dire les parties où se concentre la vie actuelle et où se prépare la végétation à venir, vont sans cesse s'éloignant de la surface du sol, les premières vers le haut, les autres vers le bas. Leur communication, indispensable à la vie, devient donc de plus en plus difficile: à une certaine limite leur croissance languit, puis s'éteint peu à peu. Aussi les arbres ont-ils une vie, souvent très longue il est vrai, mais dont le terme est fatal.

Il n'en est pas de même pour les plantes rampantes ou à rhizome. Ici les rapports entre les branches et les racines demeurent indéfiniment ce qu'ils étaient au début: d'attre part le sol ne saurait être épuisé par elles, puisqu'elles y progressent toujours. Il n'y a ici, semble-t-il, aucune raison de croire que la vie de la tige ait un terme quelconque.

Dimension de la tige. — Haute à peine de quelques millimètres dans certaines Mousses, comme les *Phascum*, la tige acquiert plus de 120 mètres de hauteur dans les *Eucalyptus* d'Australie et dans le *Sequoia gigantea* de Californie, plus de 500 mètres de longueur dans certaines lianes des contrées tropicales, dans le Rotang, par exemple. Son diamètre varie depuis moins d'un millimètre dans certaines Mousses ou dans la Cuscute, jusqu'à 10 et 12 mètres dans le Baobab (*Adansonia digitata*) de la Sénégambie et dans le Cyprès-chauve (*Taxodium distichum*) du Mexique.

SECTION II

PHYSIOLOGIE DE LA TIGE

La fonction essentielle de la tige est de produire et de porter, d'une part les racines, d'autre part les feuilles. Elle est la source et demeure le lien de ces deux sortes de membres ; c'est en elle qu'ils puisent d'abord les matériaux de leur édification, et c'est par elles qu'ils échangent plus tard les produits de leur activité. Si, comme dans les Mousses et quelques autres plantes, la tige ne forme pas de racines, elle porte du moins à sa base des poils absorbants et c'est entre ces poils et les feuilles qu'elle sert de lien.

Pour remplir cette triple fonction de nourrice, de soutien et de transport, la tige prend une structure que nous aurons à étudier plus tard, et c'est alors seulement que nous pourrons bien comprendre les fonctions essentielles de ce membre, qui sont tout intérieures. Nous devons nous borner ici à chercher : 1° comment les forces extérieures, notamment la pesanteur et la radiation, influent sur la croissance de la tige en la dirigeant de manière qu'elle soit disposée à remplir le mieux possible ses fonctions essentielles ; 2° comment la tige agit sur les gaz, les liquides et les solides du milieu extérieur ; 5° enfin à quel rôle accessoire spécial sont adaptées les parties de la tige qui ont subi la différenciation secondaire étudiée tout à l'heure :

§ 7

**Direction de la tige. Action de la pesanteur, de la radiation
et de l'humidité sur sa croissance.**

Influence de la pesanteur. Géotropisme de la tige. — La tige normale primaire et les tiges adventives primaires de quelque origine qu'elles procèdent, sont fortement douées de géotropisme négatif (voir p. 108). Placée horizontalement, une pareille tige se courbe donc vers le haut dans sa région terminale en voie de croissance, jusqu'à placer sa pointe dans la verticale du lieu. Elle continue ensuite de s'allonger dans la direction verticale, et si une cause quelconque vient à l'en écarter un instant, le géotropisme l'y ramène aussitôt par une courbure nouvelle. Comme la région de croissance intercalaire est beaucoup plus longue, la courbure géotropique est aussi beaucoup plus ouverte dans la tige que dans la racine. Elle n'est pourtant pas un arc de cercle, puisque le rayon de courbure est différent aux divers points : il atteint son minimum au maximum de croissance, et de là va en augmentant vers le haut et vers le bas.

Sur deux tiges pareilles, marquons dans la région de croissance un même intervalle ; disposons-les dans les mêmes conditions, l'une verticalement, l'autre horizontalement, en les piquant toutes deux par exemple dans du sable très humide et mesurons, après un certain temps, la nouvelle distance des repères sur la tige verticale et sur les deux faces supérieure et inférieure de la tige horizontale.

Nous verrons toujours que sur la face inférieure de la tige horizontale l'allongement est plus grand que dans la tige verticale, tandis que sur la face supérieure, il est plus petit (I). Ainsi, par exemple, dans l'Épilobe (*E. hirsutum*) l'accroissement étant de 4^{mm} sur la tige verticale, il est de 1^{mm} sur la face supérieure et de 11^{mm} sur la face inférieure de la tige horizontale; dans l'Ailante (*A. glandulosa*), étant de 10^{mm} sur la tige verticale, il est de 5^{mm} sur la face supérieure et de 19^{mm} sur la face inférieure de la tige horizontale; dans la Clématite (*C. recta*), étant de 4^{mm} sur la tige verticale, il est de 1^{mm},5 sur la face supérieure et de 5^{mm},7 sur la face inférieure de la tige horizontale. Partout, la pesanteur accélère la croissance intercalaire de la tige horizontale sur la face inférieure et la ralentit sur la face supérieure, ce qui explique la courbure vers le haut. Elle modifie la croissance de la tige primaire, comme elle modifie l'allongement de la racine primaire, mais en sens inverse.

Quand la tige a été exposée quelque temps dans la position horizontale, si on la redresse au moment où elle commence seulement à donner les premiers signes de courbure, ou encore si on place horizontalement le plan de cette courbure commençante, on voit la flexion se continuer dans le sens primitif. Cette continuation du phénomène peut se poursuivre trois heures durant. Il n'en est pas de même dans la racine. On n'y remarque aucun effet ultérieur de ce genre, sans doute à cause de l'étroite localisation de la croissance dans ce membre. Nous avons déjà traité, d'une façon générale, de ces courbures induites par une action antérieure de la pesanteur (p. III); il est inutile d'y insister de nouveau.

Les tiges secondaires, insérées sur les flancs de la tige primaire, ne sont pas sans être aussi négativement géotropiques. Mais c'est, comme pour les racines secondaires, un géotropisme affaibli, limité. Elles se redressent jusqu'à faire avec la tige primaire un certain angle, puis, cessant d'être influencées par la pesanteur, elles continuent de s'allonger en ligne droite. La valeur de l'angle limite varie suivant les plantes, et c'est un des éléments qui interviennent pour donner aux branches de premier ordre l'inclinaison, également variable d'un végétal à l'autre, qu'elles prennent sur la tige principale. Les branches de second, de troisième ordre, etc., paraissent souvent dépourvues de géotropisme.

Ici, comme on l'a vu déjà pour la racine, il y a pourtant une circonstance où une tige secondaire prend un géotropisme absolu, où une tige de troisième, de quatrième ordre, etc., peut acquérir un géotropisme d'abord limité, puis absolu. C'est quand la tige primaire se continue indéfiniment en un sympode dressé, comme dans le Tilleul, par exemple. De même, une branche d'ordre quelconque séparée de la tige, soit après sa formation comme dans les greffes en fente, les boutures et marcottes, soit à l'état de bourgeon comme dans les tubercules ou les greffes en écusson, une fois qu'elle est enracinée et directement nourrie, se montre douée d'un géotropisme négatif absolu tout aussi bien qu'une tige primaire. Enfin le géotropisme négatif peut apparaître tout à coup sur certaines branches d'un système ramifié, quand les branches plus âgées qui les portent en sont totalement privées. Bien plus, il peut se manifester tout à coup, à partir d'une certaine phase de l'allongement, dans une tige qui en était jusque-là dépourvue. Le

(1) Sachs : *Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärts krümmender Sprosse* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 193, 1872).

premier cas se présente quand, sur une tige rampante ou un rhizome à allongement continu, certaines branches se dressent tout entières verticalement dans l'air. Le second se manifeste dans les tiges rampantes et les rhizomes sympodiques, dont la région terminale se relève tout à coup dans l'atmosphère. Dans toutes ces circonstances, une nutrition plus abondante, en provoquant une croissance plus énergique, fait naître et développer de plus en plus le géotropisme.

L'énergie du géotropisme de la tige primaire est d'ailleurs très variable d'une plante à l'autre. Les tiges volubiles sont fortement géotropiques. Aussi s'enroulent-elles très bien si le support est vertical, beaucoup moins bien s'il est incliné à 45 degrés, pas du tout s'il est horizontal. Place-t-on horizontalement le tuteur autour duquel s'enroule une Cuscuta, par exemple, la plante se désenroule et se dirige verticalement en abandonnant son support.

Certaines parties de la tige se montrent douées parfois de géotropisme positif, absolu ou limité, et en conséquence se dirigent vers le bas. On peut citer les branches qui s'enfoncent obliquement en terre pour produire des rhizomes ou former de nouveaux tubercules (*Tulipa*, *Physalis*, *Polygonum*, *Circæa*, *Stachys*, *Mentha*, etc.), et aussi les branches verticalement descendantes du rhizome des Prêles.

Quand elle jouit du géotropisme complet, négatif ou positif, la tige est orthotrope. Lorsqu'elle ne possède que le géotropisme limité, négatif ou positif, on peut la dire clinotrope. Mais il arrive aussi que l'action exercée sur elle par la pesanteur ne s'égalise que dans la situation horizontale. Placée verticalement, la pointe en haut ou en bas, une pareille tige se courbe à angle droit dans sa région de croissance jusqu'à redevenir horizontale; elle est plagiotrope (voir p. 220). Si la branche considérée est multilatérale, comme dans les rhizomes (*Heleocharis*, *Scirpus*, *Sparanium*, etc.), la courbure s'opère sans aucune torsion; si elle est bilatérale, comme dans les tiges rampantes ou certaines branches aériennes (Belladone, arbres dicotylédons), elle se tord s'il y a lieu, de manière à ramener toujours sa face dorsale en haut, sa face ventrale en bas (1).

En résumé, on voit que la pesanteur fait sentir son action dirigeante d'une manière bien différente sur les diverses ramifications de la tige. En d'autres termes, une tige ramifiée présente vis à vis de la pesanteur une différenciation physiologique, une anisotropie plus ou moins profonde et qui est de la plus haute importance pour le bon accomplissement de ses fonctions (2).

(1) Sachs : Arbeiten, II, p. 264, 1879. — Elfving : *ibid.*, II, p. 489, 1880.

(2) Chez un grand nombre de plantes, les extrémités des branches en voie de croissance sont recourbées en crochet vers le bas. La Vigne-vierge (*Ampelopsis hederacea*), la Vigne (*Vitis vinifera*) et le Coudrier (*Corylus Avellana*) en sont des exemples bien connus. Cette courbure a été attribuée tour à tour au géotropisme positif, à l'héliotropisme négatif et à une nutation spontanée. Elle n'est due, cependant à aucune de ces causes. L'extrémité molle et flexible de ces branches est encore dépourvue de géotropisme et d'héliotropisme. Elle retombe tout simplement, avec les jeunes feuilles qu'elle porte, sous l'influence de son poids. Les entre-nœuds sous-jacents sont dressés par leur géotropisme négatif et en même temps penchés vers la lumière par leur héliotropisme positif. Il en résulte que la courbure terminale est toujours lieu dans le plan de la lumière incidente. Sitôt que la croissance s'arrête, à l'automne, les extrémités se redressent.

De même, on voit pendre du côté de la lumière les extrémités de la tige et des branches du Génévrier (*Juniperus communis*), quand la plante est éclairée d'un côté. Plus tard seulement, elles se redressent. Pour les rameaux, le redressement est incomplet, parce que leur géotropisme négatif est faible et insuffisant à compenser la charge relativement grande des feuilles. D'autres

Influence de la radiation sur la tige. — Une radiation totale d'intensité moyenne exerce ordinairement sur la croissance de la tige et de ses ramifications de divers ordres une influence retardatrice très marquée. Il en résulte, si l'irradiation est unilatérale, une flexion vers la source, limitée à la région de croissance, c'est-à-dire un héliotropisme positif. Considérons d'abord ce cas, qui est le plus fréquent et le mieux connu.

Retard de croissance. — Quand on mesure la quantité dont s'allongent dans le même temps deux tiges de même espèce et de même âge, placées dans les mêmes conditions de température et d'humidité, l'une à l'obscurité, l'autre en pleine lumière, on trouve que la première a une croissance plus rapide et forme des entre-nœuds plus longs que la seconde. Dans un entre-nœud de Fritillaire, par exemple, l'allongement maximum en 24 heures a été de 18^{mm},2 dans la chambre obscure à une température de 10°,7, pendant qu'à l'alternance du jour et de la nuit il était seulement de 15^{mm},4 à une température de 15°,9. La différence eût été plus forte si l'on n'avait tenu compte que des 12 heures du jour, et si la température avait été tout à fait la même des deux côtés. L'entre-nœud inférieur d'une tige de Cresson, développé à l'obscurité, mesure 61^{mm},5; exposé pendant le même temps et à la même température alternativement à l'obscurité et à la lumière diffuse du jour, il mesure 41^{mm},8. Une tige de Fève s'est accrue en 24 heures de 52 millimètres à l'obscurité; éclairée par une flamme de gaz placée à 55 centimètres de distance, elle ne s'est allongée pendant le même temps que de 16 millimètres (1). Il suffit donc de la radiation d'une simple flamme de gaz pour réduire de moitié la croissance d'une tige.

Nous avons vu plus haut comment cette action modificatrice de la croissance varie avec la longueur d'onde des radiations incidentes et avec leur intensité (p. 118). Nous savons aussi que l'influence de la radiation sur la croissance de la tige est un phénomène d'induction (p. 127). Nous n'y reviendrons pas.

Ceci rappelé, considérons une tige exposée aux variations périodiques d'intensité de la lumière naturelle, c'est-à-dire à une intensité qui augmente chaque jour de l'aurore à midi, pour diminuer de midi jusqu'au soir et devenir nulle pendant la nuit. Disposons les choses de manière que l'intensité ne varie qu'au-dessous de l'optimum, que la température et l'humidité demeurent constantes, et mesurons d'heure en heure les accroissements (2). Nous verrons que les accroissements horaires vont en augmentant régulièrement du soir jusqu'au matin.

Conifères, les Pins et les Épicéas, par exemple, laissent pendre de même les sommets de leurs jeunes branches.

La courbure permanente vers le bas des branches rigides de certains arbres pleureurs : Sophora, Frêne, etc., n'est pas due non plus, comme on peut le croire, à un géotropisme positif. Dans le Frêne ordinaire (*Fraxinus excelsior*), les extrémités des jeunes branches sont recourbées en crochet comme dans la Vigne-vierge, et plus tard elles se dressent aussi sous l'influence du géotropisme négatif. Dans le Frêne pleureur (*F. excelsior*, v. *pendula*) il en est de même, mais le géotropisme négatif n'a pas une énergie suffisante pour soulever le poids de la branche, qui reste courbée et se lignifie dans cette situation. Que l'on charge les extrémités crochues des branches d'un Coudrier, pour les empêcher de se redresser jusqu'à ce que la croissance y ait pris fin, elles se lignifieront dans cette position et l'on aura un Coudrier pleureur (Wiesner : *loc. cit.*, II Th., p. 28, 1880).

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche* (*loc. cit.*, II Th., p. 11, 1880).
 (2) Sachs : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, p. 168, 1872. — Les plantes soumises à l'expérience sont les *Fritillaria imperialis*, *Humulus Lupulus*, *Dahlia variabilis*, *Polemonium reptans*, *Richardia æthiopica*.

pour diminuer brusquement après le lever du soleil et décroître ensuite lentement jusqu'au soir. Dans ces conditions, l'alternance de la lumière du jour et de l'obscurité de la nuit détermine donc un abaissement et une élévation périodique de la courbe des allongements et cela, de telle sorte, que cette courbe présente un maximum le matin avant l'aurore et un minimum le soir avant le coucher du soleil.

Ainsi, une fois la lumière supprimée, la croissance ne reprend pas de suite l'énergie propre qui lui appartient. Au contraire, comme l'atteste la lente et continue ascension de la courbe jusqu'au matin, c'est peu à peu et plusieurs heures durant que la vitesse de croissance, ralentie pendant le jour, tend à reprendre sa valeur normale. Celle-ci n'est pas encore atteinte, que la lumière de l'aurore vient de nouveau la diminuer et la vitesse de croissance décroît à son tour d'heure en heure jusqu'au soir, où elle acquiert son minimum. En d'autres termes, cela signifie que les deux états intérieurs de la tige qui correspondent d'une part à l'obscurité complète, d'autre part à la pleine lumière du jour, empiètent l'un sur l'autre et ne font que se transformer incessamment et progressivement l'un dans l'autre. Il faudrait que la lumière du jour agit plus longtemps pour arriver à supprimer l'état nocturne de la croissance : il faudrait également que la nuit fût plus longue pour en annuler l'état diurne. S'il en était autrement, la courbe de croissance devrait le soir, ou par un brusque obscurcissement de la chambre, se relever aussitôt verticalement, puis se maintenir à la même hauteur toute la nuit, pour s'abaisser aussitôt le matin ou au retour de la lumière et se maintenir à la même hauteur jusqu'au soir. Or c'est ce qui n'a lieu en aucune façon.

On obtient ainsi, par voie indirecte, une nouvelle preuve que l'action de la radiation sur la croissance est bien un phénomène d'induction.

Héliotropisme positif de la tige. — Nous avons supposé jusqu'ici que la radiation agissait à la fois et de la même manière sur tous les côtés de la tige. Si son action retardatrice est unilatérale, il y a flexion vers la source, courbure héliotropique positive.

La courbure est toujours limitée à la région ou aux régions en voie de croissance intercalaire, mais le lieu de plus grande flexion ne se trouve pas toujours et nécessairement placé dans la zone du maximum de croissance. Cette coïncidence existe, en effet, dans les tiges moyennement sensibles à l'action de la radiation, comme celles de la Fève et du Grand-Soleil. Dans les tiges plus sensibles, la plus grande flexion a lieu tantôt un peu au-dessus, tantôt un peu au-dessous du maximum de croissance. Elle s'opère au-dessus dans le Haricot multiflore, au-dessous dans le Cresson; dans la Vesce, elle se manifeste au-dessus quand la tige est très jeune, au-dessous quand elle est plus âgée.

Ce n'est pas toujours quand la tige a été étiolée par un long séjour à l'obscurité qu'elle est le plus sensible à la radiation et qu'elle se courbe le plus rapidement. Il en est ainsi, il est vrai, dans les tiges peu sensibles, comme celle de la Fève et du *Soja hispida*. Mais il en est autrement quand la tige est plus sensible. Ainsi, par exemple, dans le Cresson, le Radis, la Giroflée, la Vesce, la tige, si on l'expose d'abord dans l'appareil à rotation pendant 6 heures à une faible lumière diffuse, ou pendant 12 heures à la lampe à gaz, se courbe ensuite

sous l'influence de l'éclairage unilatéral 1 heure ou même 1 heure et demie plus tôt que quand elle sort de l'obscurité.

Considérons une tige de moyenne sensibilité, placée dans les conditions naturelles, isolée et frappée directement de tous côtés par la lumière du jour, un Grand-Soleil par exemple, ou un Topinambour vers la fin de juillet, et voyons comment elle se comporte. Dressée verticalement pendant la nuit, l'extrémité de la tige s'incline vers l'orient aussitôt après le lever du soleil. Elle suit le soleil jusque vers 10 heures ou 10 heures et demie du matin, puis s'arrête jusque vers 4 heures ou 4 heures et demie du soir; elle reprend alors son mouvement, se dirige vers l'occident et suit de nouveau le soleil jusqu'à son coucher, puis se redresse et demeure ainsi toute la nuit. Ainsi, entre 10 heures du matin et 4 heures du soir, tout héliotropisme et en même temps tout géotropisme est suspendu, sans doute parce que toute croissance est arrêtée. Et toute croissance est arrêtée parce que l'intensité lumineuse est trop grande.

Beaucoup de plantes se comportent ainsi et se montrent héliotropes dans les conditions naturelles. Mais il en est un grand nombre où une semblable flexion ne s'observe pas dans ces conditions, où la tige garde son extrémité dressée à toute heure du jour. Est-ce à dire qu'elles ne jouissent pas de l'héliotropisme positif? En aucune façon. Seulement, dans les conditions ordinaires de leur végétation, leur héliotropisme est trop faible pour vaincre leur géotropisme. Il en est ainsi par exemple dans la Chicorée (*Cichorium intybus*), la Verveine (*Verbena officinalis*), l'Achillée (*Achillea Millefolium*), les *Dipsacus*, les Prêles (*Equisetum arvense*), etc., quand elles croissent, comme d'habitude, en plein soleil. Mais si ces plantes sont cultivées dans des lieux ombragés, et éclairées d'un seul côté, l'héliotropisme, favorisé par cette faible intensité, devient capable de triompher du géotropisme négatif, et la tige s'infléchit vers la source.

Dans les tiges volubiles aussi, l'héliotropisme positif existe, quoique très faiblement marqué, comme on le constate dans le Houblon, les *Convolvulus*, *Ipomœa*, *Calystegia*, etc. Fortement développé, il ne ferait ici que gêner la circumnutation par laquelle la tige cherche son support. Si l'éclairage est unilatéral, si la tige volubile est placée devant une fenêtre par exemple, la radiation manifeste cependant très nettement son action sur la croissance. Elle accélère le mouvement révolutif pendant que la tige se rapproche de la fenêtre, et le ralentit au contraire pendant qu'elle s'en éloigne. Ainsi pour le Houblon, la durée de la demi-révolution qui éloigne la tige de la fenêtre étant de 1 heure 55 minutes, celle de la demi-révolution qui l'en rapproche est de 1 heure 15 minutes, différence 20 minutes. Pour un *Volubilis* (*Ipomœa jucunda*), la demi-révolution en s'éloignant de la lumière étant de 4 heures 50 minutes, la demi-révolution en s'en rapprochant est de 1 heure, différence 3 heures 50 minutes.

L'héliotropisme positif est donc une propriété très généralement répandue dans la tige, mais qui s'y manifeste à des degrés très différents. Seules parmi les plantes étudiées jusqu'ici, la tige des Molènes (*Verbascum Thapsus*, *V. phlomoïdes*) et celle de la Cuscuta refusent de s'infléchir vers la source, même dans une lumière unilatérale de faible intensité. La tige des Molènes est, comme on sait, revêtue d'un feutrage épais de poils, qui la protège sans doute contre l'influence de la radiation.

S'il y a des tiges plus héliotropiques qu'elles ne le paraissent, il en existe en retour qui le sont beaucoup moins qu'elles n'en ont l'air. Ainsi, lorsque la croissance intercaulaire offre son maximum et persiste le plus longtemps à la base de chaque entre-nœud (Graminées, *Galium*, *Asperula*, *Dianthus*, *Goldfussia*, etc.), c'est aussi en ce point, au voisinage du nœud inférieur, que se trouve localisée la flexion héliotropique, à laquelle tout le reste de l'entre-nœud demeure étranger. L'héliotropisme positif y est d'ailleurs très faible. Mais il suffit qu'il soit très faible pour donner lieu à une très forte inclinaison de la tige vers la lumière. En effet, dès qu'elle s'est inclinée tant soit peu, le poids de l'entre-nœud et des feuilles qu'il porte détermine dans la zone inférieure encore molle une forte courbure passive dans la direction de la lumière, d'autant plus grande que ce poids est plus considérable.

Quelle est maintenant l'utilité pour la plante de cet héliotropisme positif de sa tige ? C'est d'abord évidemment de diriger la tige et les feuilles qu'elle porte vers la radiation. C'est ensuite de placer la tige par rapport à la radiation incidente dans la position où elle en reçoit le moins possible, et par conséquent où l'allongement de ses entre-nœuds est le moins possible empêché par elle, en un mot, de favoriser sa croissance. Enfin les feuilles, étant insérées perpendiculairement sur la tige, se trouvent ainsi amenées à présenter leur face supérieure perpendiculairement à la radiation incidente, c'est-à-dire dans la position où elles en reçoivent le plus possible.

Héliotropisme négatif de la tige (1). — La faculté de se courber en sens inverse de la radiation incidente, l'héliotropisme négatif, est une propriété très répandue dans les tiges. Le premier entre-nœud de la tige du Gui à toute époque, la tige tout entière du Lierre et de la Capucine à partir d'un certain âge, en sont les exemples les plus connus. Mais il y a un grand nombre de tiges, rampantes ou dressées, herbacées ou ligneuses, qui se comportent comme le Lierre et la Capucine. Elles commencent par rechercher la lumière, et plus tard elles la fuient, pourvu qu'elle soit assez intense. De sorte que, le long de la même tige, on voit les entre-nœuds inférieurs de la région de croissance fuir la lumière, entraînant avec eux les entre-nœuds supérieurs qui se courbent vers elle. Citons parmi les tiges rampantes, le Fraisier (*Fragaria vesca*), le Lierre-terrestre (*Glechoma hederacea*), la Nummulaire (*Lysimachia Nummularia*) ; parmi les herbes à tige dressée, l'Ortie (*Urtica dioica*), le Gaillet (*Galium Mollugo*, *G. verum*), la Chicorée (*Cichorium intybus*) ; parmi les arbres, le Cornouiller (*Cornus mas*, *C. sanguinea*), le Chêne (*Quercus Cerris*), l'Érable (*Acer campestre*), le Prunellier (*Prunus spinosa*), l'Épicéa (*Picea excelsa*). C'est par cet héliotropisme négatif que s'explique la flexion vers le nord du sommet de la tige de la Chicorée et de l'Épicéa, que l'on observe les jours d'été en plein soleil. Citons encore les branches différenciées en vrilles de la Vigne, de la Vigne-vierge et du *Bignonia capreolata*. Ces vrilles s'infléchissent d'abord vers la source dans la lumière diffuse. Plus tard, si la lumière est intense, elles se dirigent en sens contraire et se montrent douées d'un fort héliotropisme négatif, comme il a été dit plus haut (p. 289).

Chez d'autres plantes, où ce changement de sens de l'héliotropisme ne se manifeste pas dans les conditions naturelles, on réussit à le mettre en évidence par

(1) Wiesner : *loc. cit.*, II Th., p. 54, 1880.

l'expérience. Ainsi dans le Haricot (*Phaseolus multiflorus*), si l'on éclaire nuit et jour du même côté un entre-nœud qui se trouve dans la phase descendante de sa croissance, on le voit, après quelques jours, incliné en sens contraire de la source.

Enfin on rencontre des branches, comme les rameaux-vrilles de la Passiflore, qui se montrent indifférentes à la lumière, également dépourvues d'héliotropisme positif et négatif.

Il est dès lors probable que l'héliotropisme négatif est tout aussi répandu dans la tige que l'héliotropisme positif, et que s'il s'aperçoit moins, c'est parce qu'il est masqué le plus souvent soit par le géotropisme, soit par l'héliotropisme positif.

L'utilité pour la plante de cet héliotropisme négatif est diverse suivant les cas. Dans les plantes dressées, grâce à lui la tige s'éloigne de la radiation quand celle-ci devient trop intense, en entraînant avec elle les parties plus jeunes. Dans les plantes rampantes ou grimpantes comme le Lierre, grâce à lui la tige s'applique fortement contre le support, le sol, les murs, les arbres, et sur la ligne de contact se développent de nombreuses racines adventives. Dans les plantes grimpantes, grâce à lui les vrilles se dirigent vers le support où elles s'accrochent. Dans les plantes volubiles enfin, son extrême faiblesse, tout comme l'extrême faiblesse de l'héliotropisme positif, favorise l'enroulement.

Action de la lumière sur les tiges bilatérales. — Non seulement la radiation retarde la croissance de la tige et y provoque des courbures héliotropiques, mais encore elle exerce une influence décisive sur la bilatéralité de certaines branches dorsiventrals (1). Ainsi dans la Sélaginelle, le Lierre, la Capucine, c'est toujours la face la plus éclairée qui devient dorsale, la face la moins éclairée qui devient ventrale. Tantôt la dorsiventralité une fois établie est irrévocable et ne peut plus être modifiée par le renversement de la cause qui l'a produite (Sélaginelle, Hépatiques); tantôt, au contraire, on peut la renverser sur chaque branche en faisant agir la lumière en sens inverse sur l'extrémité en voie de croissance (Lierre, Capucine).

Influence de la température. Thermotropisme de la tige. — La croissance de la tige, et notamment son allongement intercalaire, est directement influencée par la température. Toutes choses égales d'ailleurs, la vitesse de croissance atteint son maximum pour une certaine température, au delà et en deçà de laquelle elle diminue progressivement. Ainsi, par exemple, une tige de Cresson, de Moutarde ou de Lin s'allonge beaucoup plus dans le même temps à 27°, qu'à 17° ou à 37°; une tige de Haricot, de Chanvre ou de Grand-Soleil beaucoup plus à 31° qu'à 21° ou à 41°; une tige de Melon beaucoup plus à 37° qu'à 27° ou à 47°.

Lorsque les variations de température n'ont lieu, comme c'est le cas habituel dans la nature, qu'en se maintenant au-dessous de l'optimum, toute élévation de température détermine une accélération, tout abaissement de température un ralentissement dans la croissance de la tige. Si l'on trace à la fois la courbe des températures et la courbe des accroissements correspondants, on voit que les deux courbes ont les mêmes inflexions et que leurs accidents se correspondent dans le même sens. Il n'y a cependant pas et il ne peut y avoir, d'après ce qui vient

(1) Sachs : *Acussere Ursachen der Dorsiventralität* (Arbeiten, II, p. 278, 1879).

d'être dit, de proportionnalité entre les températures et les accroissements ; les deux courbes ne courent pas parallèlement l'une à l'autre.

Il résulte de ce qui précède que si l'échauffement est unilatéral, la tige s'infléchira vers le côté où la température est le plus éloignée de l'optimum. Il y aura thermotropisme. Divisons une chambre obscure en deux compartiments par une cloison verticale peu conductrice et réglons la température de manière qu'elle se maintienne, dans l'un par exemple à 27°, dans l'autre à 57°. Dans trois fentes verticales ménagées dans la cloison, encadrons trois jeunes tiges : une de Courge, une de Haricot et une de Lin. Après un certain temps, nous verrons la Courge s'infléchir et entrer dans la chambre froide, le Lin se courber et passer dans la chambre chaude, et le Haricot, parce qu'il est exposé des deux côtés à une température également éloignée de l'optimum, continuer sa croissance verticale.

Le thermotropisme est donc assez énergique pour triompher du géotropisme. Dès que la tige, passée dans une chambre ou dans l'autre, se trouve échauffée également de tous côtés, le géotropisme reprend ses droits et la ramène dans la direction verticale. L'effet de l'échauffement inégal serait plus marqué si l'on sous-travail pendant ce temps la tige à l'action de la pesanteur dans l'appareil à rotation lente, ou si on la disposait verticalement la pointe en bas.

Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la tige. — L'humidité du milieu où la tige se développe exerce sur sa croissance intercalaire une influence marquée. Cette influence est ordinairement accélératrice. Toutes choses égales d'ailleurs, une tige s'allonge davantage dans l'air saturé de vapeur d'eau que dans l'air sec. Il en résulte que si elle est exposée sur ses divers côtés à une humidité inégale, elle s'infléchira vers le côté le plus sec : elle fuira l'humidité. Son hydrotropisme sera négatif.

Que l'on approche de la région de croissance d'une tige verticale placée à l'obscurité un corps imbibé d'eau, on verra cette région devenir convexe du côté de ce corps et le sommet s'en éloigner. La courbure est plus nette et plus facile à observer si l'on supprime d'abord l'action antagoniste du géotropisme : la tige s'infléchit alors jusqu'à devenir perpendiculaire à la surface humide qu'on lui a présentée : cela fait, comme l'humidité lui parvient désormais également de tous les côtés, elle s'allonge en ligne droite.

La gravitation, la radiation (lumière et chaleur) et l'humidité ne sont pas les seules causes qui agissent sur la croissance et sur la direction de la tige, mais ce sont les seules qui aient été jusqu'ici étudiées avec quelque soin.

Effet combiné de ces diverses causes. — Dans la nature, toutes ces causes modificatrices de la croissance, que nous venons d'isoler par l'expérience : pesanteur, lumière, chaleur, humidité, agissent ensemble sur la tige et superposent ou combinent leurs effets. La première seule est constante ; les trois autres varient sans cesse en grandeur et en direction.

Sur la direction d'une tige dressée et isolée, ces quatre causes fléchissantes agissent de concert, chacune avec son intensité propre, pour la rendre, la maintenir ou la ramener verticale ; les composantes utiles se retranchent ou s'ajoutent. Sur une tige dressée verticalement, la pesanteur et la radiation se contrarient ; sur une tige renversée, elles s'ajoutent pour la relever : c'est le contraire, on l'a vu, pour une racine. Si la tige est plantée près d'un mur, à la lisière d'un

bois, au penchant d'une colline, la pesanteur seule continue d'agir sensiblement dans le même sens; la lumière, la chaleur, l'humidité, frappent inégalement les divers côtés. Ces effets différents se combinent et la tige se dirige plus ou moins obliquement, suivant leur résultante. Cette résultante est variable, puisque la lumière, la chaleur et l'humidité varient tout le long du jour. La direction de l'organe varie avec elle. Aussi voit-on des tiges, fortement inclinées le soir par leur héliotropisme positif, combiné avec leur géotropisme négatif, se trouver verticalement redressées le matin, parce que la pesanteur a agi seule pendant la nuit.

Il faut naturellement tenir grand compte de ces remarques quand on étudie ce genre de phénomène. Il est nécessaire de ne considérer jamais qu'une seule cause dirigeante à la fois, en supprimant ou en égalisant les trois autres, comme nous l'avons fait.

Si l'on voulait se convaincre encore mieux de la nécessité de cette analyse, il suffirait de se poser la question de savoir si la tige d'une plante exposée à ciel libre, s'accroît plus la nuit que le jour. Jour et nuit signifiant pour la plante des combinaisons très différentes de trois des conditions qui modifient sa croissance : lumière, chaleur, humidité, on comprend de suite qu'une pareille question comporte toutes les solutions possibles. Si la journée est sombre, mais chaude et humide, l'action retardatrice de la lumière sera faible, tandis que l'action accélératrice de la chaleur et de l'humidité s'exercera avec énergie; l'accroissement diurne pourra donc, dans ces conditions, être plus considérable que dans la nuit suivante, où la profonde obscurité favorisera, il est vrai, la croissance, mais où la température plus faible la retardera. Si, au contraire, le jour est clair, avec une température et une humidité à peine supérieures à celles de la nuit qui précède et qui suit, la lumière retardera la croissance plus fortement que la petite différence de température ne l'accélérera et l'accroissement diurne sera plus faible que l'accroissement nocturne.

D'une façon générale, on peut imaginer ici les combinaisons les plus diverses de causes et d'effets, et comme rien n'est plus variable que le temps, la tige s'accroîtra dans le même nombre d'heures, tantôt plus fortement pendant le jour, tantôt plus fortement pendant la nuit. Dans les conditions naturelles, la croissance de la tige n'est donc pas et ne saurait être soumise à une périodicité rigoureuse. C'est ce qui explique que les nombreuses recherches entreprises dans cette voie n'aient pas conduit à une loi générale (1).

Pour un long espace de temps, l'allongement moyen de la tige, dans les circonstances naturelles, est plus grand le jour que la nuit. — Cependant il résulte tout au moins de ces observations que, surtout si l'on embrasse de longs espaces de temps, par exemple des semaines et des mois entiers, c'est l'action des variations de température qui l'emporte sur toutes les autres conditions modificatrices de la croissance, de telle sorte que la vitesse de croissance augmente en général quand la température s'élève et diminue quand elle s'abaisse. Ainsi l'on a conclu de mesures nombreuses, faites des mois durant par les temps les plus différents, que dans les douze heures de jour l'allongement moyen est plus grand que pendant les douze heures de nuit.

(1) Sachs : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 170, 1872.

Voici quelques nombres, exprimés en centièmes de l'accroissement total (4) :

Plantes.	Accroissement diurne.	Accroissement nocturne.
Bryone	59,0 p. 100	41,0 p. 100
Glycine	57,8 —	42,2 —
Courge	57,2 —	42,8 —
Vigne	55,1 —	44,9 —

De la comparaison de moyennes de ce genre, il résulte donc que l'action accélératrice de la chaleur diurne prédomine sur l'influence retardatrice de la lumière du jour. En concordance avec ce résultat, les mesures montrent encore que pendant les 6 heures avant midi l'accroissement moyen est plus faible que durant les 6 heures après midi ; l'éclairement moyen étant sensiblement le même. la température de l'après-midi est, comme on sait, plus élevée que celle de la matinée. Si l'on désigne par 100 l'accroissement de l'après-midi (de midi à 6 heures du soir), on a pour l'allongement de la tige pendant la matinée (de 6 heures du matin à midi) :

Bryone	86 p. 100	Courge	81 p. 100
Glycine	71 —	Vigne	67 —

Mais si au lieu de comparer les résultats des mesures pour tout le jour et toute la nuit, ou pour la matinée et l'après-midi, on considère les valeurs de l'accroissement pour des intervalles plus courts où les variations météorologiques ne s'égalisent plus dans la moyenne, on trouve que l'accroissement nocturne dépasse quelquefois l'accroissement diurne et que l'influence favorable de l'après-midi est très inégale.

§ 8

Action de la tige sur les gaz.

La tige agit sur l'atmosphère qui l'entoure en y absorbant certains gaz, et en y dégageant certains autres gaz. Elle absorbe toujours de l'oxygène, et dans certaines conditions de l'acide carbonique et de la vapeur d'eau. Elle dégage toujours de l'acide carbonique, et dans certaines conditions de l'oxygène et de la vapeur d'eau. Examinons brièvement ces divers points.

Absorption de gaz par la tige. — L'absorption d'oxygène est facile à constater en tout temps, à la lumière aussi bien qu'à l'obscurité, dans les tiges qui sont dépourvues de chlorophylle, comme celles des *Orobanche*, *Lathræa*, *Monotropa*, *Neottia nidus-avis*, etc. (2). Dans les tiges vertes, il est aisé de la mettre en évidence à l'obscurité ou à une faible lumière diffuse. En plein soleil, elle est masquée en tout ou en partie par la décomposition de l'acide carbonique, décomposition qui met de l'oxygène en liberté. Mais il n'est pas moins certain qu'elle continue d'avoir lieu. L'oxygène dégagé n'est que la différence entre l'oxygène produit par la décomposition de l'acide carbonique et l'oxygène absorbé.

Cette absorption d'oxygène est indispensable à la vie de la tige ; elle périt

(1) Rauwenhoff : *Waarnemingen over den groei van den plantenstengel by dag en by nacht* (Verlagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, 1807).

(2) Lory : *Observations sur la respiration et la structure des Orobanches* (Ann. des sciences nat., 3^e série, VIII, 1847, p. 158).

asphyxiée dans une atmosphère d'hydrogène ou d'azote. Et il ne suffit pas qu'une partie de sa surface ait le contact de l'oxygène, pour que le reste vive. Elle doit être dans toute son étendue baignée par l'oxygène. Si on la divise en diverses portions, les unes oxygénées, les autres pas, les premières seules prospèrent, les autres meurent.

Sans racines, et effeuillée à mesure, une jeune tige pourvue d'une ample provision de nourriture, une branche de Pomme de terre, par exemple, attenante à son tubercule, ou une tige de Fève coupée au-dessous de ses cotylédons, si elle est placée dans une atmosphère humide, se développe quelque temps en absorbant directement par sa surface, à l'état de vapeur, l'eau qui lui est nécessaire, et qu'on retrouve plus tard dans son corps.

Cette absorption va diminuant quand la tige vieillit et que sa surface durcit devient imperméable.

Dégagement de gaz par la tige. — La tige forme continuellement de l'acide carbonique et en général le dégage par toute sa surface. Ce dégagement a lieu, même en l'absence d'oxygène, dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène. Il est facile de le mettre en évidence en tout temps sur les tiges incolores, à l'obscurité ou à une faible lumière diffuse sur les tiges vertes. En plein soleil, si la formation continue, ce qui est certain, le dégagement superficiel n'a plus lieu, parce que l'acide carbonique est alors décomposé par la radiation au fur et à mesure de sa production. Le second phénomène masque le premier, mais il le masque plus ou moins suivant l'intensité de la lumière et de la température, et suivant la proportion relative de chlorophylle contenue dans l'organe.

Si l'on compare le volume de l'acide carbonique dégagé à celui de l'oxygène absorbé dans le même temps, on y trouve tantôt une égalité approchée, tantôt une grande inégalité. Ainsi par exemple, avec l'*Orobanche Teucrii*, on a trouvé pour 100 d'air: une fois 5,5 d'acide carbonique et 15 d'oxygène: une autre fois 50 d'acide carbonique et 7,5 d'oxygène. Dans le premier cas, il y avait sensiblement égalité de volume; dans le second, le volume de l'acide carbonique dégagé était plus que double de celui de l'oxygène absorbé. De pareilles différences indiquent, comme il a été déjà expliqué d'une façon générale (p. 188 et p. 215) et en particulier pour la racine (p. 249), qu'il n'y a aucun lien direct entre ces deux phénomènes et qu'il n'est pas exact de parler d'une *respiration* de la tige.

Une jeune tige incolore placée dans une atmosphère non saturée, mais surtout une tige verte exposée au soleil, même dans une atmosphère saturée, dégagent sans cesse de la vapeur d'eau. En un mot, la tige transpire et c'est surtout par les pores superficiels, par les stomates, que s'exhale la vapeur d'eau. Cette transpiration est considérable dans les plantes très rameuses. Dans les végétaux dépourvus de feuilles parfaites (Cactées, Euphorbes cactiformes, Asperge, Petit-Houx, Prêle), c'est par la surface de la tige que s'exécute toute la transpiration de la plante. Quand la tige devient ligneuse, à mesure que sa surface durcit et perd sa perméabilité, la transpiration y diminue; elle est très faible sur les branches âgées.

Assimilation du carbone par la tige. — C'est seulement quand la tige est verte et qu'elle est exposée à une radiation totale d'une certaine intensité qu'elle absorbe l'acide carbonique de l'atmosphère pour le décomposer et en fixer le car-

bone dans le corps de la plante. La quantité de carbone ainsi assimilée est considérable si les jeunes branches vertes sont très nombreuses et forment ensemble une grande surface, comme dans la cime des arbres.

C'est même uniquement par cette voie que l'assimilation du carbone a lieu, quand la tige ne porte pas de feuilles parfaites, qu'elle soit charnue comme dans les Cactées et les Euphorbes cactiformes, ou grêle et rameuse comme dans les Prêles et les *Psilotum*, ou encore pourvue de rameaux foliacés comme dans l'Asperge et le Petit-Iloux.

Dans ces mêmes conditions, la tige verte dégage de l'oxygène qui provient directement de l'acide carbonique décomposé par elle.

§ 9

Action de la tige sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.

Dans de certaines conditions et en de certains points, la tige absorbe les liquides qui la touchent, avec les matières dissoutes qu'ils renferment. Dans certaines circonstances aussi et en certaines places, elle émet au dehors des liquides et des matières dissoutes.

Absorption des liquides et des matières dissoutes. — Les tiges submergées, les rhizomes et même les tiges rampantes peuvent, indépendamment des racines qu'elles portent, absorber directement par leur surface l'eau et les matières dissoutes qui les entourent. Dépouillée de ses racines, une jeune tige de ce genre continue en effet de se développer en augmentant peu à peu la quantité d'eau qu'elle renferme.

D'ailleurs il est un certain nombre de ces tiges qui, toujours dépourvues de racines, sont nécessairement le siège exclusif de l'absorption nutritive de la plante. Il en est ainsi dans les *Psilotum*, *Trichomanes*, *Corallorhiza*, *Epipogon*, déjà plusieurs fois cités. Les rhizomes de ces plantes produisent d'innombrables poils qui augmentent la surface absorbante et jouent le même rôle que les poils radicaux. Il en est de même dans toutes les Mousses. A sa base, la tige de ces végétaux produit de nombreux poils analogues par leur forme et leurs propriétés aux poils radicaux. C'est encore ici la tige qui seule est chargée de l'absorption nutritive de la plante.

Émission de liquides et de matières dissoutes. — On a vu qu'au printemps la Vigne et quelques autres plantes absorbent déjà énergiquement l'eau du sol par leurs racines sans pouvoir encore la transpirer par leurs feuilles. Le liquide atteint alors dans la tige une forte pression, sous l'influence de laquelle il s'écoule par toutes les fissures accidentelles. C'est le phénomène bien connu des *pleurs*.

Les rameaux floraux, sur leur partie terminale comprise dans la fleur même, laissent aussi quelquefois suinter des gouttelettes liquides. En gagnant la surface pour s'échapper, ce liquide traverse des réserves sucrées et se charge de sucres : c'est du nectar (*Anemone nemorosa*, *Caltha palustris*, etc.).

Enfin la tige, quand elle renferme une accumulation de matières nutritives, ou quand elle est voisine d'une pareille réserve, est susceptible, si on la plonge

dans l'eau, de perdre par exosmose une partie des matières solubles qu'elle contient. C'est ce qu'on remarque notamment sur l'Asperge, le Topinambour, la Pomme de terre, etc.

Action de la tige sur les corps solides. — Tout ce que nous avons dit (p. 256) de l'action dissolvante et digestive que les poils de la racine exercent normalement sur les particules solides, minérales ou organiques, du sol où ils se développent, pourrait se répéter pour les poils absorbants portés par les rhizomes des plantes vasculaires citées plus haut, et par la tige des Mousses. Par l'action corrosive que leur tige exerce ainsi sur les roches, sur les écorces, sur les fragments de matière ligneuse, ces plantes peuvent digérer, absorber et enfin s'assimiler peu à peu ces matières insolubles, dont elles se nourrissent en les détruisant. C'est encore la tige qui, dans l'embryon dépourvu de cotylédons de la Cuscute, digère et absorbe à la germination l'albumen de la graine.

La tige se montre donc douée, dans certains cas, de la faculté digestive que la racine possède presque toujours à un si haut degré.

Résumé des fonctions de la tige. Fonction principale, fonctions accessoires. — Dirigée par l'influence combinée de la pesanteur, de la radiation, de l'humidité, entretenue en bon état par l'action qu'elle exerce sur les gaz, liquides et solides du milieu extérieur, la tige a pour fonction principale de conduire des feuilles aux racines et des racines aux feuilles les aliments dont elles ont besoin. Cette fonction de transport, tout intérieure, sera étudiée plus tard.

En outre, quand elle est différenciée et dans la mesure même où elle l'est, la tige accomplit encore quelques autres fonctions tout extérieures, qui sont des fonctions accessoires et spéciales. Passons-en la revue rapide.

La fonction des branches différenciées en vrilles et en épines, comme aussi celle des émergences en aiguillons et des poils recourbés que la tige porte quelquefois à sa surface, est évidemment d'accrocher la plante à des corps étrangers de manière à leur faire supporter son poids. Nous avons vu avec quelle perfection ce rôle est rempli par les vrilles adhésives de la Vigne-vierge.

La fonction des rameaux foliacés est de jouer le rôle majeur dévolu ordinairement aux feuilles dans l'assimilation du carbone; ce sont des rameaux assimilateurs.

La fonction des rameaux renflés en tubercules est d'emmagasiner des matériaux nutritifs : amidon, inuline, sucres, etc., et de constituer des réserves pour les développements ultérieurs. Quelquefois c'est simplement une provision d'eau que la plante y accumule pour résister à la dessiccation. C'est ce qu'on voit dans certaines espèces d'Utriculaire (*Utricularia montana*, etc.), qui vivent sur les rochers ou sur le tronc des arbres dans les forêts tropicales d'Amérique et dont le rhizome se renfle çà et là en tuberculés aquifères.

En même temps, s'ils se détachent de la plante, les tubercules la conservent et la multiplient avec tous ses caractères.

Enfin la fonction des rameaux reproducteurs est de produire et de porter soit directement les corps reproducteurs, comme dans les Mousses, soit des feuilles qui à leur tour forment de pareils corps, comme dans les plantes vasculaires. Chez les Phanérogames, c'est en outre de conduire au fruit les matériaux nutritifs nécessaires à son développement.

CHAPITRE V

LA FEUILLE

Toutes les plantes qui ont une tige ont aussi sur cette tige des feuilles plus ou moins développées. L'étude de la feuille s'applique donc, comme celle de la tige, d'abord à certaines Algues Floridées, puis à certaines Hépatiques et à la totalité des Mousses et des Characées, enfin à toutes les plantes vasculaires.

Cette correspondance résulte de la nature même des choses. La tige et la feuille sont, en effet, deux membres du corps rameux de la plante, différenciés l'un par rapport à l'autre, et les noms qu'on leur donne n'indiquent pas autre chose que cette différenciation. Or cette différenciation, comme on l'a vu au chapitre II, se fait pas à pas et atteint tous les degrés. Plus elle est profonde, plus les deux expressions sont faciles à définir l'une par rapport à l'autre; moins elle est marquée, plus la définition est difficile. Enfin si elle demeure au-dessous d'un certain degré, il ne devient plus possible d'appliquer aux deux parties des noms différents, elles se confondent dans ce qu'on appelle le thalle: c'est le cas de la plupart des Thallophytes et d'un grand nombre d'Hépatiques.

Nous allons, dans ce qui va suivre, étudier la feuille d'abord au point de vue morphologique, puis au point de vue physiologique.

SECTION I

MORPHOLOGIE DE LA FEUILLE

§ 1

Caractères généraux de la feuille.

La feuille est une partie différenciée du corps ramifié de la plante, portée par la tige au nœud, et ordinairement aplatie perpendiculairement à l'axe de la tige. Elle n'est divisible en deux moitiés symétriques ou du moins similaires que par un seul plan passant par l'axe de la tige; elle est *bilatérale*. Son côté inférieur, externe ou dorsal, diffère plus ou moins de sa face supérieure, interne ou ventrale; elle est, comme on dit, *dorsiventrale*.

Parties constitutives de la feuille. — Une feuille complète comprend trois parties: la *gaine*, base dilatée par où elle s'attache au pourtour du nœud en enveloppant plus ou moins la tige à la façon d'un étui; le *pétiole*, prolongement grêle plus ou moins long; et le *limbe*, lame aplatie qui est la partie essentielle de la feuille. Une telle feuille est dite pétiolée engainante (*Arum, Canna, Ficaire, Umbellifères, etc.*).

Souvent la feuille est plus simple. Tantôt la gaine manque et c'est le pétiole qui s'attache directement à la tige par une insertion étroite; la feuille est simplement pétiolée (Hêtre, Chêne, Courge, etc.). Tantôt le pétiole manque et de la gaine on passe directement au limbe; la feuille est simplement engainante (Graminées, etc.). Tantôt enfin la gaine et le pétiole manquent à la fois et le limbe s'attache directement à la tige; la feuille est dite alors *sessile* (Tabac, Lis, etc.). C'est à cet état, le plus simple de tous, qu'on la rencontre toujours chez les Hépatiques feuillées, les Mousses, les Prêles, les Lycopodes et chez un grand nombre de Phanérogames.

Simplification de la feuille par avortement; phyllode. — Le limbe avorte quelquefois sur certaines feuilles, qui se réduisent alors, suivant leur nature, à un pétiole avec sa gaine, à un pétiole seul, ou à une gaine seule. Le pétiole au sommet duquel le limbe avorte, tantôt conserve sa forme ordinaire (*Strelitzia juncifolia*), tantôt s'aplatit dans le plan médian de la feuille et forme une lame, comme dans certains *Acacia* d'Australie (*A. heterophylla*, etc.), divers *Oxalis* (*O. bupleurifolia*, etc.), certaines plantes aquatiques (*Sagittaria*, *Potamogeton*, etc.). Un pareil pétiole élargi et sans limbe se nomme un *phyllode* (fig. 97).

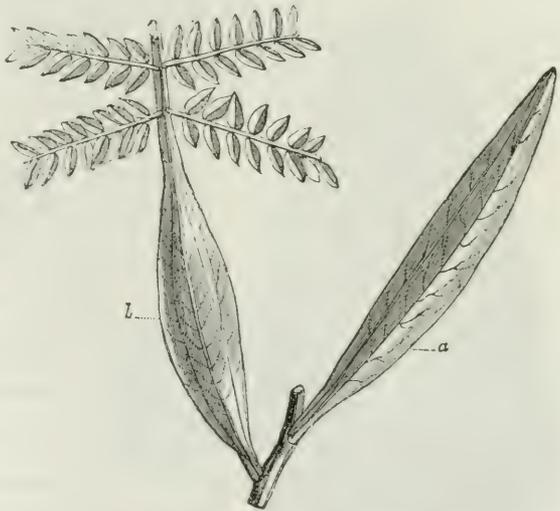


Fig. 97. — Branche d'*Acacia longifolia*, portant en *a* un phyllode, en *b* un pétiole élargi passant au phyllode.

La feuille des Iris, aplatie dans le plan médian, est aussi une sorte de phyllode. De bonne heure le limbe y avorte au sommet de la gaine. En même temps celle-ci forme sur son dos une crête qui se développe de plus en plus et la prolonge en lame d'épée. Ici c'est donc la gaine, non le pétiole, qui produit le phyllode.

État de la surface de la feuille. — La surface de la feuille, comme celle de la jeune tige, est primitive et continue avec elle-même dans toute l'étendue de l'organe. Elle est aussi en continuité directe avec la périphérie de la tige. Parfois lisse et revêtue seulement d'un dépôt cireux (voir p. 62, fig. 55 et 56), elle est souvent hérissée de poils de formes extrêmement variées et dont la même feuille peut porter de plusieurs sortes à la fois (voir p. 59, fig. 52). Elle est quelquefois armée d'aiguillons crochus, qui sont des émergences, comme dans le Rosier, la Ronce, certains *Solanum*, etc.

Quand la feuille se développe dans l'air, sa surface est perforée d'ouvertures qui sont ordinairement des stomates (voir p. 61, fig. 54), mais qui peuvent être aussi de simples fentes entre les cellules périphériques, comme on le voit, par

exemple, au sommet du limbe des Graminées. Il y a des stomates sur les diverses parties de la feuille, mais ils s'accumulent surtout sur le limbe où ils se localisent de diverses manières, comme on le verra plus loin.

Gaine. — La gaine attache la feuille à la tige. Aussi est-elle d'autant plus large et plus haute que le pétiole et le limbe, ou le limbe seul, s'il n'y a pas de pétiole, atteignent une plus grande dimension. Elle est très développée et embrasse toute la tige dans les grandes feuilles pétiolées d'Angélique, de Fêrulle, de Rhubarbe, dans les longues feuilles sans pétiole des Graminées ; elle est faible et n'entoure qu'une partie de la tige dans le Lierre.

Pétiole. — Le pétiole porte le limbe et l'écarte de la tige d'autant plus qu'il est plus allongé. Aussi sa grosseur et sa fermeté sont-elles en rapport avec la

grandeur et le poids du limbe qu'il a à soutenir. Il est toujours arrondi sur sa face inférieure, ordinairement plan ou excavé, creusé en gouttière, sur sa face supérieure ; d'où l'on voit immédiatement qu'il n'a comme le limbe qu'un seul plan de symétrie. Quelquefois pourtant il est arrondi aussi sur sa face supérieure et sensiblement cylindrique (Lierre, Pivoine, etc.). Ailleurs, il est aplati ou prolongé en aile dans le plan du limbe, comme dans l'Oranger, ou bien au contraire comprimé latéralement, comme dans le Tremble et d'autres Peupliers, circonstance qui explique l'agitation des feuilles de ces arbres au moindre souffle de l'air. Cet aplatissement latéral atteint son maximum, comme on l'a vu, dans les phyllodes. Enfin il se gonfle quelquefois à sa base en une masse ovoïde, renfermant de grandes cavités pleines d'air ; c'est ce qu'on observe dans les feuilles aériennes de certaines plantes aquatiques, comme la Mâcre de nos étangs (*Trapa natans*) et divers *Pontederia* (*P. crassipes*, *azurea*). Il sert alors de flotteur.

Limbe. — Le limbe est ordinairement aplati, et le plan d'aplatissement est perpendiculaire à l'axe de la tige.

Dans ce limbe aplati, on distingue des côtes résistantes faisant saillie surtout à la face inférieure, diversement ramifiées, partant toutes du pétiole dont elles sont comme l'épanouissement et dont l'une d'elles prolonge la direction. Ce sont les *nervures* (fig. 98). Les dernières et les plus fines de ces nervures ne font plus saillie

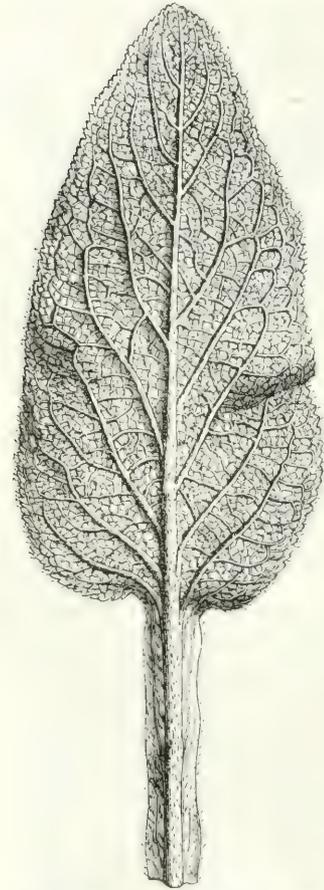


Fig. 98. — Feuille de Digitale vue par sa face inférieure.

à la surface, elles demeurent tout entières immergées dans l'épaisseur de la lame, où elles s'anastomosent en un réseau délicat ; mais il suffit pour les voir de placer le limbe entre l'œil et la lumière. Une couche plus molle et plus

verte recouvre toutes les nervures, remplit toutes les mailles du réseau et les relie en un tout continu ; c'est le *parenchyme*. Si l'on fait disparaître le parenchyme, on isole et prépare, comme une fine dentelle, ce système de nervures, qui est pour ainsi dire le squelette de la feuille. On y arrive facilement, soit en battant avec une brosse le limbe préalablement desséché, soit en soumettant la feuille à une macération dans l'eau. Dans ce dernier cas l'*Amylobacter*, qui pullule dans le liquide, dissout peu à peu les membranes cellulaires du parenchyme sans attaquer celles des nervures, qui demeurent inaltérées. On observe souvent dans la nature des préparations de nervures ainsi réalisées.

Divers modes de nervation. — La disposition des nervures dans le limbe, sa *nervation*, est très variable, mais se rattache à quatre types principaux.

Le cas le plus simple est celui d'une nervure unique, médiane, qui ne se ramifie pas : la feuille est *uninerve*. Il en est ainsi dans les Mousses, les Prêles, les Lycopodes, la plupart des Conifères (Pin, Sapin, Cyprès, If, etc.) et çà et là dans les autres Phanérogames. Le limbe est alors étroit et souvent en forme d'aiguille.

Ailleurs la nervure médiane, encore unique, se ramifie. Elle forme de chaque

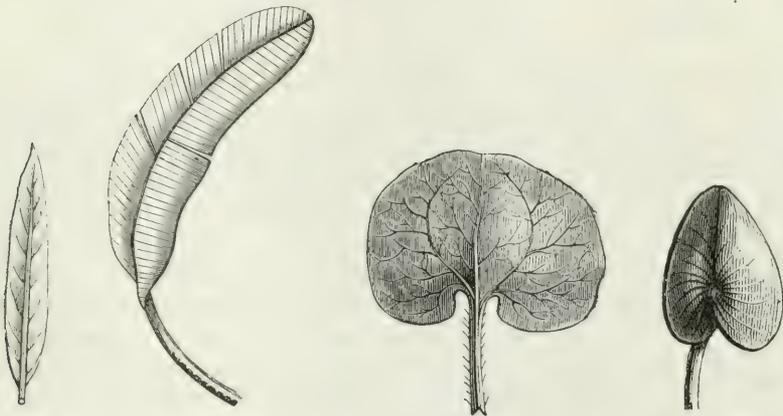


Fig. 99.

Fig. 100.

[Fig. 101.

Fig. 102.

côté, en s'amincissant à mesure, des nervures secondaires, qui sont insérées sur elle comme les barbes sur le tuyau d'une plume ; la nervation est *pennée*, la feuille est *penninerve* (fig. 99) (Hêtre, Coudrier, Bananier (fig. 100), etc.). Le limbe est alors de forme ovale plus ou moins allongée.

Si le pétiole, au point où il s'attache au limbe, s'épanouit en un certain nombre impair de nervures divergentes, dont l'une est médiane, et dont les autres vont décroissant de grandeur de chaque côté comme les doigts de la main, la nervation est *palmée*, la feuille est *palminerve* (fig. 101) (Vigne, Mauve, Lierre, etc.). Le limbe est alors de forme plus ou moins circulaire. Lorsque les nervures palmées sont assez nombreuses pour que les plus petites reviennent en avant du pétiole, le limbe forme deux sortes d'oreillettes, arrondies (fig. 102) ou allongées en pointe de flèche (fig. 105) (Sagittaire, Liseron, *Nymphaea*, *Malva*, *Arun*, etc.). Si ces deux oreillettes s'unissent en avant, le limbe circulaire se trouve inséré

perpendiculairement sur le pétiole par un point excentrique, autour duquel rayonnent les nervures inégales, la feuille est dite *peltée* (fig. 104) (Capucine, *Nelumbium*, etc.). Ce n'est pas là toutefois un type distinct, mais une simple modification de la nervation palmée.

Enfin, si au sortir de la tige ou de la gaine un certain nombre de nervures,

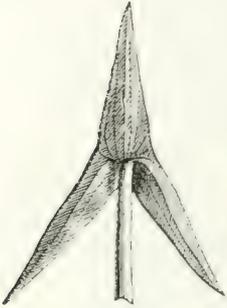


Fig. 103.



Fig. 104.



Fig. 105.

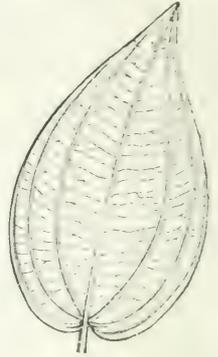


Fig. 106.

dont une un peu plus forte est médiane, cheminent parallèlement de la base du limbe au sommet, la nervation est *parallèle*, la feuille est *rectinerve*, comme dans les Graminées (fig. 105), la Jacinthe, le Narcisse, etc. Le limbe s'allonge alors en forme de ruban. La feuille est *curvinaire* quand les nervures sont arquées en dedans et se réunissent au sommet, comme dans la plupart des Mélastomacées (fig. 106).

On voit que le mode de nervation, c'est-à-dire la manière dont les nervures principales se répandent dans le limbe, détermine la forme générale de la feuille. Dans chacun des trois derniers types, les nervures principales se ramifient à leur tour un plus ou moins grand nombre de fois, ordinairement suivant le mode penné : enfin les derniers ramuscules s'anastomosent pour fermer les mailles du réseau, ou bien ils se terminent librement dans le parenchyme.

Diverses manières d'être du parenchyme. — Le parenchyme du limbe a souvent le même aspect et la même couleur sur ses deux faces ; il possède alors de part et d'autre de nombreux stomates. Il en est ainsi dans les feuilles molles de la plupart des plantes herbacées. Si le cours des nervures est rectiligne, comme dans les feuilles uninerves et rectinerves, les stomates sont également disposés en raies longitudinales, qui y dessinent des lignes mates et blanchâtres, et s'aperçoivent facilement (Pin, Épicéa, Graminées, etc.) Dans les feuilles coriaces des plantes ligneuses, au contraire, les deux faces du limbe diffèrent plus ou moins profondément. La face supérieure est plus dure, plus luisante, d'un vert plus foncé et entièrement dépourvue de stomates. La face inférieure est plus molle, plus terne, d'un vert plus pâle, quelquefois blanche, et abondamment munie de stomates. Ceux-ci sont parfois ramassés en groupes plus ou moins espacés (*Begonia*, etc.), ou localisés comme dans le Laurier-rose (voir p. 60, fig. 55) au fond de cryptes creusées dans le parenchyme de cette face inférieure.

Les stomates du limbe sont de deux sortes. Les uns, et c'est le plus grand nombre, donnent accès dans des cavités interstitielles pleines d'air, servent au passage des gaz : ce sont des stomates aërifères. Les autres, plus grands, moins nombreux, disposés souvent au sommet du limbe (*Richardia*, *Colocasia*), le long du bord à l'extrémité des grandes nervures (*Brassica*), ou çà et là sur la surface (*Alchimille*, *Pomme de terre*, etc.), servent à l'émission des liquides ; ce sont des stomates aquifères.

Le parenchyme est quelquefois assez mince pour se réduire, partout ailleurs que sur la nervure médiane, à une seule épaisseur de cellules. Il ne saurait alors y avoir de stomates (la plupart des Hyménophyllées, Hépatiques feuillées, Mousse, etc.). Ailleurs au contraire, il est assez épais pour noyer complètement dans son épaisseur et masquer toutes les nervures, même les plus puissantes. Le limbe est alors massif, rebondi et dénué de côtes saillantes ; la feuille est *grasse* (*Crasula*, *Mesembryanthemum*, *Agave*). Elle prend parfois une forme conique, comme dans les Junces. Ces feuilles grasses n'ont de chlorophylle que dans leur région périphérique ; la portion centrale, inaccessible à la radiation, demeure blanche.

Quand la feuille se développe tout entière dans l'eau, ses deux surfaces sont semblables et également dépourvues de stomates (*Elodea canadensis*, *Vallisneria spiralis*, etc.). Si le limbe flotte sur l'eau, ses deux faces sont très différentes d'aspect et la supérieure seule, en contact avec l'air, possède des stomates (*Nymphaea*, *Potamogeton natans*, etc.)

Parenchyme discontinu. — En général le parenchyme est continu ; le limbe est plein. Dans certaines plantes, au contraire, il est discontinu, soit dès l'origine, soit parce qu'il s'y fait à un certain âge des trous et des déchirures, dont les bords se cicatrisent aussitôt et qui ne nuisent en rien au bon état de l'organe. Ainsi dans les feuilles submergées des *Ouvirandra*, le parenchyme ne se développe pas dans les mailles rectangulaires du réseau de nervures et le limbe a l'aspect d'une dentelle régulière. Dans certaines Aroïdées (*Tornelia fragrans*, *Scindapsus pertusus*, etc.), le limbe, d'abord continu, se troue par endroits, quand la feuille est encore jeune, et si la perforation est voisine du bord, elle dégénère bientôt en une entaille. Ces trous et ces déchirures vont grandissant ensuite avec la feuille. Enfin dans les Palmiers (*Chamærops*, *Phœnix*, etc.) et aussi dans le Bananier (fig. 100), le limbe d'abord continu se déchire peu à peu de la périphérie au centre, dans l'intervalle des nervures, à mesure qu'il se développe. Il se trouve enfin formé d'une série de lanières à bords cicatrisés.

Couleur des feuilles. — La feuille est habituellement verte, ses cellules renfermant un grand nombre de grains de chlorophylle. Cette couleur verte passe au glauque quand le revêtement ciréux de la surface (voir p. 61) est suffisamment épais, comme dans l'Œillet, le Chou, l'Avoine. Certaines portions du limbe sont parfois exemptes de chlorophylle dans toute leur épaisseur, elles forment alors autant de taches incolores ; la feuille est marbrée, panachée, rayée de blanc, comme dans certaines variétés d'*Aucuba japonica*, d'*Evonymus japonicus*, d'*Acer Negundo*, d'*Arundo*, d'*Agave*, d'*Aspidistra*, etc.

Ailleurs il se forme dans les cellules, à côté des grains de chlorophylle, une matière colorante rouge ou jaune dissoute dans le suc cellulaire, qui masque entièrement la couleur verte. La feuille paraît alors rouge ou jaune, ou marbrée de

rouge et de jaune. Il en est ainsi dans certaines variétés de Hêtre, de Coudrier, d'Arroche (*Atriplex hortensis*), de *Coleus*, d'*Achiranthos*, etc. Pour la même cause certaines feuilles sont rouges dans leur jeunesse, et perdent plus tard cette couleur en devenant vertes (Chêne, Poirier, etc.).

Durée, changement de coloration et chute des feuilles. — Les feuilles, nées au printemps, meurent ordinairement à l'automne ; elles sont caduques. Pourtant certaines plantes, dites pour ce motif *toujours vertes*, les conservent en bon état pendant un ou plusieurs hivers ; leurs feuilles sont persistantes. Avant de mourir, les feuilles caduques perdent leur couleur verte parce que les grains de chlorophylle s'y détruisent ; elles jaunissent d'abord, puis brunissent. Parfois elles deviennent d'un beau rouge vif, comme dans la Vigne-vierge et les Sumacs, parce qu'il s'y forme, à côté de la matière jaune, un principe rouge dissous dans le suc cellulaire.

Aux approches de l'hiver et sous l'influence des premiers froids, les feuilles persistantes modifient aussi leur couleur, pour la reprendre au printemps suivant. Souvent c'est un simple changement de nuance dans le vert, provoqué par le déplacement des grains de chlorophylle qui se ramassent en pelotes au centre des cellules du parenchyme. A ce premier phénomène il est fréquent de voir s'ajouter la production dans le suc cellulaire d'un principe colorant rouge, soluble dans l'eau ; la feuille rougit alors, comme on le voit par exemple dans le Lierre-terrestre, la Joubarbe des toits, le Fraisier, et en général dans la végétation des hautes montagnes. Ailleurs il ne se fait pas de matière colorante nouvelle, mais c'est la chlorophylle elle-même qui se modifie et devient brunâtre ; la feuille prend alors une couleur brun foncé, comme dans les Conifères et le Buis.

Quand la feuille est morte, soit après quelques mois, soit après quelques années, elle se dessèche parfois sur place et se détruit petit à petit, comme on peut le voir sur les Chênes ; le plus souvent elle tombe. La chute a lieu de deux manières. Tantôt la feuille se détache nettement au ras de la tige, laissant à sa place une cicatrice, et tombe tout entière comme dans nos arbres et arbustes. Tantôt elle laisse adhérente à la tige la partie inférieure de son pétiole, comme dans les Palmiers et les Fougères arborescentes. Plus tard, ces bases de feuilles vont se détruisant peu à peu et, quand elle est suffisamment âgée, la tige en est dé garnie dans sa région inférieure.

§ 2

Ramification de la feuille.

Quand la feuille se compose d'un limbe, d'un pétiole et d'une gaine, on peut dire qu'elle a déjà subi une première ramification, suivie d'une différenciation assez profonde entre les trois parties ainsi séparées. Aussi une pareille feuille est-elle plus parfaite au point de vue morphologique qu'une feuille formée seulement d'un limbe et d'un pétiole, ou d'un limbe et d'une gaine, et surtout qu'une feuille sessile.

A leur tour la gaine, mais surtout le pétiole et le limbe peuvent se ramifier

de diverses manières. Cette ramification est presque toujours latérale, parfois cependant terminale.

Ramification latérale du limbe. — La ramification latérale du limbe peut avoir lieu dans son plan ou perpendiculairement à sa surface.

1° *dans son plan.* — La ramification du limbe dans son plan se manifeste, une fois qu'il est complètement développé, par des découpures plus ou moins profondes du parenchyme entre les nervures. Il arrive souvent que le limbe ne se ramifie pas. Son bord est alors convexe en tous les points, dépourvu d'angles rentrants; il est *entier* (fig. 99 à 106). C'est ce qui a lieu nécessairement dans les feuilles rectinerves et uninerves, et fréquemment aussi dans les deux autres modes de nervation (Buis, Lilas, Pervenche, Nénuphar, etc.).

Considérons maintenant une feuille à nervation pennée. Si le contour ne rentre que faiblement entre les nervures principales, en découpant autour de leurs

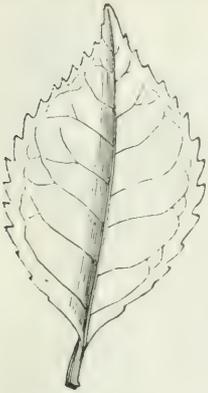


Fig. 107.



Fig. 108.



Fig. 109.



Fig. 110.

sommets autant de festons arrondis ou de dents aiguës, le limbe est *crénelé* dans le premier cas (Lierre-terrestre), *denté* dans le second (fig. 107) (Hêtre, Coudrier, etc.). S'il rentre jusque vers le milieu de la distance entre le bord et la nervure médiane, les dents profondes et plus ou moins larges ainsi séparées sont des *lobes* (fig. 108 et 109) et le limbe est *lobé* (Chêne, Artichaut, etc.). S'il rentre jusqu'au voisinage de la nervure médiane, le lobe devient une *partition* et le limbe est *partit* (Coquelicot). Enfin s'il atteint la nervure médiane, chaque lobe devient un *segment* et le limbe est *séqué* (Cresson d'eau, Aigremoine). Entre ces divers degrés, qu'on adopte comme points de repère, il y a naturellement tous les intermédiaires.

Pour exprimer d'un seul mot le mode de nervation du limbe, d'où résulte sa forme générale, et son mode de ramification, d'où dépend sa conformation particulière, on dira que, dans les divers cas qui précèdent, la feuille est *pennidentée*, *pennilobée*, *pennipartite*, *penniséquée*.

Avec la nervation palmée, les mêmes degrés de ramification donneront lieu respectivement à une feuille *palmidentée* (fig. 110), *palmilobée* (Ricin (fig. 111), Érable, Vigne, Figuier, Lierre), *palmipartite* (Aconit), *palmiséquée* (Quintefeuille).

Plusieurs de ces découpures peuvent se superposer sur le même limbe ; ainsi les lobes peuvent être crénelés ou dentés, les segments peuvent être lobés, etc.



Fig. 111.



Fig. 112.

Houx (*Ilex aquifolium*) appelée vulgairement Houx-Ilérisson, ces segments dressés sur la face supérieure de la feuille sont pointus comme les dents du bord.

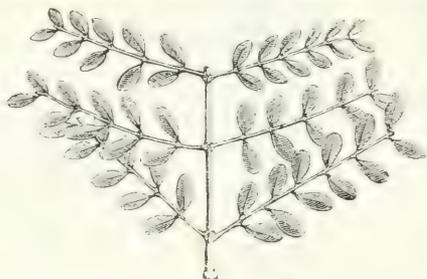


Fig. 115.

Ailleurs, comme chez les Graminées, le limbe forme à sa base une lame relevée en manchette perpendiculairement à sa direction ; on la nomme *ligule* (fig. 105). Quand elle est très développée, la ligule reçoit des nervures du limbe un certain nombre de branches qui la parcourent parallèlement.



Fig. 111.

2° *perpendiculairement à sa surface.* — Ordinairement le limbe ne se ramifie que dans son plan. Mais parfois, dans les *Drosera*, par exemple, il produit sur sa face supérieure des prolongements grêles renflés en massue et qui reçoivent chacun une petite nervure perpendiculaire au plan de la nervation générale. Ce sont autant de segments. Dans la variété du

Ailleurs, comme chez les Graminées, le limbe forme à sa base une lame relevée en manchette perpendiculairement à sa direction ; on la nomme *ligule* (fig. 105). Quand elle est très développée, la ligule reçoit des nervures du limbe un certain nombre de branches qui la parcourent parallèlement. Elle n'est donc pas autre chose qu'une ramification du limbe à sa base, perpendiculairement à son plan.

Ramification latérale du pétiole. — Le pétiole produit souvent de chaque côté une série de pétioles secondaires terminés chacun par un limbe pareil au sien. Chacun de ces limbes secondaires avec son pétiole est une *foliole*, et la feuille tout entière est dite *composée* (fig. 112). A son tour chaque pé-

tiole secondaire peut se ramifier et produire des pétioles avec des limbes tertiai-

res (fig. 115), ceux-ci des pétioles avec des limbes de quatrième ordre (fig. 114), et ainsi de suite. La feuille est alors composée à deux degrés, à trois degrés, etc., les limbes partiels étant d'autant plus petits que leur nombre est plus grand. Si la ramification est très abondante, ils peuvent se réduire à un très léger aplatissement au bout des pétioles du dernier ordre et la feuille n'est alors tout entière, pour ainsi dire, qu'un pétiole un grand nombre de fois ramifié. C'est ce qu'on voit dans certaines Ombellifères (*Ferula*, *Fœniculum*, etc.).

Si les pétioles secondaires s'échelonnent en deux rangées le long du pétiole primaire, la ramification est pennée et la feuille *composée pennée* (fig. 112), *bi-pennée* (fig. 115), *tripennée* (fig. 114). Les folioles sont alors le plus souvent opposées deux à deux par paires (Robinia, Frêne, Ailante), quelquefois alternes (*Cy-*



Fig. 115.



Fig. 116.



Fig. 117.

cas, certaines Fougères). Il peut n'y avoir qu'une seule paire de folioles latérales (Haricot, Mûliot, etc.) (fig. 115).

Si les pétioles secondaires, insérés tous au même point, divergent en décroissant de taille à droite et à gauche à partir du prolongement du pétiole primaire, la ramification est palmée et la feuille *composée palmée* (Lupin, Marronnier, etc.) (fig. 116). Elle peut aussi n'avoir que trois folioles (Trèfle, fig. 117). Quand les folioles plus nombreuses se disposent tout autour du sommet du pétiole dans un plan perpendiculaire à sa direction, la feuille est *composée peltée* (*Sterculia*, *Paratropia*, etc.).

Le pétiole primaire ne se termine pas toujours par un limbe. Comme s'il était épuisé par la production des pétioles secondaires, il finit quelquefois au-dessus de la dernière paire de folioles par une petite pointe. La feuille est alors, comme on dit, composée sans impaire (Fève, Pois, *Gleditschia*, *Acacia*, etc.) (fig. 112 et 113); elle peut n'avoir que deux folioles (certains *Lathyrus*).

Stipules. — A droite et à gauche du point où s'insère sur la tige une feuille pétiolée ou sessile, on trouve souvent deux lames plus ou moins développées, appelées *stipules*. Leur forme est dissymétrique, de sorte que chaque stipule est comme l'image de l'autre dans un miroir. Elles sont ordinairement petites, mais dans la Pensée, le Pois, le Tulipier, etc., elles atteignent d'assez grandes dimensions. D'habitude elles diffèrent profondément de la feuille, mais dans nos Rubiacées indigènes (*Galium*, *Asperula*, *Rubia*), elles lui ressemblent entièrement de forme et de grandeur et l'on dirait trois feuilles indépendantes insérées côte à

côte. Souvent les stipules se dessèchent de bonne heure et se détachent quand la feuille se développe. La plupart des arbres de nos forêts (Chêne, Charme, Châtaignier, etc.) ont de ces stipules *caduques*. Dans le Hêtre, elles se dessèchent aussi, mais demeurent longtemps appendues à droite et à gauche du pétiole.

Les stipules doivent être considérées comme le résultat d'une ramification très précoce du pétiole ou du limbe à sa base et dans son plan. C'est à proprement parler une première paire de folioles, différenciées le plus souvent par rapport au limbe primaire et par rapport aux autres folioles s'il s'en produit, et adaptées à une fonction spéciale. Toute feuille pourvue de stipules est donc en réalité une feuille composée. Il suffit, pour s'en convaincre, de remarquer que les nervures des stipules vont toujours s'attacher, à peu de distance au-dessous de la surface de la tige, aux nervures du pétiole ou du limbe primaire dont elles ne sont que des ramifications.

Les stipules peuvent elles-mêmes se ramifier dans leur plan, prendre des dents, des lobes, et même se diviser en deux ou plusieurs segments semblables placés côte à côte. Ainsi, dans nos Rubiacées indigènes, il n'est pas rare de voir le limbe avoir de chaque côté deux stipules semblables entre elles et à lui. La feuille est alors une feuille composée palmée à cinq folioles sessiles et les deux feuilles opposées de chaque nœud simulent un verticille de dix feuilles.

Les stipules contractent parfois soit avec le pétiole qu'elles touchent, soit entre elles, une union due à une croissance intercalaire commune, une conerescence. Dans le Rosier et le Trèfle, elles sont ainsi unies avec la base du pétiole, en forme de gaine, et ne s'en détachent que dans leur portion terminale. Ailleurs elles s'unissent entre elles bord à bord, soit du côté du pétiole en passant dans l'aisselle entre lui et la tige, comme dans le *Melanthus major*, l'*Houttuynia cordata*, etc., soit du côté opposé en formant une lame à deux nervures et souvent bilobée, diamétralement opposée à la feuille, comme dans les *Astragalus*, *Ornithopus*, etc., soit enfin des deux côtés à la fois en formant un étui qui persiste autour de la base de l'entre-nœud comme dans les Polygonées (Renouée, Oseille, etc.), ou une coiffe qui recouvre toute la partie supérieure de la tige et qui tombe quand la feuille suivante s'épanouit, comme dans le Figuier, le Magnolier, etc. Il est évident qu'entre une double stipule axillaire comme celle du *Melanthus major* et une ligule comme celle des Graminées, il n'y a qu'une différence de hauteur d'insertion : cette stipule est une sorte de ligule basilaire, cette ligule est une sorte de double stipule exhaussée. Aussi quand la gaine manque aux feuilles des Graminées, la ligule, qui se développe alors davantage, devient-elle une stipule axillaire engainante semblable à celle des Polygonées. C'est ce qui a lieu dans ces plantes pour la première feuille de la tige normale, c'est-à-dire le cotylédon, et pour certaines feuilles modifiées qui avoisinent les fleurs.

Quand deux feuilles stipulées sont insérées en face l'une de l'autre au même nœud, les stipules voisines s'unissent parfois en une lame bilobée, comme dans le Houblon. Si les stipules des deux feuilles opposées ont même grandeur et même forme que le limbe, comme dans nos Rubiacées indigènes, de deux choses l'une : elles demeurent libres et il semble qu'on ait affaire à un verticille de six feuilles indépendantes, ou bien elles se soudent deux à deux en un limbe de même forme et de même grandeur que celui de la feuille et il semble qu'on

ait sous les yeux un verticille de quatre feuilles autonomes, comme dans la Croisette (*Galium cruciatum*). Mais dans tous les cas les deux limbes primaires se distinguent facilement aux bourgeons ou aux branches que la tige porte à leur aisselle et dont les limbes stipulaires sont toujours dépourvus.

Stipelles. — Les feuilles composées pennées portent quelquefois sur le pétiole primaire, à l'insertion des folioles, de petites languettes qui paraissent être à chaque foliole ce que les stipules sont à la feuille totale; ce sont des *stipelles* (*Robinia*, Haricot (fig. 115), etc.).

Divers types de ramification latérale de la feuille. — Que la feuille soit simple ou composée, la ramification qui s'opère dans son plan se rattache aux types généraux que nous avons distingués p. 58 et que nous avons retrouvés successivement dans la racine et dans la tige. Si c'est le mode penné, elle s'opère en grappe, ou, quand les folioles sont sessiles, en épi. Si c'est le mode palmé, elle a lieu en ombelle, ou, quand les folioles sont sessiles, en capitule.

Mais elle peut aussi se développer en cyme. C'est ce qui arrive quand il ne se fait à droite et à gauche du segment terminal qu'un seul segment latéral, lui-même ramifié; c'est le début d'une cyme bipare. Mais ordinairement chaque segment latéral se ramifie en sympode et forme une cyme unipare le plus souvent scorpioïde (*Hellébore*). Certaines Aroïdées (*Dracunculus*, *Sauromatum*, *Amorphophallus*, etc.) en offrent de beaux

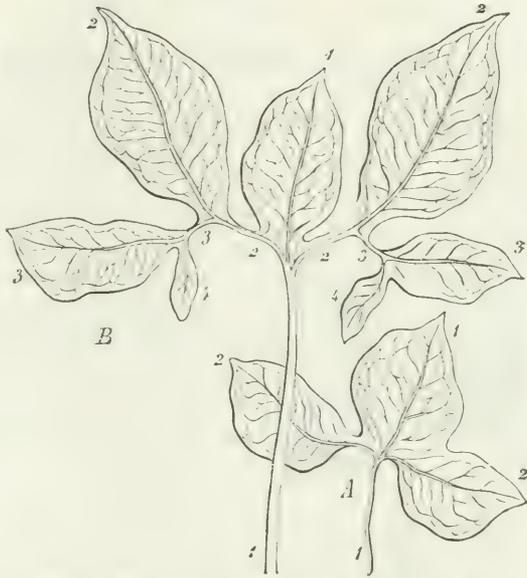


Fig. 118. — *Amorphophallus bulbosus*. A, une feuille avec un limbe une seule fois ramifié; B, une feuille plus grande avec un limbe plusieurs fois ramifié (Sachs).

exemples. La fig. 118 montre en A une petite feuille d'*Amorphophallus* qui n'a formé qu'un seul segment de chaque côté. Si la feuille est plus vigoureuse, comme en B, chaque segment latéral (2,2), forme sur son bord externe un segment de troisième ordre (3,3), qui à son tour produit du même côté un segment de quatrième ordre (4,4), et ainsi de suite. La cyme bipare commençante (1,2) se continue donc de chaque côté en une cyme unipare scorpioïde (2,3,4). Une pareille feuille est dite *pédalée*.

Ramification terminale de la feuille. Dichotomie foliaire. — Les feuilles de certaines Fougères, peut-être même de toutes les Fougères, se ramifient par dichotomie terminale répétée dans leur plan. Cette dichotomie se développe souvent en un sympode scorpioïde ou hélicoïde.

La feuille du *Platynerium alaicorne*, par exemple, présente une série de bifur-

cations successives. Le pétiole de l'*Adiantum pedatum* se divise en deux branches égales, dont chacune produit par dichotomies successives, toujours plus fortes en dehors qu'en dedans, un sympode scorpioïde. Les branches les plus faibles, par une série de dichotomies alternativement plus fortes à droite et à gauche, forment ensuite un sympode hélicoïde et constituent ainsi une sorte de pétiole continu portant latéralement des folioles pennées alternes. On doit peut-être regarder toutes les feuilles composées pennées des Fougères, avec leur folioles toujours alternes, comme des dichotomies sympodiques hélicoïdes, dont le pétiole serait le sympode et les folioles les branches les plus faibles rejetées de côté.

§ 5

Origine et croissance de la feuille.

Origine de la feuille. — C'est dans le bourgeon que s'opèrent la naissance et

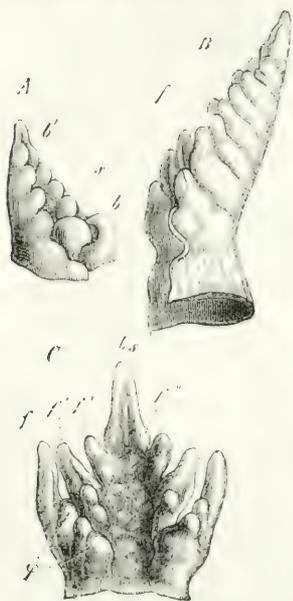


Fig. 119. — Développement d'une feuille composée pennée d'Ombellifère. A et B, dans le Panais (*Pastinaca sativa*): s, sommet de la tige; b, la dernière feuille; b', l'avant-dernière, commençant à former ses folioles, qui sont plus développées en f. — C, dans le *Levislicum officinale*; bs, extrémité de la feuille; f, f', f'', les folioles de premier ordre; s, celles de second ordre (Sachs).

les premiers développements de la feuille et c'est là qu'il faut aller les étudier. On y voit poindre d'abord un petit mamelon arrondi, formé par une excroissance de la couche périphérique de la tige, non loin du sommet (fig. 77, 78 et 79). Ce mamelon s'élargit bientôt transversalement et en même temps s'allonge plus vite sur sa face externe que sur sa face interne (fig. 119, A, b). La jeune feuille se courbe par conséquent de manière à recouvrir bientôt la terminaison de la tige et les mamelons plus jeunes qui s'y sont formés au-dessus d'elle. Quand elle se ramifie, elle forme ensuite à droite et à gauche une série de protubérances (fig. 119, A et B), qui croissent d'abord par leur sommet, puis produisent à leur tour des mamelons de troisième ordre (fig. 119, C), et ainsi de suite.

C'est précisément, comme on sait, l'ensemble de toutes ces jeunes feuilles rapprochées, de plus en plus développées et se recouvrant de plus en plus du sommet à la base, qui constitue à un moment donné le bourgeon terminal d'une tige ou d'une branche. Si la feuille naît isolée à une assez grande distance du sommet de la tige, comme dans le *Pteris aquilina*, il ne se constitue pas de bourgeon terminal.

L'origine de la feuille est donc toujours exogène.

Croissance terminale de la feuille. — Comme la racine et la tige, la feuille, une fois née, croît d'abord par son sommet où de nouvelles cellules s'ajoutent aux anciennes. Quel-

quelquefois cette croissance terminale se poursuit longtemps, comme on le voit dans les Fougères et les Ophioglossées. Les grandes feuilles du *Pteris aquilina* et de l'*Aspidium Filix-mas*, par exemple, commencent à se former deux ans avant de s'épanouir et la troisième année leur croissance terminale dure plusieurs mois. Dans les *Gleichenia*, *Mertensia*, *Hymenophyllum*, etc., la croissance de la feuille épanouie s'interrompt à la fin de la période végétative, pour reprendre au printemps suivant, et se prolonger ainsi pendant un certain nombre d'années. La nervure médiane de la feuille des *Lygodium* s'allonge de la sorte indéfiniment et s'enroule autour des supports à la façon d'une tige volubile.

Mais presque toujours cette croissance terminale est de très courte durée, et c'est par un puissant allongement intercalaire que la feuille poursuit son développement dans le bourgeon, s'épanouit, et acquiert sa dimension définitive.

Croissance intercalaire (1). — Quand sa courte croissance terminale a pris fin, la petite feuille primordiale, encore homogène, ne tarde pas à se différencier en deux parties. Sa région inférieure demeure souvent tout à fait stationnaire, mais fréquemment aussi elle s'accroît plus tard, soit sur chaque bord pour produire les stipules, soit dans toute son étendue pour former la gaine, soit même à la fois de ces deux manières en donnant naissance à une gaine surmontée de deux stipules (Rosier, Potentille, etc.). La région supérieure se développe au contraire de suite pour produire d'abord le limbe et plus tard le pétiole, s'il s'en fait un. La formation du pétiole est donc toujours postérieure tout au moins à la première apparition du limbe, qu'il soulève en s'intercalant entre lui et la région basilaire de la feuille.

Comme celle d'un entre-nœud, la croissance intercalaire du limbe et la formation de ses diverses parties latérales de premier ordre : nervures, dents, lobes, folioles, etc., peut s'accomplir de manières très différentes, qui se laissent rattacher à quatre types.

Tantôt elle s'opère également dans tous les points ; toutes les parties nouvelles sont de même âge. On peut la dire *simultanée*. Tantôt au contraire elle se localise dans une certaine zone, où elle continue d'agir pendant qu'elle a cessé partout ailleurs. Les parties nouvelles sont alors d'âge différent, d'autant plus jeunes qu'elles sont plus rapprochées de cette zone ; la croissance est *successive*. Suivant les cas, elle l'est de trois manières diverses. Si la zone de croissance intercalaire est à la base du limbe, les parties se succèdent par rang d'âge décroissant du sommet à la base : la croissance est *basipète*. Si elle est située vers le sommet, c'est l'inverse ; la croissance est *basifuge*. Enfin si elle occupe le milieu de la feuille, les parties se succèdent par rang d'âge décroissant du sommet à la base dans la moitié supérieure et de la base au sommet dans la moitié inférieure ; la croissance est *mixte*.

C'est la croissance successive qui est le plus répandue et c'est suivant le mode basipète qu'elle paraît s'opérer le plus souvent. Alors les dents ou les lobes, si la feuille est simple, les folioles, si elle est composée, naissent, et plus tard vont d'ordinaire en décroissant de taille, du sommet à la base. Il en est ainsi, par

(1) Trécul : *Mémoire sur la formation des feuilles* (Ann. des sc. nat., 4^e série, XX, p. 255, 1855). — Eichler : *Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes*. Marburg, 1861.

exemple, dans les feuilles rectinerves de toutes les Monocotylédones (Graminées, Cypéracées, Liliacées, etc.), dans les feuilles simples pennées de la plupart de nos arbres (Bouleau, Aulne, Saule, Chêne, etc.), dans les feuilles simples palmées de l'Érable, de la Vigne, du Géranium, etc., dans les feuilles composées pennées du Rosier, de la Pimprenelle, etc., dans les feuilles composées palmées du Marronnier, du Lupin, etc.

Le mode basifuge est aussi très fréquent. Les dents ou lobes de la feuille simple, les folioles de la feuille composée, apparaissent alors et plus tard vont d'ordinaire décroissant de taille de la base au sommet. Il en est ainsi dans les feuilles simples pennées du Tilleul et du Bégonia, dans les feuilles composées pennées de beaucoup de Légumineuses (*Robinia*, *Galega*, *Vicia*, etc.) et d'Ombellifères, de l'Ailante, du Sumac, du *Mahonia*, etc.

Le type mixte est plus rare; on l'observe chez beaucoup de Composées (*Centaurea*, *Achillea*, *Anthemis*, *Taraxacum*, etc.). La croissance simultanée, enfin, se rencontre surtout dans les feuilles pennées ou palmées des Palmiers (*Chamærops*, *Chamædorea*, etc.).

Quand les parties latérales, les folioles par exemple, se réduisent à deux (fig. 115 et 117), il est impossible de dire auquel des quatre modes précédents la croissance se rattache, sans que cependant on soit fondé à établir pour ce cas particulier un type distinct. C'est ce qui arrive dans le Trèfle, le Cytise, le Fraisier, l'Ancolie, etc.

Si le limbe se ramifie à plusieurs degrés, c'est ordinairement après que toutes les ramifications de premier ordre se sont constituées comme il vient d'être dit, que celles du second ordre naissent sur elles, et plus tard celles du troisième ordre sur celles du second. Quand la croissance est basifuge au premier degré, elle se maintient telle à tous les degrés suivants. Quand elle est basipète, au contraire, elle devient assez souvent basifuge à partir du second degré, et le même limbe présente, suivant ses parties, deux modes de croissance différents. Ainsi, par exemple, dans l'Érable, les lobes de la feuille se forment de haut en bas, tandis que chacun d'eux produit ses dents de bas en haut.

L'époque, toujours tardive, d'apparition du pétiole est assez variable. Dans les feuilles palmées ou composées palmées, il ne se forme qu'après les diverses parties constitutives du limbe, et il en est de même dans beaucoup de feuilles pennées. Pourtant chez certaines de celles-ci, il apparaît avant la formation des parties latérales du limbe (Tulipier, Rosier, etc.).

La formation des stipules offre les mêmes variations. Elles apparaissent avant la première née des folioles de premier ordre (*Vicia*, *Lathyrus*, etc.), ou pendant leur formation (*Daucus*, *Cicuta*, *Poterium*, etc.), ou au plus tard immédiatement après la dernière d'entre elles (*Eryngium*, *Rosa*, *Melanthus*, etc.). Leur croissance est ordinairement rapide. Aussi ont-elles dans le premier âge de la feuille une dimension relative très considérable et un rôle important. Dans le bourgeon, elles chevauchent par leur bord interne sur la face dorsale de la jeune feuille pour la recouvrir en tout ou en partie (Tilleul, Orme, Chêne); ou bien, au contraire, elles se glissent entre la feuille et la tige de façon à envelopper le reste du bourgeon (Tulipier, certains Figuiers, etc.). De l'une ou de l'autre façon, les stipules forment souvent des sortes de chambres protectrices,

où les jeunes feuilles se développent et qu'elles quittent lors de leur allongement et de leur épanouissement.

Enfin la gaine, quand elle existe, se développe vers la même époque que les stipules; chez les Ombellifères, par exemple, c'est ordinairement après la formation de la dernière née des folioles de premier ordre.

Conerescence des feuilles entre elles. — Nous avons vu (p. 518) que d'une stipule à l'autre, en arrière ou en avant, il peut s'établir une union intime résultant d'une croissance intercalaire commune. De même les deux bords de la gaine d'une feuille engainante peuvent s'unir en un étui fermé enveloppant l'entre-nœud supérieur, comme dans les Cypéracées; ou bien les deux oreillettes d'une feuille sessile peuvent s'unir du côté opposé de la tige, qui a l'air de traverser la feuille, comme dans l'*Uvularia grandiflora* et le *Bupleurum rotundifolium* (fig. 120). Dans tous ces cas, il y a conerescence entre les diverses parties d'une même feuille.

Le même phénomène peut se produire entre feuilles différentes. C'en est déjà un exemple quand on voit dans le Houblon, et mieux encore dans la Croisette (*Galium cruciatum*), les stipules voisines de deux feuilles

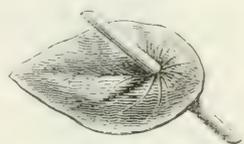


Fig. 120.

opposées s'unir et se confondre dans une croissance commune. Cette union peut se produire aussi directement entre les limbes. Quand deux feuilles sessiles opposées s'attachent à la tige par une large insertion, elles se touchent, se pressent et peuvent subir plus tard une croissance intercalaire commune. Elles forment alors une lame unique traversée au centre par la tige (*Crassula perfoliata*, Chèvrefeuille (fig. 121)). Si elles sont pétiolées engainantes, leurs gaines s'unissent parfois en un étui qui entoure la base de l'entre-nœud supérieur, comme dans la Saponaire ou dans les cotylédons du Radis.



Fig. 121.

Cette conerescence est très fréquente dans les feuilles modifiées qui composent la fleur des Phanérogames et nous y reviendrons plus tard. Il était nécessaire de montrer ici qu'elle existe tout aussi bien dans les feuilles ordinaires.

Conerescence de la feuille avec la tige qui la porte ou avec la branche née à son aisselle. Déplacement. — Un phénomène du même ordre peut se produire aussi soit entre la feuille et la tige qui la porte, soit entre la feuille et la branche qui naît à son aisselle. Si la feuille et l'entre-nœud qui la surmonte croissent tous les deux par leur base, il peut arriver que les deux zones s'unissent et qu'une croissance commune soulève ensemble les deux membres, qui ne se séparent que plus haut, à une distance plus ou moins grande du nœud. La feuille semble alors insérée sur la tige au-dessus de son insertion vraie, et la distance entre l'insertion apparente et l'insertion réelle mesure précisément la durée de la croissance commune (*Epiphyllum*, etc.).

De même, si la feuille et le premier entre-nœud du rameau né à son aisselle croissent en même temps par leur base, leurs deux zones d'accroissement peuvent se confondre, et les deux organes, entraînés par une croissance commune, ne se séparent que plus haut. Le rameau axillaire semble alors inséré quelque part

sur la nervure médiane de la feuille, qui paraît dépourvue de rameau à son aisselle (inflorescence du Tilleul, de l'*Helwingia rusciflora*). Ou bien c'est la feuille qui semble insérée plus ou moins haut sur son rameau axillaire, tandis que celui-ci n'a sur la tige aucune feuille au-dessous de lui (région florifère des *Sedum*, de plusieurs *Solanées*, etc.). Dans ce dernier cas, si la ramification de la

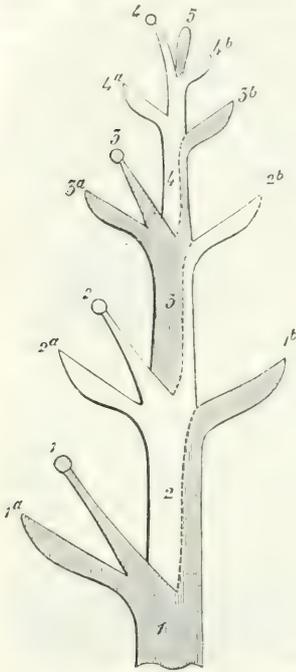


Fig. 122. — Figure théorique représentant l'union des feuilles avec leurs rameaux axillaires dans une ramification sympodique (d'après Nägeli et Schwendener).

ces divers modes de déplacement, quand on étudie la disposition des feuilles sur la tige.

Concrescence simultanée des branches axillaires avec la tige et avec les feuilles. — La croissance commune qui peut unir, d'une part, comme on l'a vu p. 266, une branche avec la tige qui la porte, d'autre part, comme on vient de le voir, une feuille avec sa branche axillaire, peut aussi frapper ces trois parties à la fois et les unir en un seul tout. Les organes aplatis des *Xylophylla* et des *Phyllocladus* ont précisément cette origine. Ils sont composés d'une branche portant deux séries de feuilles et à leur aisselle deux séries de rameaux, le tout uni par une croissance commune. Chaque feuille ne dépasse que très peu son insertion apparente, en formant une dent au bord de l'organe aplati. Chaque rameau ne dépasse également ce bord que par son bourgeon terminal, situé à l'aisselle de chaque petite dent.

Les organes aplatis des *Xylophylla* et des *Phyllocladus* ont donc une tout autre valeur morphologique que ceux des *Ruscus*, auxquels on les assimile souvent. Ces

tige se développe en sympode, la chose est un peu plus difficile à démêler, et mérite de fixer un instant l'attention. La figure 122 représente une pareille disposition.

Soit 1,1, la première branche avec ses deux feuilles 1^a et 1^b; à l'aisselle de la feuille 1^b se développe la branche 2,2 avec ses deux feuilles 2^a et 2^b; à l'aisselle de la feuille 2^b se forme une branche 5,5 avec ses deux feuilles 5^a et 5^b, etc. Les portions inférieures des branches successives 1, 2, 5, 4, forment un sympode vertical, avec cette circonstance particulière que chaque fois la feuille mère à l'aisselle de laquelle se développe le rameau suivant s'unit à ce rameau par une croissance commune et se trouve reportée sur lui à une certaine hauteur. Supposons que les extrémités arrondies 1, 2, 5, 4, soient autant de fleurs, la figure représentera l'inflorescence de certaines *Solanées*. Retirons les feuilles 1^a, 2^a, 5^a, 4^a, ce sera l'inflorescence du *Sedum*. Admettons au contraire que les feuilles 1^a, 2^a, 5^a, 4^a, produisent aussi des branches avec un pareil déplacement des feuilles mères, ce sera le mode de ramification et la disposition des feuilles dans le *Datura*.

Il faut naturellement tenir grand compte de

derniers sont de simples rameaux aplatis ; les autres sont des pousses ramifiées concrescentes.

Arrêt de croissance, avortement des feuilles. — La feuille peut ne pas avoir du tout d'allongement intercalaire. Une fois sa croissance terminale épuisée, ce qui a lieu presque toujours de très bonne heure dans le bourgeon, elle cesse alors de grandir, elle avorte. L'Asperge, le Petit-Houx, beaucoup de Cactées, les Euphorbes cactiformes, le *Psilotum*, n'ont jamais que de pareilles feuilles imparfaites. Mais même chez les plantes qui ont les feuilles les plus développées, il arrive souvent qu'un grand nombre d'entre elles sont ainsi atrophiées par arrêt de croissance, comme dans le Cycas, le Pin, le Fraisier, etc.

Quelquefois l'arrêt de croissance de la feuille est plus précoce encore et, sur la tige développée, il devient difficile d'en retrouver la trace au-dessous des bourgeons axillaires qui en marquent la position. Il en est ainsi par exemple pour les feuilles de l'axe général d'inflorescence des Graminées et de certaines Légumineuses (*Amorpha fruticosa*).

Enfin il est des cas où la première origine même de la feuille fait défaut, comme sur l'axe d'inflorescence des Crucifères. C'est seulement à partir de la formation des rameaux qu'on peut alors fixer par analogie la position virtuelle des feuilles absentes. C'est aussi seulement par analogie qu'on peut les dire avortées.

Dans ce qui précède, l'arrêt de croissance s'étend à la totalité de la feuille, mais il peut aussi n'en intéresser qu'une partie. Si la région inférieure de la feuille primordiale ne prend aucun accroissement, la feuille est dépourvue à la fois de stipules et de gaine, sans qu'il soit exact de dire que l'une ou l'autre de ces parties y ait avorté ; elles ne se sont pas formées. De même si la région supérieure cesse de croître après avoir formé le limbe, la feuille est dépourvue de pétiole, sans qu'on puisse dire que le pétiole y ait avorté. Parfois cependant les stipules se forment et ensuite avortent, quelquefois au point de ne laisser que des traces peu visibles, comme dans les Crucifères. Ailleurs, c'est au contraire le limbe qui avorte, pendant que les stipules (*Lathyrus aphaca*), ou la gaine (*Iris*) prennent un grand développement. Dans les feuilles composées pennées sans impaire, le limbe terminal a de même avorté ; il était présent dans le bourgeon où il dépassait même en grandeur les folioles latérales. Enfin dans les plantes à phyllodes le limbe avorte aussi au sommet du pétiole élargi.

Inégalité de croissance des feuilles. Hyponastie et épinastie. Circumnutation. Torsion. — Ordinairement la face externe ou dorsale de la feuille croît d'abord plus rapidement que sa face interne ou ventrale ; l'organe se courbe donc en tournant sa concavité vers la tige ; il est hyponastique. Plus tard la face interne commence à son tour à croître plus fortement, de sorte que la feuille se redresse perpendiculairement à la tige, ou même s'infléchit en sens contraire, sa face dorsale devenant concave. C'est ainsi qu'elle sort du bourgeon, qu'elle s'épanouit ; elle est alors épinastique. Toutes les feuilles ordinaires puissamment développées se comportent de la sorte, et particulièrement celles des Fougères qui sont d'abord enroulées en crosse vers la tige, puis se déroulent en s'infléchissant souvent en arrière, et enfin deviennent droites. Dû à une inégalité de croissance, ce mouvement d'hyponastie et d'épinastie est déjà une mutation qui s'opère dans le plan médian de la feuille.

Une fois les feuilles épanouies, et tant qu'elles s'allongent, leur croissance change d'intensité successivement tout autour de l'organe, d'où résulte un mouvement révolatif, une circummutation dont le siège est en général dans le pétiole, parfois dans le limbe et quelquefois en même temps dans ces deux parties (1). Les ellipses décrites sont ordinairement très étroites, de sorte que le mouvement s'accomplit presque dans un plan vertical. Pourtant dans le *Camellia*, dans l'*Eucalyptus*, le petit axe égale au moins la moitié du grand, et dans le *Cissus* l'ellipse devient presque un cercle. Pour inscrire ces mouvements, on procède comme il a été dit pour la tige à la page 268.

Enfin quelques feuilles, s'accroissant davantage ou plus longtemps dans leur couche périphérique que dans leur région profonde, tordent plus ou moins leur limbe. Il en est ainsi dans certaines Graminées, dans les *Alstrœmeria*, *Allium ursinum*, etc.

§ 4

Mouvements périodiques spontanés des feuilles développées

Les divers mouvements de nutation des feuilles ont une existence générale, et comme ils sont directement provoqués par la croissance, ils prennent fin avec elle. La plupart des feuilles entièrement développées restent donc désormais immobiles dans la direction qu'elles ont acquise sous l'influence des diverses forces internes et externes qui ont agi sur leur croissance, direction sur laquelle nous aurons à revenir plus loin.

Il en est pourtant quelques-unes qui, leur croissance achevée, commencent à se mouvoir périodiquement sous l'influence de causes internes encore mal connues. Ces mouvements périodiques spontanés n'appartiennent qu'aux feuilles; on ne les a rencontrés jusqu'ici ni dans les tiges, ni dans les racines. Si la cause interne qui les provoque était connue avec certitude, leur étude serait plutôt du ressort de la physiologie interne; en attendant, on peut les considérer ici comme intéressant la morphologie externe de la feuille.

Nature de ces mouvements. — Ils consistent essentiellement en un abaissement et un relèvement alternatif de la feuille entière et de chacune de ses folioles si elle est composée. A cet effet, la base du pétiole primaire, la base des pétioles secondaires ou des folioles présente un renflement plus ou moins développé. C'est ce renflement qui est le siège exclusif de la courbure; la feuille ou la foliole est entraînée passivement par lui; aussi l'appelle-t-on souvent renflement moteur. On observe ces mouvements spontanés dans les feuilles d'un certain nombre de Légumineuses, Oxalidées, Marantacées, dans les *Marsilia*, etc.

Parfois l'oscillation ne dure que quelques minutes et se produit constamment, le jour comme la nuit, pourvu que la température soit suffisamment élevée. C'est alors que la spontanéité du mouvement et son indépendance vis-à-vis des causes

(1) Darwin : *The power of movement in plants*, p. 226, 1880.

extérieures apparaît dans toute sa netteté. Malheureusement ces cas sont peu nombreux. Il en est ainsi dans les petites folioles latérales de la feuille trifoliolée du Sainfoin oscillant (*Hedysarum gyrans*), Papilionacée de l'Inde, et dans le grand pétale du *Megaclinium falcatum*, Orchidée d'Afrique.

Les folioles latérales du Sainfoin oscillant (fig. 125) s'insèrent sur le pétiole général par de petits pétioles secondaires grêles et longs de 4 à 5 millimètres. C'est par la courbure de ces pétioles secondaires que les folioles sont promenées circulairement, en décrivant à peu près une surface conique. Suivant la température, qui doit être d'au moins 22°, il leur faut 2 à 5 minutes environ pour faire un tour. Le mouvement, plus lent dans la montée que dans la descente, est souvent irrégulier, s'interrompant, puis reprenant brusquement, et l'on a compté parfois soixante de ces saccades par minute.

Le grand pétale du *Megaclinium* est porté par une portion basilaire étroite, et ce sont les courbures alternatives de cette région inférieure qui lui impriment une lente oscillation dans le sens vertical.

Dans les autres feuilles mobiles, le mouvement périodique spontané coexiste avec un autre mouvement, dû aux variations d'intensité de la radiation solaire, et qui, plus énergique, le masque complètement dans les conditions naturelles. Pour l'observer, il faut donc le dégager en annulant l'action de la lumière, ce qui peut se faire en exposant la plante soit à l'obscurité, soit à une lumière artificielle d'intensité constante. Il en est ainsi dans les feuilles composées de certaines Légumineuses (*Mimosa*, *Acacia lophantha*, *Trifolium incarnatum* et *pratense*, *Phaseolus*), de beaucoup d'Oxalides et des *Marsilia*. Le mouvement de ces feuilles est d'ordinaire une simple flexion alternative vers le haut et vers le bas comme dans le Haricot, le Trèfle, l'Oxalide. Dans le *Mimosa* il est un peu plus compliqué; le pétiole primaire oscille encore verticalement, mais les folioles se meuvent d'arrière et d'en bas en avant et en haut.

On peut encore, par d'autres moyens, dégager le mouvement périodique de celui que les causes extérieures provoquent dans la même feuille. Si l'on abaisse progressivement la température, par exemple, le mouvement provoqué s'éteint d'abord, le mouvement spontané subsiste seul, pour disparaître à son tour si la température continue à diminuer. De même les vapeurs d'éther ou de chloroforme, convenablement ménagées, annulent le mouvement provoqué et laissent subsister le mouvement spontané.

Une température trop basse ou trop élevée, un séjour trop long à l'obscurité, ou même à l'ombre si la plante est très avide de lumière, le manque d'eau, le manque d'oxygène, l'action prolongée des vapeurs d'éther ou de chloroforme, annulent dans la plante la faculté de mouvoir spontanément ses feuilles et la mettent en état de rigidité; mais si le végétal n'a pas souffert, il reprend plus tard sa mobilité.

Mécanisme des mouvements spontanés. — Quel est maintenant le mécanisme de ces mouvements? Il réside tout entier, nous l'avons vu, dans le renflement basilaire du pétiole. La courbure alternative de ce renflement est due à ce

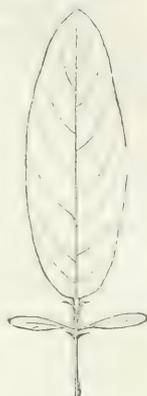


Fig. 125.

que tantôt sa région inférieure, tantôt sa région supérieure augmente de volume, ce qui porte la feuille tantôt vers le haut, tantôt vers le bas. Cette augmentation de volume n'a pas lieu par une croissance, qui serait désormais acquise et irrévocable. D'ailleurs la croissance de la feuille est totalement achevée quand le mouvement s'y manifeste. Elle ne peut donc être que le résultat d'un gonflement et d'un dégonflement alternatif des cellules. Ce gonflement a sa cause dans une plus grande absorption d'eau, ce dégonflement dans l'expulsion d'une partie de l'eau précédemment absorbée. Il s'agit de trouver la raison de cette entrée et de cette sortie du liquide.

Pour cela il suffit peut-être de considérer que le renflement est une sorte de tubercule renfermant dans ses cellules une réserve nutritive pour la feuille (1). La matière mise en réserve est principalement du sucre, substance qui jouit d'un pouvoir osmotique considérable. Supposons maintenant que ce sucre soit produit ou s'accumule dans les cellules du renflement, non pas d'une matière continue et égale en tous les points, mais par saccades et alternativement en bas et en haut. Il est très abondant, par exemple, dans la face inférieure: l'eau aspirée par lui dans la tige gonfle les cellules, la région inférieure se dilate, la feuille se relève. Une fois les cellules au maximum de tension, elles cèdent peu à peu leur liquide sucré au limbe où il s'évapore; elles se relâchent et, comme pendant ce temps les cellules de la région supérieure se gonflent, le renflement s'incurve vers le bas et la feuille s'abaisse.

Il y aurait ainsi, au point de vue des sucres et des substances analogues, quelque chose comme ce que nous avons appelé mutation pour la croissance même des cellules. Le mouvement spontané serait une mutation non par inégalité de croissance, mais par inégalité de condensation des réserves. Ce serait toujours, en somme, le résultat d'une inégalité alternative dans les phénomènes nutritifs.

§ 5

Disposition des feuilles sur la tige.

Les feuilles sont disposées avec régularité sur la tige qui les produit et les porte. Cette disposition régulière entraîne celle des branches normales, qui naissent ordinairement en superposition avec les feuilles et qui, en tout cas, ont avec elles une relation déterminée. Il y a donc un double intérêt à l'étudier.

En réalité, à chaque nœud de la tige, le corps de la plante se ramifie et cette ramification suit certaines lois de position. Considérée en elle-même, la production latérale ainsi formée peut être simple ou multiple. Si elle est simple, composée d'un seul membre, de deux choses l'une : ou bien elle se différencie et forme une feuille (comme dans toutes les feuilles dépourvues de bourgeon axillaire), ou bien elle est semblable à la tige et forme une branche (comme dans l'inflorescence des Crucifères). Si elle est multiple, les divers membres qui la

(1) En appliquant une idée émise par M. Bert pour expliquer une autre catégorie de mouvements (Comptes rendus, t. LXXXVII, p. 421, 1878).

composent se développent de bas en haut et le membre inférieur seul se différencie toujours en une feuille; l'autre, ou les autres sont semblables à la tige et deviennent des branches.

C'est du produit total de cette ramification, le plus souvent hétérogène, que l'on se propose de déterminer l'arrangement, si important pour l'architecture de la plante, quand on étudie la disposition des feuilles.

Les bases de cette étude ont été posées au § 4 du chapitre I^{er}. La ramification du corps d'une plante feuillée ne se fait pas, en effet, suivant d'autres lois que celle d'un thalle quelconque. On y trouve seulement plus de variété dans les manifestations, des exemples plus nombreux et surtout plus faciles à étudier. Aussi est-ce par l'examen de la disposition des feuilles qu'on a commencé à saisir et à caractériser les règles de position qui président à la ramification générale du corps de la plante, comme c'est par l'étude de l'inflorescence qu'on a distingué d'abord et nommé les types provenant du développement relatif des divers membres. Aujourd'hui on ne doit plus considérer la disposition des feuilles que comme un cas particulier, plus instructif et plus favorable que tous les autres à l'intelligence des règles générales, et par lequel le commençant fera bien d'en aborder l'étude (1).

En nous plaçant à ce point de vue, nous n'avons donc qu'à nous reporter aux notions générales et aux modes de représentation exposés au § 4 du chapitre I^{er}, en nous bornant à indiquer pour chaque type de disposition foliaire quelques exemples particuliers.

Distance longitudinale des feuilles. — Les feuilles sont disposées tantôt une seule à chaque nœud, *isolées* (Hêtre, Chêne), tantôt plusieurs à chaque nœud, formant un verticille, *verticillées* (Lilas, Laurier-rose, *Hippuris*).

La distance longitudinale qui sépare deux feuilles isolées ou deux verticilles consécutifs, c'est-à-dire la longueur de l'entre-nœud, est sujette, on l'a vu, à trop de variations dépendant, les unes de l'âge de la tige au moment où elle a produit ses feuilles, les autres des circonstances extérieures, pour qu'on puisse y constater quelque chose de constant. Il suffira de rappeler, car cette différence influe sur la distance transversale, que les entre-nœuds sont tantôt très courts avec des feuilles rapprochées en rosette, tantôt très longs avec des feuilles très espacées, tantôt enfin successivement ou alternativement très courts et très longs.

Distance transversale des feuilles. Divergence. — 1^o *Feuilles isolées.* — La divergence des feuilles isolées se maintient souvent constante, au moins dans une assez grande étendue de la tige. Elle est rarement nulle, c'est-à-dire qu'on trouve rarement une feuille directement superposée à celle qui la précède (*Riccia*, première et deuxième feuilles de la branche dans les *Calla* et *Triglochin*). Sa valeur est toujours une fraction $\frac{p}{q}$ de la circonférence. A partir d'une certaine feuille prise comme point de départ, on en trouve donc toujours une, la $n + 1^e$, qui est exactement superposée à la première, c'est-à-dire dont le plan médian

(1) C. Schimper : *Beschreibung des Symphytum Zeyheri* (Geiger's Magazin für Pharmacie, 1850). — A. Braun : *Ueber die Anordnung der Schuppen an den Tannenzapfen* (Nova acta, XV, p. 195, 1851) et *Flora*, 1855, p. 145 et 757. — L. et A. Bravais : *Essai sur la disposition des feuilles* (Ann. des sc. nat., 2^e série, t. VII, p. 42, 1857, et t. XII, p. 5, 1859). — Naumann : *Ueber den Quincunx*, Leipzig, 1845. — Hofmeister : *Allgemeine Morphologie*, p. 440, 1868. — Schwendenner : les divers mémoires cités en note à la page 57. — C. de Candolle : *Arch. de Genève*, p. 260, 1881.

coïncide avec celui de la première, et pour atteindre cette feuille superposée on fait p fois le tour de la tige. En d'autres termes, toutes les feuilles sont disposées sur n génératrices de la tige considérée comme un cylindre. L'ensemble formé par ces n feuilles, qui va ensuite se répétant indéfiniment sur la tige tant que la divergence conserve sa valeur primitive, s'appelle un *cycle* de feuilles.

Parmi toutes les valeurs particulières que peut prendre la divergence $\frac{p}{n}$, c'est la série $(\frac{1}{2}, \frac{1}{3})$, que nous avons appelée normale, celle des plus petites parmi les plus grandes divergences :

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \text{etc.},$$

qui est le plus fréquemment réalisée dans les feuilles. On trouve $\frac{1}{2}$ dans toutes les Graminées, dans le Hêtre, l'Orme, le Tilleul, la Vigne, les Viciées, l'Aristolochie, etc.; $\frac{1}{3}$ dans la plupart des Jungermanniées, dans les Cypéracées (*Carex*, *Scirpus*, etc.), l'Aulne, le Bouleau, etc.; $\frac{2}{5}$ dans la plupart des Dicotylédones, par exemple dans le Saule, le Chêne, le Poirier et la plupart des Rosacées, les Boraginées, le Groseillier, etc.; $\frac{3}{8}$, fréquent aussi, dans le Chou, le Radis, le Plantain, la Pariétaire, le Lin, beaucoup de Mousses, etc.; $\frac{5}{13}$ dans la Molène (*Verbascum Thapsus*, etc.), le Sumac (*Rhus typhinum*), l'Arbousier (*Arbutus Unedo*), un assez grand nombre de Mousses, les feuilles et les écailles du cône de plusieurs Pins (*Pinus canadensis*, *P. Strobus*), etc.; $\frac{8}{21}$ dans l'*Isatis*, le *Dracæna*, dans les feuilles des branches grêles et les écailles de la plupart des cônes de Sapin (*Abies pectinata*) et d'Épicéa (*Picea vulgaris*), etc.; $\frac{13}{34}$ dans les feuilles des grosses branches de Sapin et d'Épicéa, dans les feuilles rudimentaires de la tige de la plupart des Pins, dans les écailles du cône du *Pinus Laricio*, etc.; $\frac{21}{55}$ dans les feuilles de la tige dressée du Sapin et de l'Épicéa, dans les écailles du cône du *Pinus Pinea*, etc.; $\frac{34}{89}$ dans les bractées du capitule de l'*Aster sinensis*; $\frac{55}{144}$ dans les bractées du capitule du Grand-Soleil, du *Carlina acaulis*, etc.

Les divergences à petit dénominateur se montrent avec de longs entre-nœuds, celles à grand dénominateur avec de courts entre-nœuds, dans les feuilles en rosette. On voit donc que la distance longitudinale influe sur la distance transversale. Toutes ces divergences dérivent les unes des autres comme il a été dit à la page 45. Elles sont alternativement plus petites et plus grandes, vont se rapprochant de plus en plus et, à partir de la troisième, l'une quelconque est une sorte de moyenne entre les deux précédentes (1).

Les autres séries ont aussi certaines de leurs divergences réalisées par les feuilles. Ainsi pour la série $(\frac{1}{3}, \frac{1}{2})$, complémentaire de la précédente, on trouve $\frac{3}{7}$ dans le Bananier, $\frac{5}{12}$ dans l'*Aloe spiralis* et le *Spathiphyllum*, $\frac{8}{19}$ dans l'Ananas, $\frac{13}{34}$ dans l'épi du Plantain, $\frac{21}{55}$ dans le capitule des *Dipsacus*, etc.

Pour la série $(\frac{1}{3}, \frac{1}{4})$ on trouve $\frac{1}{4}$ dans les bractées du *Restio acutus*; $\frac{2}{7}$ dans les feuilles de l'*Euphorbia heptagona*, du *Melaleuca ericifolia*, etc.; $\frac{3}{11}$ et $\frac{5}{13}$ dans le *Sedum reflexum* et dans les feuilles avortées de l'*Opuntia*.

Pour la série $(\frac{1}{4}, \frac{1}{5})$, on trouve $\frac{1}{5}$ dans le *Costus*, $\frac{2}{9}$ dans le *Lycopodium Selago*, etc. (2).

2° *Feuilles verticillées*. — La divergence d'un verticille à l'autre n'est jamais

(1) Cette sorte de moyenne a été appelée improprement, p. 45 et suiv., *moyenne arithmétique*.

(2) Au sujet des limites vers lesquelles tendent ces diverses séries de divergences, une inadver-

nulle dans les feuilles ordinaires, c'est-à-dire que deux verticilles foliaires successifs n'y sont jamais superposés. Dans les feuilles florales au contraire, comme on le verra plus loin, on trouve bien des exemples de cette superposition.

Le cas le plus ordinaire est celui où il n'y a que deux feuilles à chaque verticille. Les feuilles sont dites alors *opposées*. Et parmi les feuilles opposées, le cas le plus général est celui où la divergence d'un verticille à l'autre est de $\frac{1}{2}$, c'est-à-dire où les verticilles se croisent (Labiées, etc.); les feuilles sont *opposées déçussées*.

Quand il y a plus de deux feuilles au verticille, ce qui est le cas des feuilles verticillées proprement dites, il arrive aussi ordinairement que la divergence d'un verticille à l'autre est $\frac{1}{2m}$ avec m feuilles. Alors les verticilles alternent, comme on dit, de l'un à l'autre, et se superposent en apparence de deux en deux, en réalité seulement de $2m$ en $2m$ (voir p. 48). Il en est ainsi, par exemple, avec 5 feuilles dans le Laurier-rose, l'*Elodea canadensis*, etc.; avec 4 feuilles dans les *Lysimachia quadrifolia*, *Paris quadrifolia*, *Myriophyllum spicatum*, etc.; avec un plus grand nombre de feuilles dans la Prêle, l'*Hippuris*, le *Casuarina*, etc.

Mais il arrive aussi que la divergence des verticilles $\frac{2}{n}$ ne soit pas égale à $\frac{1}{2m}$; alors ils ne se superposent que de n en n . Ainsi les verticilles binaires se superposent de 5 en 5 dans le *Mercurialis perennis*, de 5 en 5 dans le *Globulea obvallata*, de 8 en 8 dans le *Solidago canadensis*, etc. Il en est de même çà et là pour des verticilles ternaires, quaternaires, etc.

Variations de la disposition des feuilles dans la même plante. — La disposition des feuilles se maintient habituellement constante sur une plus ou moins grande étendue du système ramifié qui les porte, mais si l'on considère le corps de la plante dans sa totalité, on la voit subir des changements profonds tant le long de la même tige ou de la même branche, qu'en passant d'une branche à l'autre. Verticillées vers la base, par exemple, elles s'isolent plus haut pour redevenir verticillées vers l'extrémité. Là où elles sont verticillées, le nombre des feuilles peut changer d'un verticille à l'autre, de binaire devenir quaternaire par exemple (*Juniperus*, *Cupressus*, *Erica*, etc.). Là où elles sont isolées, la divergence se modifie progressivement ou brusquement (Cactées). En passant de la tige aux branches, la divergence change quelquefois, de $\frac{2}{3}$ par exemple s'élevant à $\frac{1}{2}$, comme dans le Chêne et le Châtaignier. Dans ce passage d'une branche à l'autre, la divergence conserve souvent entre la feuille mère et la première feuille du rameau sa valeur normale; avec $\frac{1}{2}$, par exemple, cette dernière est diamétralement opposée à la première (Aristoloches, Lierre, etc.) et le système distique est dit longitudinal. Mais souvent aussi elle y prend une valeur différente pour redevenir ensuite ce qu'elle était; il y a une divergence de passage. Avec $\frac{1}{2}$, par exemple, cette divergence de passage est ordinairement de $\frac{1}{3}$ (Tilleul, Coudrier, etc.), et le distique est dit transversal.

tance s'est glissée dans les notes 1 et 2 de la page 46. Le lecteur aura fait aisément la correction nécessaire. En ce qui concerne la note 1, la limite de la série $(\frac{1}{5}, \frac{1}{2})$ est : $\frac{7+\sqrt{5}}{22}$. Pour ce qui est de la note 2, l'expression générale de la limite l est : 1° pour les séries directes $(\frac{1}{n}, \frac{1}{n+1})$, $l = \frac{2n-1-\sqrt{5}}{2(n^2-n-1)}$, comme il a été dit; 2° pour les séries complémentaires $(\frac{1}{n+1}, \frac{1}{n})$, $l = \frac{2n+5+\sqrt{5}}{2(n^2+5n+1)}$.

Enfin à ce passage, tantôt les divergences des feuilles se comptent sur le rameau dans le même sens que sur la branche, les feuilles sont homodromes; tantôt elles se comptent en sens contraire, il y a changement de sens à chaque passage, les feuilles sont antidromes (Liseron).

Au lieu de se maintenir assez longtemps constante, la divergence des feuilles subit quelquefois d'un nœud à l'autre une brusque et périodique variation. Sur la tige de divers Aloès, par exemple, les feuilles se succèdent ainsi : $\frac{1}{7}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, etc. Sur celle de divers *Monstera*, la succession des divergences foliaires est : $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{5}$, $\frac{2}{5}$, etc.

Modes de représentation de la disposition des feuilles. — Pour représenter la disposition isolée ou verticillée des feuilles sur la tige, on applique les diverses constructions expliquées et figurées à la page 50, soit la projection verticale, soit le diagramme. Seulement on marque la place de la feuille non par un point, mais par un arc de cercle rappelant la forme de la section transversale du limbe. C'est ainsi que la figure 124 donne le diagramme de la disposi-

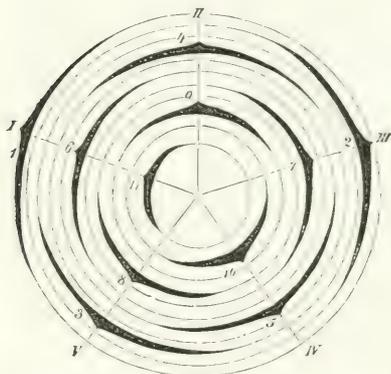


Fig. 124. — Diagramme d'une branche à feuilles isolées disposées suivant $\frac{2}{5}$ (Sachs).

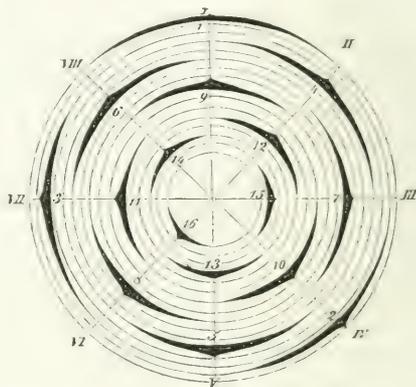


Fig. 125. — Diagramme d'une branche à feuilles isolées disposées suivant $\frac{3}{8}$ (Sachs).

tion $\frac{2}{5}$, et la figure 125 celui de la disposition $\frac{3}{8}$. C'est ainsi que la figure 26, p. 51, nous a montré le mode de succession des feuilles dans un plant complet d'*Euphorbia helioscopia*.

On appliquera aussi aux feuilles, isolées ou verticillées, la construction spirale expliquée et figurée à la page 52, toutes les fois qu'elle sera possible et utile. Si les entre-nœuds très courts ne laissent pas apercevoir la spirale générale, on aura recours aux deux systèmes de spirales secondaires les plus relevées, comme il a été dit à la page 55, pour donner à chaque feuille le numéro d'ordre qui lui revient sur la spirale générale. C'est ainsi que dans la figure 126 on a numéroté les écailles d'un cône de Pin sylvestre, disposées suivant $\frac{8}{21}$.

Causes qui déterminent la disposition des feuilles et utilité de cette disposition. — La disposition définitive des feuilles sur la tige est amenée, suivant les cas, par les causes morphologiques les plus diverses (voir p. 55 et suiv.). Tantôt elle est déterminée par la manière même dont s'opère la crois-

sance terminale de la tige, comme dans les Mousses (*Fissidens*, *Fontinalis*, etc.). Tantôt elle est provoquée par l'influence des feuilles déjà formées dans le bourgeon sur celles qui se forment; la nouvelle feuille naît toujours alors au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les feuilles anciennes les plus récemment formées. Tel est le cas pour les feuilles des Phanérogames. Ailleurs la disposition primitive, déterminée par l'une des deux causes précédentes, subit bientôt une altération qui la transforme en une disposition définitive différente. Cette altération est due soit à la croissance intercalaire de la tige, comme dans les Crassulacées, les Aloès, etc., soit à une torsion de la tige comme dans les *Pandanus*, soit enfin à ce que les feuilles nées au voisinage du sommet arrivent en grandissant à se toucher et à exercer les unes sur les autres une pression qui se transmet obliquement le long des lignes de contact et qui les déplace en leur assignant leur position définitive. Il faut remarquer encore que, suivant les plantes, la même disposition des feuilles pourra être amenée par les causes les plus différentes, tandis que les dispositions foliaires les plus diverses pourront être provoquées par la même cause.

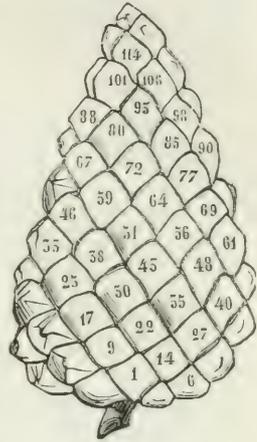


Fig. 126.

Dans tous les cas, les feuilles se disposent sur la tige de manière à se recouvrir le moins possible les unes les autres, afin d'étaler le plus possible leurs surfaces à l'air et à la lumière, c'est-à-dire, comme on le verra plus tard, de façon à remplir le mieux possible les diverses fonctions qui leur sont dévolues.

Différences entre la disposition des feuilles et celle des branches. — En général la disposition des branches suit exactement celle des feuilles, parce qu'il se fait et peut se développer un ou plusieurs bourgeons au-dessus de chaque feuille. Elle est ordinairement moins complète, parce que dans certaines régions les bourgeons ne se développent pas en branches.

Quelquefois cependant les feuilles qui produisent des branches ont, par rapport à celles qui n'en produisent pas, une situation régulière, de façon que les branches ont une disposition différente de celle des feuilles. Ainsi, par exemple, dans le *Chara* les feuilles verticillées par m sont disposées sur la tige suivant m hélices parallèles avec divergence $\frac{1}{2m}$. Les branches, au contraire, dont il ne se fait jamais qu'une à chaque nœud, sont sur une seule de ces hélices, sur celle qui comprend les feuilles les plus âgées. De même dans certaines Silénées, dans le *Cuphea*, etc., où les feuilles opposées sont sur deux spirales $\frac{1}{2}$, les branches, dont il ne se fait qu'une à chaque nœud, sont sur une seule spirale $\frac{1}{2}$. Dans ces divers exemples, la disposition des branches est plus simple que celle des feuilles.

Préfoliation. — A mesure qu'elles grandissent dans le bourgeon, les feuilles s'y reploient et s'y recouvrent de diverses manières, afin d'y occuper le moins de place possible (fig. 127). L'arrangement particulier qu'elles affectent ainsi est ce qu'on appelle la *préfoliation* de la plante. Les forestiers en tirent de bons caractères pour reconnaître les arbres en hiver.

Considérons d'abord la manière dont se dispose chaque feuille en particulier.

La préfoliation est *plane*, si la feuille ne se ploie d'aucune manière (Lilas, Frêne); *conduplicée*, quand elle se plie dans sa longueur de façon que l'une des moitiés s'applique exactement sur l'autre (fig. 127) (Chêne, Hêtre, Charme, Amandier); *réclinée*, quand elle se plie transversalement de manière que sa partie supérieure soit appliquée sur sa partie inférieure (Aconit, Tulipier); *plissée*, quand elle se plisse un certain nombre de fois en forme d'éventail (Bouleau, Érable, Alizier, Vigne, Groseillier, Palmier); *involutée*, quand elle roule ses deux moitiés en dedans, c'est-à-dire sur sa face supérieure (Peuplier, Poirier, Sureau, Chèvrefeuille); *révolutée*, quand elle roule ses deux moitiés en dehors, c'est-à-dire sur sa face inférieure (Laurier-rose, Oseille, Renouée); *convolutée*, quand elle s'enroule sur elle-même à la façon d'un cornet (Prunier, Épine-vinette, Arum); *circinée*, enfin, quand elle s'enroule du sommet à la base en forme de crosse (Fougères, Cycadées).

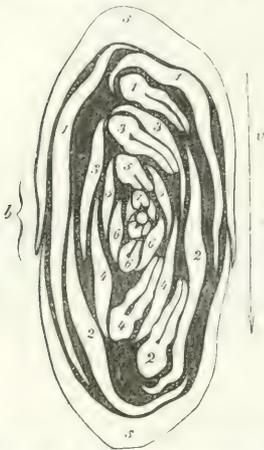


Fig. 127. — Section transversale d'un bourgeon de *Cercis canadensis*. 1-7, les feuilles conduplicées successives, avec leurs stipules; elles sont toutes pliées du côté de la branche mère *a*; *s, s*, les deux écailles internes du bourgeon, toutes les autres sont enlevées; *b*, place de la feuille mère; *v*, direction de la pesanteur (Sachs).

Hémérocalce); *semi-équitante*, quand chaque feuille, d'abord conduplicée, reçoit dans son pli la moitié d'une autre feuille pliée de la même manière (Œillet, Scabieuse, Sauge).

§ 6

Différenciation secondaire des feuilles.

En croissant, en se ramifiant, en se disposant sur la tige comme nous venons de le voir, les innombrables feuilles que porte le corps de la plante prennent les unes par rapport aux autres des différences nombreuses et variées. Cette différenciation est parfois en rapport avec un changement de milieu, qui la provoque; mais souvent aussi elle se produit entre feuilles vivant dans le même milieu, en rapport avec les divers besoins qu'elles doivent satisfaire.

Différenciation en rapport avec un changement de milieu. — Quand la tige s'étend mi-partie dans la terre et dans l'air, ou mi-partie dans l'eau et dans l'air, ses feuilles souterraines ou submergées ont souvent une forme très différente de ses feuilles aériennes.

Ainsi la tige du Sceau-de-Salomon ou du Chiendent porte dans l'air des feuilles vertes bien conformées et dans la terre, sur le rhizome, de petites écailles incolores. Ces écailles des rhizomes sont toujours dépourvues de pétiole, la croissance de la feuille s'étant arrêtée avant son apparition. Elles proviennent tantôt du limbe, la gaine ne s'étant pas formée (Labiées, Scrophularinées, Œnothérées), tantôt au contraire de la gaine, au-dessus de laquelle le limbe a avorté (*Dentaria*, *Saxifraga*, *Adoxa*, *Anemone*, etc.).

Dans l'air, la tige de la Mâcre (*Trapa natans*) et de la Renoucle d'eau porte des feuilles simples à limbe plein; dans l'eau, les feuilles sont formées d'un filet médian duquel se détachent de chaque côté de nombreux filets plus grêles. En un mot, elles se réduisent à leurs nervures entre lesquelles le parenchyme ne s'est pas développé.

La différenciation est plus profonde encore dans les *Salvinia*, plantes dépourvues de racines dont la tige flotte sur l'eau. Les feuilles y sont disposées par verticilles de trois; à chaque nœud, deux sont dans l'air, la troisième dans l'eau. Les deux premières ont un limbe entier, la troisième est au contraire divisée en un pinceau de filaments rameux. Par ses deux rangées de feuilles submergées, la tige supplée à l'absence de racines et puise dans l'eau les aliments qui lui sont nécessaires. Ce sont des feuilles absorbantes. Les feuilles submergées de la Mâcre et de la Renoucle jouent sans doute aussi le même rôle et ajoutent leur action à celle des racines.

Différenciation dans le même milieu. — Quand la tige s'étend tout entière dans le même milieu, dans l'air par exemple, elle n'en produit pas moins sur ses flancs les formes de feuilles les plus différentes; nous devons en distinguer brièvement les principales catégories, entre lesquelles il y a naturellement tous les intermédiaires.

Feuilles proprement dites. — Les feuilles proprement dites, c'est-à-dire les feuilles vertes bien développées, forment un premier ensemble. Suivant l'âge de la tige qui les porte, ces feuilles ont souvent elles-mêmes des formes différentes. Ainsi les feuilles qui occupent le bas de la tige dans beaucoup de plantes herbacées ont une forme différente de celles qui en occupent le milieu, comme on le voit par exemple dans certaines Campanules (*C. rotundifolia*); ou bien encore les feuilles portées par les tiges stériles diffèrent de celles que portent les branches qui plus tard fleuriront, comme dans le Lierre. De même les plantes à feuilles composées commencent par n'avoir à la base de la tige que des feuilles simples (Haricot, Ajonc) et plus tard reviennent à des feuilles simples le long de leurs rameaux.

Ailleurs le même rameau porte à la fois des feuilles simples et d'autres profondément lobées, avec tous les intermédiaires, comme on le voit dans la Symphorine (*Symphoricarpus racemosus*) et dans le Mûrier à papier (*Broussonnetia papyrifera*).

Feuilles protectrices. Écailles. — Il arrive souvent que toutes les jeunes feuilles formées dans le bourgeon ne se développent pas en feuilles proprement dites, mais qu'un certain nombre d'entre elles, arrêtant de bonne heure leur croissance, demeurent à l'état d'écailles et ne servent qu'à recouvrir et à protéger dans le bourgeon celles qui se développent complètement. Une fois épanouies,

ces écailles attachées au flanc de la tige, si elles ne forment pas de bourgeon axillaire, n'ont plus aucun rôle à remplir et se détachent souvent; s'il s'y forme un bourgeon, elles persistent pour le protéger. On peut en désigner l'ensemble sous le nom de feuilles protectrices ou d'écailles (fig. 128).

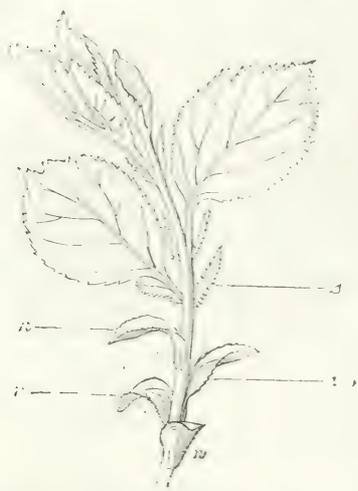


Fig. 128. — *Crataegus punctata*. Rameau en voie de croissance; en bas, les écailles protectrices du bourgeon *n*; en haut, les feuilles proprement dites avec leurs stipules *s* (Reinke).

Il est des plantes qui ne produisent sur toutes les ramifications de la tige que des feuilles rudimentaires de ce genre (Asperge, Petit-Houx, beaucoup de Cactées, etc.); d'autres qui n'en forment que de telles sur certaines de leurs branches (Pin, Fraisier, etc.); d'autres chez qui, après un grand nombre d'écailles, vient une feuille proprement dite, puis de nouveau un grand nombre d'écailles (*Cycas*, etc.); d'autres où les feuilles proprement dites et les écailles alternent régulièrement une à une (*Philodendron*). Quelquefois la première feuille seulement de chaque branche est une écaille, toutes les autres sont des feuilles ordinaires; cette première feuille écailleuse, qu'on trouve chez les Monocotylédones insérée sur la branche à l'opposite de la feuille mère, est nommée souvent la *pré-feuille*.

A de très rares exceptions près, comme le Nerprun (*Rhamnus*) et la Viorne (*Viburnum*), les plantes ligneuses et à feuilles caduques de nos climats, dont la végétation est interrompue à l'automne, ont leurs bourgeons terminaux ou axillaires recouverts d'un certain nombre d'écailles dures, souvent soudées ensemble par une matière résineuse (Conifères) ou gommeuse (Peuplier); ces écailles se détachent à chaque printemps en laissant à la base de la branche ou de la portion de tige qui continue la précédente une série de cicatrices en forme d'anneau. Au nombre de ces anneaux on peut donc savoir le nombre d'années que la branche a vécu. Ici encore, il y a une alternance régulière entre les feuilles ordinaires et les feuilles protectrices (fig. 128).

En observant avec soin les transitions entre les écailles internes et les feuilles externes du bourgeon, on peut décider souvent quelle est la partie de la feuille qui forme l'écaille, le reste ayant avorté (1). D'abord, le pétiole ne se forme jamais dans les écailles, la feuille cessant de croître avant son apparition. Ensuite, l'origine des écailles est très diverse et se rattache à trois types. Elles résultent en effet: tantôt du développement du limbe, la gaine et les stipules ne se formant pas (Lilas, Troëne, Chèvrefeuille, Daphné); tantôt du développement de la gaine, au sommet de laquelle le limbe avorte (Frêne, Érable, Marronnier, Sureau, Cytise, Prunier, Rosier); tantôt enfin du seul développement des stipules, la

(1) Göbel: *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes* (Botanische Zeitung, p. 755, 1880).

gaine ne se formant pas à la base et le limbe avortant entre les stipules (la plupart des arbres de nos forêts : Chêne, Hêtre, Charme, etc.).

Feuilles nourricières. Bulbes et bulbilles. — La feuille renfle souvent son parenchyme, où s'amassent en abondance et s'emmagasinent des substances destinées à pourvoir aux développements ultérieurs; elle devient ainsi un réservoir nutritif.

Chez certaines plantes ce sont les feuilles proprement dites qui se chargent de ce soin; elles deviennent massives, grasses, la chlorophylle ne s'y développe que dans la région périphérique; toute la masse centrale incolore forme le réservoir nutritif (*Crassula*, *Mesembryanthemum*, *Aloe*, *Agave*, etc., cotylédons épais du Grand-Soleil, de la Courge, etc.). Mais ordinairement il s'opère une différenciation. Elle a lieu à deux degrés. Tantôt ce sont certaines portions de la feuille qui se renflent seules; il en est ainsi par exemple à la base des pétioles primaires et secondaires de beaucoup de feuilles composées pennées (Sensitive, Haricot, etc.), où s'accablent diverses matières nutritives, et notamment des sucres. Tantôt les feuilles proprement dites demeurent minces dans toutes leurs parties et ce sont d'autres feuilles, dépourvues de chlorophylle, qui s'épaississent et mettent en réserve les substances nutritives; en même temps elles prennent une forme différente. Il en est ainsi par exemple dans les cotylédons épais du Chêne, du Noyer, du Marronnier, de la Fève, etc., qui restent sous terre sans prendre de chlorophylle, et s'y épuisent peu à peu.

Les renflements que l'on remarque au bas de la tige chez beaucoup de Liliacées et d'Amaryllidées et qu'on appelle des *bulbes*, sont formés d'un grand nombre d'écaillés épaissies, tantôt s'enveloppant complètement comme autant de tuniques (fig. 129) (bulbes dits *tuniqués* : Tulipe, Ail, Jacinthe, Scille, etc.); tantôt s'imbriquant à la façon des tuiles d'un toit (bulbes dits *écailleux* : Lis, etc.). Les tuniques

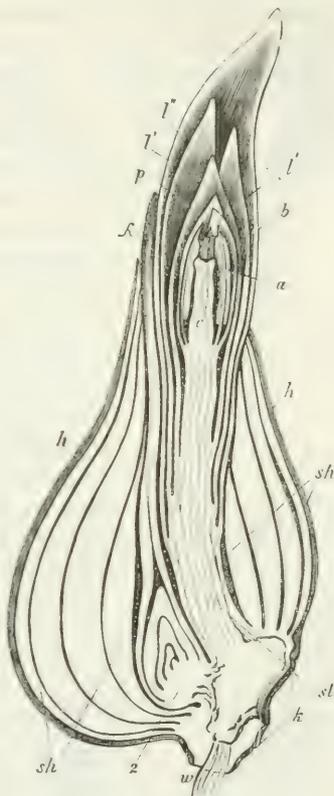


Fig. 129. — Section longitudinale d'un bulbe de Tulipe (*T. præcox*), au début de sa végétation. *h*, membrane brune recouvrant le bulbe; *k*, le plateau du bulbe, c'est-à-dire la portion de la tige renflée qui porte les écaillés *sh*, *sh*; *sl*, la portion allongée de la tige portant les feuilles vertes *l*, *l'*, *l''* et se terminant par une fleur : *p*, périanthe; *a*, anthères, *c*, pistil. 2, bourgeon axillaire de la plus jeune écaille; il se développe plus tard en bulbe pour la végétation de l'année prochaine; c'est le bulbe de remplacement. *w*, racines (Sachs).

ou écaillés de ces bulbes ne sont pas autre chose que les régions inférieures d'autant de feuilles plus ou moins engainantes, arrêtées de bonne heure dans leur croissance et où le limbe a avorté. Pendant que la partie interne du bourgeon s'allonge en développant ses feuilles vertes, elles s'épuisent, s'amincissent et se réduisent à autant de lamelles sèches et brunes. Mais en même temps à l'aisselle

de la plus jeune écaille, il se fait un bourgeon qui devient plus tard un bulbe de remplacement pour l'année suivante (fig. 129, 2). La végétation des tiges bulbeuses se poursuit donc comme il a été dit à la page 292 pour les tiges tuberculeuses.

Les bourgeons qui naissent çà et là à l'aisselle de ces écailles (voir fig. 89), forment aussi, avec leurs premières feuilles épaissies, de petits bulbes qu'on appelle des *caïeux*; ils multiplient la plante.

Enfin à l'aisselle des feuilles ordinaires, les bourgeons épaississent parfois beaucoup leurs écailles externes, s'arrondissent et forment un *bulbille*, qui se détache souvent et plus tard s'enracine en multipliant la plante (Lis bulbifère, fig. 150, Lis tigré, Dentaire bulbifère, etc.).

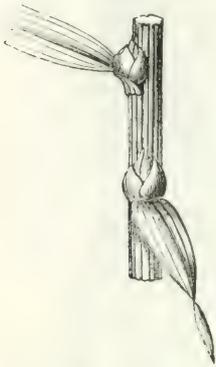


Fig. 150. — Bulbilles.

Feuilles-épines. — Les feuilles proprement dites prolongent parfois leur nervure médiane ou leurs nervures latérales en épines (Houx, Chardon, *Agave*, beaucoup de *Pandanus* et de Broméliacées, etc.).

Ailleurs, c'est une feuille simple tout entière ou une partie d'une feuille composée qui se développe en épine. Ainsi dans les *Astragalus tragacantha* et *aristata*, le pétiole des feuilles composées sans impaire se termine en pointe; il durcit peu à peu et après la chute des folioles il persiste en formant une longue épine. L'arête ou *barbe* des Graminées, bien connue dans le Blé barbu et dans l'Avoine, est, au contraire, le limbe de la feuille développé en épine. Enfin dans l'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*), le Câprier (*Capparis spinosa*), le *Robinia pseudacacia*, les Acacias gommifères, le *Paliurus*, etc., ce sont les stipules qui se développent en épines, à droite et à gauche du limbe. Le limbe lui-même peut aussi d'ailleurs y former une épine, et la feuille totale est représentée alors par trois épines divergentes.

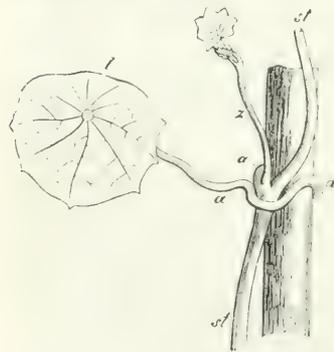


Fig. 151. — *Tropæolum minus*. Le long pétiole *aaa* de la feuille *l*, sensible à un contact prolongé, s'est enroulé autour d'un support et de sa propre tige *st*, de manière à attacher solidement cette tige à ce support; *z*, rameau axillaire de cette feuille (Sachs).

Feuilles-vrilles. — Quelques feuilles ordinaires ont déjà, dans certaines de leurs parties, la faculté de s'enrouler autour des supports (fig. 151); il en est ainsi, par exemple, dans le pétiole de la Capucine (*Tropæolum majus, minus*, etc.), de la Fumeterre grimpante (*Fumaria capreolata*), de diverses Clématites (*Clematis glandulosa, montana, calycina*, etc.), de quelques Scrophularinées (*Maurandia, Rhodochiton, Lophospermum*, etc.), de certains Solanum (*S. jasminoïdes*, etc.) et de l'*Ophioglossum japonicum*. Dans les *Fumaria officinalis* et

Corydallis claviculata, la feuille très divisée est même tout entière sensible au toucher et capable d'enrouler ses diverses parties autour de corps suffisamment minces.

Ailleurs la différenciation s'accuse davantage, et tantôt une partie de la feuille, tantôt la feuille tout entière prend la forme d'un filament simple ou rameux, et devient ce qu'on appelle une *vrille*.

C'est quelquefois la nervure médiane qui se prolonge au delà du limbe pour former la vrille, qui est alors, en quelque sorte, surajoutée à la feuille (*Methonica Plantii*, *Flagellaria indica*, etc.). Dans beaucoup de *Bignonia*, dans le *Cobæa scandens*, dans les *Lathyrus* (fig. 152), *Pisum*, *Vicia*, etc., la vrille est formée par la dernière foliole de la feuille composée pennée, ou à la fois par cette foliole et par les premières paires de folioles latérales à partir du sommet : elle est simple dans le premier cas, rameuse dans le second. Dans le *Lathyrus aphaca*, les folioles latérales avortent toutes et la feuille se réduit à une vrille simple entre deux grandes stipules. Dans les *Smilax*, le pétiole porte à sa base, immédiatement au-dessus de la gaine, deux longues vrilles simples qui correspondent à deux folioles latérales différenciées.

Enfin dans les Cucurbitacées, c'est une feuille tout entière, savoir la première feuille de chaque rameau axillaire, qui se différencie en une vrille. Cette vrille est ordinairement rameuse (Courge, Calebasse, etc.) et ses diverses branches sont les nervures palmées de la feuille dont le parenchyme ne s'est pas développé; elle est simple dans la Bryone (voir fig. 95), le *Momordica*, etc., par avortement des nervures latérales; l'*Ecbalium* en est dépourvu.

Feuilles à ascidies. — La différenciation de la feuille consiste quelquefois dans un développement local tout particulier, d'où résulte la formation d'une cavité profonde, ouverte au dehors par un orifice parfois muni d'un opercule. Ces sortes de vases portent le nom d'*ascidies*. Ils ont la forme d'un cornet dans le *Sarracenia*, d'une cruche munie d'un couvercle à charnière, portée à l'extrémité d'un pétiole grêle, dans le *Cephalotus* et le *Nepenthes* (fig. 155). Au fond de ces ascidies perle et s'amasse peu à peu un liquide acide et sucré qui peut être réabsorbé plus tard par la feuille et dont les insectes paraissent friands.

Dans l'Utriculaire, quelques-unes des nombreuses ramifications de chaque feuille submergée, se développant autrement que les autres, se creusent en ampoules aplaties latéralement, droites sur la face supérieure, fortement renflées sur la face inférieure, et munies de poils courts, bifides et quadrifides, sur leur face interne. Leur étroit orifice, bordé de longs poils rameux, est muni d'un opercule qui s'ouvre comme une soupape de dehors en dedans. Se remplissant alternativement de liquide et de gaz, les ampoules jouent ici le rôle de flotteurs. Les petits animaux qui viennent à y pénétrer : infusoires, crustacés, larves d'insectes, ne peuvent plus en sortir ; ils ne tardent pas à y périr et à s'y décomposer.

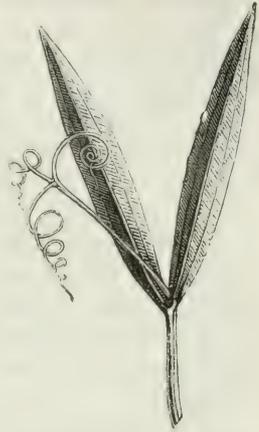


Fig. 152. — Vrille rameuse.

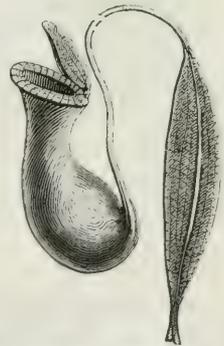


Fig. 155. — Ascidie.

Feuilles reproductrices. — Nous avons vu (p. 282) que chez les Mousses, c'est le sommet de la tige ou des branches qui porte directement les corps reproducteurs, lesquels naissent dans des poils différenciés. Chez toutes les plantes vasculaires, au contraire, c'est la feuille qui est chargée de produire et de porter les corps reproducteurs; elle les forme ordinairement aussi dans des groupes de cellules faisant saillie à la surface, c'est-à-dire dans des poils ou des émergences différenciés. A cet effet, elle se différencie d'ordinaire plus ou moins profondément par rapport aux feuilles proprement dites.

Quelquefois, comme chez la plupart des Fougères par exemple, cette différenciation n'a pas lieu; les feuilles proprement dites sont en même temps reproductrices et forment leurs corps reproducteurs en certains points de la face inférieure. Mais déjà chez l'Osmonde, il se fait une spécialisation: la feuille consacre sa moitié supérieure à porter les corps reproducteurs, sa moitié inférieure demeurant stérile. Dans l'Ophioglosse (*O. vulgatum*) la feuille reproductrice porte à la base de son limbe une sorte de ligule et c'est sur cette ligule que se localisent les corps reproducteurs. Dans les Rhizocarpées, la feuille fertile porte vers sa base un segment qui se replie et se ferme en une cavité où naissent les poils reproducteurs; chez le *Salvinia* la feuille submergée seule forme de ces cavités closes.

Ailleurs il se fait un partage entre les feuilles: les unes sont tout entières stériles, les autres tout entières fertiles (*Blechnum, Lycopodium, etc.*).

Enfin dans les Phanérogames, ce partage et cette différenciation sont poussés beaucoup plus loin. Ici les feuilles proprement dites n'ont rien à faire avec la formation des corps reproducteurs, si l'on met à part les bourgeons adventifs qu'elles peuvent développer. Mais sur certaines branches ou portions de branches, des feuilles particulières se consacrent en grand nombre à la reproduction et y jouent chacune un rôle indirect ou direct. C'est à l'ensemble de ces feuilles différenciées, jointes au rameau également différencié qui les porte, que l'on applique ici le nom de *fleur*.

Cette différenciation des feuilles florales a trop d'importance pour que nous n'en fassions pas l'objet d'une étude séparée, en y joignant la manière d'être des branches qui les produisent. Nous consacrerons donc plus loin à la fleur un chapitre spécial.

SECTION II

PHYSIOLOGIE DE LA FEUILLE

Considérons maintenant la feuille au point de vue de son action sur le milieu extérieur, d'abord les feuilles proprement dites pour en étudier les fonctions essentielles, puis les diverses feuilles différenciées que nous venons de passer en revue pour en préciser les fonctions spéciales, les adaptations particulières. Nous suivrons dans cet exposé le même ordre que pour la racine et la tige, en considérant tour à tour le mode d'action de la pesanteur, de la radiation et des diverses parties constitutives du milieu extérieur: gaz, solides et liquides.

§ 7

**Direction de la feuille. Action de la pesanteur et de la radiation
sur sa croissance (1).**

Géotropisme de la feuille. — La pesanteur exerce sur la feuille une action puissante et contribue à lui donner et à lui maintenir la direction nécessaire au bon accomplissement de ses fonctions. Cette influence directrice commence à agir assez tard, après que la feuille, sous l'influence de la croissance prédominante de sa face supérieure, est sortie du bourgeon, s'est épanouie. Elle dure tant que la croissance se poursuit et d'ordinaire cesse avec elle. Cependant elle continue parfois à se manifester dans des feuilles complètement développées.

Considérons d'abord les feuilles en voie de croissance. Quelle que soit sa direction originelle sur la branche qui la porte, la feuille en se développant dresse son pétiole et dispose son limbe de manière qu'il tourne sa face ventrale vers le ciel, sa face dorsale vers la terre. Vient-on à changer ou à intervertir cette direction, le pétiole se recourbe pour se redresser, et en même temps il se tord de la quantité nécessaire pour ramener le limbe dans sa position primitive. Il suffit quelquefois de deux heures pour opérer un retournement complet, et l'on a pu voir la même feuille se retourner ainsi jusqu'à quatorze fois de suite. Ce redressement du pétiole avec torsion s'observe très fréquemment dans la nature; plus ou moins prononcé sur les branches horizontales ou obliques, il est complet dans les branches pendantes des arbres pleureurs, de la Ronce, etc. Sur une branche de Ronce verticalement retombante, par exemple, le pétiole primaire se relève par une brusque flexion à sa base, sans se tordre. En même temps chaque pétiole secondaire se tord de 180° à la base de manière à ramener sa foliole dans la position normale. Le siège de la flexion ascendante et celui de la torsion sont donc nettement séparés dans les feuilles composées, l'un à la base du pétiole primaire, l'autre à la base des pétioles secondaires. Dans les feuilles simples, le pétiole se courbe à la fois et se tord dans la même région, qui est la région de croissance, située en général à la base, plus rarement vers le sommet. Si la feuille est sessile, la courbure a lieu dans le limbe lui-même.

Ce double effet s'accomplit tout aussi bien la nuit que le jour, à l'obscurité qu'en pleine lumière. Il ne se montre pas dans l'appareil à rotation lente qui soustrait la feuille à l'influence de la pesanteur. Il est donc bien provoqué par une action directe de la pesanteur sur la croissance.

Le redressement du pétiole, qui devient souvent vertical, comme on le voit dans les feuilles qui naissent sur le rhizome du *Pteris aquilina* et sur les tiges rampantes de la Courge, est dû à ce que la croissance est augmentée sur la face tournée vers le bas, diminuée sur la face tournée vers le haut; d'où la courbure

(1) Bonnet : *Recherches sur l'usage des feuilles*, 2^e mémoire, 1754. — Dutrochet : *Mémoires*, II, 1857. — Hofmeister : *Die Lehre der Pflanzenzelle*, p. 288, 1867. — De Vries : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 225, 1872. — Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen*, II Th., *loc. cit.*, p. 59, 1880.

convexe vers le bas, qui s'opère dans la région où la croissance est le plus active. En un mot, le pétiole se montre négativement géotropique. Le limbe est doué de la même propriété, comme on s'en assure aisément dans les feuilles sessiles.

Certaines feuilles demeurent encore sensibles à l'action de la pesanteur après que leur croissance est achevée. Telles sont, par exemple, les feuilles composées pennées des Légumineuses, qui sont pourvues de renflements à la base de leurs pétioles primaires et secondaires. Si l'on intervertit la position naturelle de ces feuilles, si l'on retourne verticalement vers le bas une tige feuillée de Haricot, par exemple, on voit sur les feuilles âgées le pétiole primaire se relever par une flexion brusque dont le siège est le renflement basilaire, et les pétioles secondaires se tordent à l'endroit de leurs renflements, de manière que la feuille reprenne par rapport à l'horizon sa position première. Sous l'influence du changement de position, le renflement basilaire a recommencé à s'accroître, il s'est plus allongé sur sa face tournée vers le bas que du côté opposé : d'où la flexion.

Il en est de même chez les Graminées pour ce renflement de la base de la gaine foliaire qui fait à chaque nœud une saillie plus ou moins prononcée. Longtemps après que la feuille et la tige au niveau considéré ont cessé de croître, ce renflement garde la propriété de s'allonger encore dans certaines conditions. Ainsi place-t-on horizontalement une tige de Blé (fig. 154) ou de Maïs, aussitôt le renflement nodal recommence à s'accroître; l'allongement s'opère uniquement sur la face inférieure qui devient convexe; il est nul sur la face supérieure qui, au contraire, diminue de longueur en se plissant transversalement et devient concave. Il en résulte un coude au nœud, et la feuille se relève verticalement, entraînant avec elle la tige qu'elle enveloppe et qui se redresse du même coup dans toute son étendue.



Fig. 154.

Il faut que la force de courbure soit bien considérable, car la tige ainsi redressée passivement a quelquefois 1 mètre de hauteur et se termine par un épi; le bras de levier de la résistance est très long, celui de la puissance très court. La différence de longueur des deux faces du renflement nodal après la flexion est d'ailleurs considérable, comme on s'en assure par des mesures directes. Ainsi un renflement nodal de Maïs avait 5^{mm} de chaque côté pendant la station verticale; après la courbure provoquée par la station horizontale, il mesurait : sur la face inférieure 12^{mm},5, sur la face supérieure où il s'était un peu raccourci 4^{mm},5.

C'est par ce moyen que les tiges de nos Céréales se redressent après le roulage qui a fait développer des racines adventives sur leur partie inférieure, ou après qu'elles ont été couchées à terre sous l'influence du vent.

Héliotropisme de la feuille. — La radiation exerce souvent sur la croissance de la feuille une action tout à fait indépendante de celle de la température. Son influence se manifeste, suivant les plantes, de deux manières différentes, qui paraissent tout d'abord opposées. Tantôt elle retarde la croissance; dans l'obscurité, la feuille s'allonge beaucoup plus qu'à la lumière. Il en est ainsi dans les feuilles longues et étroites, rectinerves, d'un grand nombre de Monocotylédones (Graminées, Liliacées, etc.). Tantôt elle paraît produire l'effet contraire: dans l'obscurité, la feuille demeure beaucoup plus courte qu'à la lumière et souvent même

dépasse à peine la dimension qu'elle avait acquise dans le bourgeon. Il en est ainsi dans un grand nombre de Dicotylédones (Pomme de terre, Tabac, etc.).

Cela étant, on doit s'attendre à ce que les feuilles de la première catégorie, soumises à un éclairage unilatéral, s'infléchissent vers la source, en d'autres termes se montrent douées d'héliotropisme positif. C'est en effet ce que l'expérience vérifie. Il arrive même quelquefois, dans la Fritillaire par exemple, que le plan de courbure coïncide avec le plan du limbe; la moitié de la feuille la plus éloignée de la source s'allonge alors plus que l'autre et l'organe tout entier devient dissymétrique.

Mais il faut se garder de conclure que, dans les mêmes conditions, les feuilles de la seconde catégorie se dirigent en sens contraire de la source, se montrent douées d'héliotropisme négatif. L'expérience de tous les jours est là, en effet, pour attester que les feuilles des Dicotylédones, éclairées de côté, se dirigent aussi vers la lumière, qu'elles sont aussi positivement héliotropiques. Le pétiole se courbe et tend à se placer dans la direction des rayons incidents; le limbe tend à se disposer perpendiculairement, la face ventrale tournée vers la source, la face dorsale en sens contraire. En un mot la feuille cherche à prendre par rapport au rayon incident la position qu'elle a d'habitude par rapport à la verticale. Il y a donc dans l'action de la lumière sur ce genre de feuilles quelque difficulté à éclaircir.

Soumettons des feuilles saines et vertes de Dicotylédones, des feuilles de Courge par exemple ou de Tabac, non plus à l'obscurité complète, qui arrête leur croissance, mais à l'alternance naturelle des jours et des nuits, en maintenant la plante à une température sensiblement constante. Mesurons leur croissance en long et en large à de courts intervalles, de trois en trois heures, par exemple, et dressons la courbe des accroissements (1). Cette courbe monte régulièrement du soir au matin, atteint son maximum après le lever du soleil, puis redescend peu à peu régulièrement jusqu'au soir où a lieu le minimum. En un mot elle se comporte comme la courbe des accroissements d'un entre-nœud de la tige. Nous sommes autorisés à en conclure que, comme sur ces entre-nœuds, la radiation exerce sur ces feuilles une action retardatrice, et que par suite ces feuilles doivent, comme ces entre-nœuds, être douées d'héliotropisme positif; ce que l'expérience confirme, comme on vient de le voir.

Si donc, malgré cela, ces feuilles demeurent plus petites et même cessent de croître dans une obscurité prolongée, il faut y voir un état pathologique, consistant en ce que certaines transformations nutritives internes nécessaires à la croissance exigent pour s'opérer le concours de la radiation et ne peuvent se faire à l'obscurité. Conformément à cette hypothèse, on admettra donc que dans les feuilles qui s'épanouissent sous l'influence alternative du jour et de la nuit, la croissance est directement retardée par la radiation; mais qu'en même temps la radiation opère certaines modifications chimiques qui rendent possible la croissance en général et qui lui permettent d'avoir lieu avec activité pendant l'obscurité suivante, tant qu'elle ne se prolonge pas trop longtemps (2). Ces modifica-

(1) Prantl : *Ueber den Einfluss des Lichts auf das Wachstum der Blätter* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 371, 1873.).

(2) Sachs : *Traité de botanique*, p. 989, 1874.

tions n'ont d'ailleurs rien à faire avec le développement de la chlorophylle et avec l'assimilation du carbone qui en est la conséquence. Il suffit, en effet, d'exposer des plantes étiolées à la lumière, à plusieurs reprises et chaque fois pendant un temps assez court, pour qu'elles ne verdissent pas, pour leur permettre de croître ensuite notablement à l'obscurité.

En résumé, la radiation exerce sur la croissance des feuilles une action, partout la même au fond, qui est retardatrice et qui, en cas d'éclairage unilatéral, a pour conséquence nécessaire un héliotropisme positif. L'intensité de cet héliotropisme varie d'ailleurs beaucoup suivant les plantes, et n'est nullement en rapport avec l'énergie de leur géotropisme négatif. Parmi les plus sensibles on peut citer les feuilles du Haricot, de la Capucine, de la Vigne et de la Vigne-vierge; placées à 2 mètres de distance d'une flamme de gaz valant 6 bougies, elles s'infléchissent fortement vers la source.

Les vrilles foliaires, au contraire, n'ont qu'un faible héliotropisme positif, et certaines, comme celles des Pois, en sont dépourvues. On comprend, en effet, qu'un fort héliotropisme positif serait nuisible aux vrilles, qu'il écarterait ordinairement de leurs supports.

A une époque plus avancée de leur croissance et sous l'influence d'une radiation plus intense, les feuilles se montrent douées d'héliotropisme négatif. On observe ici quelque chose d'analogue à ce qui a été constaté pour la tige (p. 500). Elles deviennent convexes vers la source et tendent à placer leur limbe perpendiculairement aux rayons incidents. Cet héliotropisme négatif se montre aussi très développé dans certaines vrilles foliaires, celles de la Vigne-vierge et du *Bignonia capreolata*, par exemple, qui se dirigent du côté du mur ou du rocher auquel la tige grimpe, et où elles s'appliquent intimement comme il a été dit plus haut (p. 289).

Effet combiné de l'épinastie, du géotropisme et de l'héliotropisme.

Direction résultante et fixe des feuilles. — Supposons que ni la pesanteur, ni la radiation n'agissent sur la feuille, condition qu'il est facile de réaliser, comme on sait, en faisant tourner la branche où elle se forme autour d'un axe horizontal dans le plan de la source. Alors, quelle que soit la direction de la branche, la feuille, en s'épanouissant, s'y dispose de manière à faire avec elle un certain angle dont la valeur dépend du rapport entre les accroissements inégaux des deux faces, c'est-à-dire de la grandeur de l'épinastie.

Ceci rappelé, si l'on fait agir la pesanteur et la lumière isolément, ou en même temps comme dans les conditions naturelles, la feuille, soumise à la fois à ces deux ou trois forces directrices, prend une situation résultante où elle se fixe et où elle arrête sa croissance. Cette position est telle que le limbe soit dirigé perpendiculairement à la lumière diffuse la plus intense; elle est par conséquent aussi favorable que possible au bon accomplissement de la fonction la plus importante de la feuille, qui est l'assimilation du carbone.

Quelle est, dans cette direction définitive, la part d'action de chacune des trois forces? Supposons la tige verticale et l'éclairage maximum venant d'en haut. Inerte au sortir du bourgeon, la feuille demeure d'abord dressée sous l'influence de son géotropisme négatif et de son héliotropisme positif qui ajoutent leurs effets. Mais en même temps l'épinastie les combat et la rabat obliquement en aug-

mentant de plus en plus la quantité de lumière reçue. Il vient un moment où la feuille est assez âgée et cette lumière assez intense pour que l'héliotropisme négatif se développe; en continuant et renforçant l'œuvre de l'épinastie, il ne tarde pas à placer le limbe horizontalement. S'il dépasse cette position pour s'infléchir vers le bas, le limbe reçoit moins de lumière, l'héliotropisme négatif diminue et le géotropisme négatif le relève pour le ramener dans le plan horizontal, autour duquel il oscille ainsi tant que dure sa croissance et où il se fixe quand elle a pris fin. Les choses se passent de même si la branche et l'éclairage maximum ont des directions différentes et quelconques. C'est donc essentiellement l'antagonisme de l'héliotropisme négatif et du géotropisme négatif qui donne et qui maintient aux feuilles leur situation dans l'espace.

§ 8

Action motrice de la radiation sur les feuilles développées.

Veille et sommeil.

Nature des mouvements de veille et de sommeil. — Dans toutes les feuilles vertes entièrement développées qui sont douées de mouvement périodique spontané, et dans d'autres qui en paraissent dépourvues, la radiation provoque un nouveau mouvement qu'il s'agit d'étudier (1).

Mise brusquement à l'obscurité, la feuille tantôt s'abaisse, tantôt se relève, suivant les plantes, et prend en quelques instants ce qu'on appelle sa position nocturne ou de sommeil. Une fois la plante amenée à cet état, il suffit de lui rendre la lumière pour voir aussitôt ses feuilles se relever dans le premier cas, s'abaisser dans le second et toujours prendre une direction étalée dans un plan, qui est leur position diurne ou de veille. Toute augmentation d'intensité lumineuse détermine un mouvement dans le sens de la position diurne, toute diminution d'intensité entraîne un déplacement vers la position nocturne. Ces mouvements ont été appelés *nyctitropiques*.

Ce sont les rayons de la moitié la plus réfrangible du spectre, bleus, violets et ultraviolets qui exercent seuls cette action; les rayons rouges se comportent comme l'obscurité. La localisation est donc sensiblement la même que pour l'héliotropisme.

Dans la plupart des feuilles douées de mouvement périodique spontané, cette influence de la lumière est assez énergique pour empêcher les mouvements spontanés ou pour les voiler en leur imprimant sa propre périodicité, c'est-à-dire, dans les conditions naturelles, une période qui dépend de l'alternance du jour et de la nuit. Il en est de même pour le pétiole commun et la grande foliole impaire du Sainfoin oscillant. Au contraire, dans les folioles latérales de cette même plante, les causes internes des rapides oscillations spontanées ont une telle puissance qu'elles triomphent de l'action de la lumière. Aussi avons-nous vu ces folioles, pourvu que la température soit assez élevée, accomplir leurs mouvements malgré les variations d'intensité de la lumière ambiante.

(1) Pfeffer : *Die periodische Bewegungen der Blattorgane*, p. 165, 1875; on y trouve l'histoire de la question. — Darwin : *The power of movement in plants*, chap. vi et vii, 1880.

Sommeil des feuilles ordinaires. — Ce mouvement de veille et de sommeil atteint sa plus grande énergie dans les feuilles des Légumineuses, des Oxalidées et du *Marsilia*. Il y est accompli par ces mêmes renflements moteurs qui sont déjà le siège des mouvements spontanés. On l'observe aussi dans beaucoup d'autres plantes, tant Dicotylédones (*Stellaria*, *Malva*, *Hibiscus*, *Linum*, *Impatiens*, *Oenothera*, *Ipomœa*, *Nicotiana*, *Phyllanthus*, etc., etc.), que Monocotylédones (*Thalia*, *Maranta*, *Colocasia*, *Spathiphyllum*, *Strephium*) et

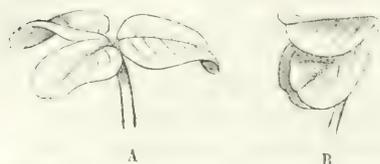


Fig. 155. — Feuille de Trèfle (*Trifolium repens*): A, le jour; B, la nuit (Darwin).

Gymnospermes (*Abies*). On l'a rencontré jusqu'ici dans 90 genres environ dont la moitié appartiennent à la famille des Légumineuses. La feuille ainsi mobile n'est pas toujours pourvue d'un renflement moteur nettement limité. C'est alors la portion basilaire du pétiole et sa région supérieure où s'insère le limbe, dont les courbures déterminent les mouvements de veille et de sommeil.

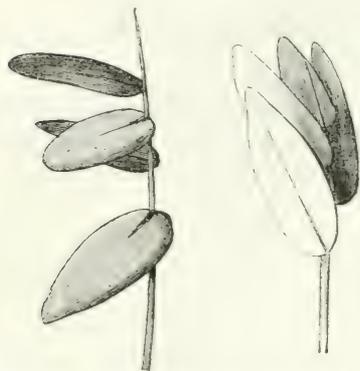


Fig. 156. — Tige du *Strephium floribundum* (une Graminée); à gauche le jour, à droite la nuit (Darwin).

Dans toutes ces plantes, la position diurne est caractérisée par l'épanouissement complet des surfaces foliaires, la position nocturne, au contraire, par le repliement des surfaces qui se recouvrent de diverses manières, en se tournant tantôt en haut, tantôt en bas, tantôt latéralement. Les folioles des *Lotus*, *Trifolium* (fig. 155), *Medicago*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Colutea*, *Marsilia*, etc., prennent leur position nocturne en se tournant vers le haut, de manière à appli-

quer leurs faces supérieures l'une contre l'autre; c'est le cas le plus fréquent. De même le Tabac, le *Strephium* (fig. 156), etc., relèvent leurs feuilles simples en les appliquant contre la tige. Au contraire, les folioles des *Lupinus* (fig. 157), *Robinia*, *Glycyrrhiza*, *Cassia*, *Glycine*, *Phaseolus*, *Oxalis*, *Averrhoa* (fig. 158), etc., pendent vers le bas de manière à se toucher par leurs faces inférieures. Le redressement ou l'abaissement des folioles est parfois accompagné de mouvements latéraux. Ainsi en se relevant la nuit les folioles de la Coronille (fig. 159) se dirigent vers la base du pétiole, pendant que celles de l'Arachide s'inclinent vers son sommet. Ailleurs le mouvement latéral existe seul. Ainsi les folioles des *Mimosa*, *Acacia* (fig. 140), *Tamarindus indica*, etc., prennent leur position nocturne en s'appliquant en



Fig. 157. — Feuille de Lupin (*Lupinus pilosus*): A, vue d'en haut le jour; B, vue de côté la nuit (Darwin).

avant le long du pétiole qui les porte; celles du *Tephrosia caribea* se tournent au contraire latéralement en arrière.

Quand le pétiole primaire et d'autres parties de la même feuille sont mobiles à la fois, les courbures contractées par les divers renflements moteurs peuvent être différentes. Ainsi le pétiole commun des *Phaseolus* et des *Cassia* se relève le soir, pendant que les folioles s'abaissent. Le pétiole primaire des *Mimosa* au contraire s'abaisse, tandis que les pétioles secondaires se rapprochent et que les folioles se tournent en haut et en avant de façon à se recouvrir en partie comme les tuiles d'un toit.

Sommeil des cotylédons.

— Plus fréquemment encore que les feuilles ordinaires, les cotylédons se montrent doués de mouvements nyctitropiques dont le siège est dans un renflement moteur (Légumineuses, *Oxalis*), ou simplement à la base de la feuille. Dans le premier cas la mobilité est ordinairement de plus longue durée que dans le second. Le plus souvent, dans 26 genres sur 50, les cotylédons se relèvent et tendent à se toucher par leurs faces supérieures; parfois ils s'abaissent et pendent le long de la tige (*Oxalis valdiviana* et *sensitiva*, *Geranium rotundifolium*, etc.). Il y a indépendance entre le sommeil des cotylédons et celui des feuilles ordinaires. Tantôt les cotylédons sont mobiles, les feuilles pas (*Brassica*, *Geranium*, etc.); tantôt c'est l'inverse (Tabac, Sainfoin oscillant, etc.). Quand les cotylédons et les feuilles entrent en sommeil à la fois, la direction de leurs



Fig. 158. — Feuille d'*Averrhoa bilimbi*, la nuit (Darwin).

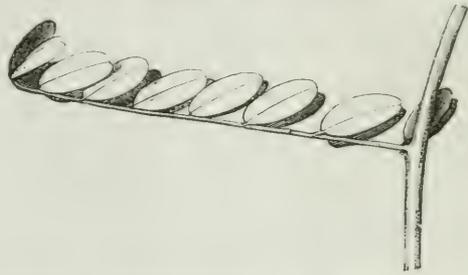


Fig. 159. — Feuille de *Coronilla rosea*, la nuit (Darwin).



Fig. 140. — Feuille d'*Acacia Farnesiana*; A, le jour; B, la nuit (Darwin).

mouvements peut être différente et même opposée. Ainsi les cotylédons des *Cassia* et *Oxalis* se relèvent pendant que leurs feuilles s'abaissent.

Forme du mouvement. — C'est par une série d'oscillations que la feuille passe de sa position diurne à sa position nocturne. En fixant un petit stylet de verre à la pointe de la foliole, on peut mesurer son déplacement angulaire à de courts intervalles égaux et tracer ensuite la courbe du mouvement oscillatoire (fig. 141). Si le mouvement est descendant, comme dans l'exemple choisi, on

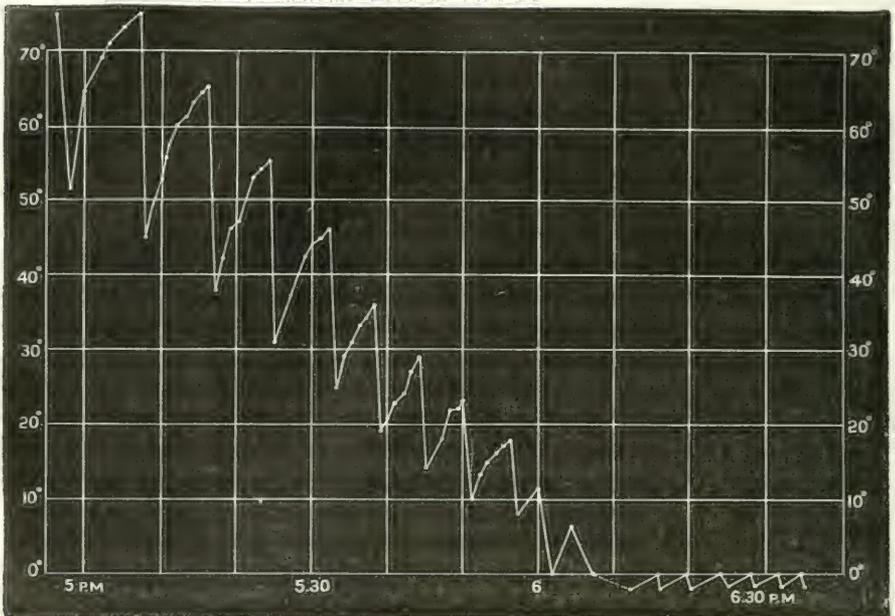


Fig. 141. — Mouvement oscillatoire d'une foliole d'*Averrhoa bilimbi*, entre 5^h et 6^h,50^m du soir. Chaque millimètre de longueur correspond : sur la ligne des abscisses à une minute de temps, sur la ligne des ordonnées à un degré d'angle avec la verticale (Darwin).

voit qu'après une chute soudaine il y a un relèvement progressif, puis une nouvelle chute plus profonde que la première suivie d'un nouveau relèvement, et ainsi de suite. L'amplitude des oscillations et en même temps leur durée va diminuant jusqu'à ce qu'enfin, après une série de très petits frémissements, la foliole entre en repos définitif dans la direction verticale.

Utilité de ces mouvements pour la plante. — Qu'il s'opère vers le haut, vers le bas ou latéralement, le repliement des surfaces foliaires caractéristique du sommeil a pour résultat évident de diminuer le rayonnement nocturne et par suite le refroidissement de la feuille et de le réduire au minimum. Aussi voit-on la rosée se déposer plus abondante sur les folioles quand on les force, en les fixant, à demeurer étalées pendant la nuit, que lorsqu'elles peuvent se redresser ou se rabattre comme à l'ordinaire. En reployant ses feuilles, la plante se protège donc contre le froid des nuits. Toujours très utile, cette protection devient pour elle, à certaines époques, une question de vie ou de mort.

Mécanisme des mouvements de veille et de sommeil. — Quel est le mécanisme de ces mouvements dont on comprend maintenant toute l'importance?

Remarquons d'abord que dans la position nocturne le renflement moteur est rigide, gonflé d'eau, turgescence. La courbure à l'obscurité a donc lieu par un afflux de liquide. Suivant que la masse ainsi gonflée est plus puissante en haut ou en bas, la courbure se produit vers le bas ou vers le haut, différence après tout accessoire, car dans le même genre, dans l'*Oxalis* par exemple, certaines espèces relèvent leurs cotylédons la nuit pendant que les autres les abaissent. Dans la position diurne, au contraire, le renflement est flasque, pauvre en eau. La lumière a donc pour effet de retirer de l'eau et de ramener les deux moitiés à la même tension.

Cet effet paraît dû à la variation brusque introduite par la suppression ou la présence de la lumière, d'une part dans la transpiration de la feuille, de l'autre dans la proportion de sucre accumulée dans le renflement. A l'obscurité, en effet, la transpiration étant brusquement amoindrie, l'eau qui afflue dans le pétiole s'accumule dans le renflement moteur, qui se gonfle et détermine la position nocturne. A la lumière, la transpiration reprend son énergie première, l'eau du renflement s'épuise, et la feuille s'étale de nouveau. En outre, le sucre est, comme on sait, produit à la lumière sous l'influence de la chlorophylle, et consommé à l'obscurité pour la nutrition de la plante. Dans le renflement où il s'accumule il est à son maximum le soir, à son minimum le matin. L'eau y est donc fortement attirée le soir et le renflement se gonfle, faiblement le matin et il se relâche. Comme c'est surtout dans les organes verts que la transpiration est modifiée et le sucre formé par la lumière, on comprend pourquoi le grand pétale du *Megaclinium* n'est pas influencé par elle dans ses mouvements. On voit encore pourquoi le pétiole commun du Sainfoin oscillant obéit à l'action de la lumière, tandis que les folioles latérales y sont soustraites.

Les radiations calorifiques ont aussi quelque influence sur les feuilles mobiles. Toute élévation de température, agissant directement sur le renflement, y détermine, dans les *Oxalis* et aussi à moindre degré dans les *Phaseolus*, un accroissement de rigidité et de turgescence, et y provoque par conséquent un mouvement dans le sens de la position nocturne.

Mouvements continus des feuilles de la Sensitive soumise à l'alternance du jour et de la nuit. — Dans les conditions naturelles, où la plante est exposée aux influences complexes qui résultent de l'alternance du jour et de la nuit, elle subit à la fois les variations de l'intensité lumineuse, celles de la température, et aussi celles de la réplétion aqueuse de son corps qui dépend du rapport existant à chaque instant entre l'absorption des racines et la transpiration des feuilles. Si elle est très sensible, elle exécutera dans ces conditions des mouvements continus, sous l'influence directe ou indirecte des continuelles variations de ces diverses causes extérieures. Il sera très difficile alors de rattacher le mouvement produit à un instant donné à la cause prochaine qui, directement ou indirectement, le provoque.

Cette sensibilité est réalisée à un très haut degré par la Sensitive (*Mimosa pudica*) et c'est chez elle que l'on a observé avec le plus de soin la série continue des mouvements qui s'opèrent sous l'influence complexe du jour et de la nuit (1).

(1) Brücke : *Ueber die Bewegung der Mimosa pudica* Müller's Archiv. für Anat., p. 454, 1848) et

Les folioles de cette plante sont repliées la nuit à la façon de celles des *Acacia* (fig. 159) et étalées le jour, mais le pétiole primaire y est jour et nuit en mouvement continu. Fortement abaissé le soir, il commence à se relever avant minuit et atteint, avant l'aurore, son maximum de redressement. Au lever du soleil, il s'abaisse rapidement pendant que les folioles s'étalent, et sa marche descendante continue jusqu'au soir pour atteindre à la tombée de la nuit son maximum d'affaissement, en même temps que les folioles se replient. Le matin et l'après-midi, la descente du pétiole est interrompue par un faible relèvement.

Ce qui frappe tout d'abord dans cette période réglée par l'alternance du jour et de la nuit, c'est que l'apparition de la lumière coïncide avec un brusque abaissement du pétiole commun. Elle semble donc agir comme l'obscurité, quand on y place subitement la plante au milieu du jour. Il faut remarquer aussi que tandis que l'intensité lumineuse va d'abord croissant le matin, puis décroissant le soir, le pétiole n'en continue pas moins à s'abaisser constamment du matin au soir. Enfin il faut expliquer pourquoi le pétiole, fortement abaissé le soir, se relève progressivement pendant la nuit et pourquoi, deux fois par jour, il remonte faiblement.

Il est certain que l'action de la lumière se combine ici à d'autres causes, notamment à l'action de la température, aux variations de la transpiration et de l'absorption des racines, pour produire l'effet complexe que nous venons de décrire. En se fondant sur ce qu'on sait de ces diverses variations, on peut ébaucher, à peu près comme il suit, une explication de la période journalière.

Le soir, le brusque arrêt de transpiration et l'accumulation du sucre qui est à son maximum dans le renflement déterminent, comme on sait, le repliement des folioles et l'abaissement du pétiole primaire. Mais le sucre étant lentement consommé, l'eau qui gonfle le renflement moteur s'échappe peu à peu, partie vers le haut dans le pétiole en maintenant gonflés les renflements des folioles, partie vers le bas dans la tige. En même temps la température s'abaissant progressivement agit aussi pour diminuer la turgescence, et pour ces deux causes le pétiole se relève peu à peu jusqu'au matin. L'apparition de la lumière, et la reprise de transpiration qui en est la conséquence, diminuent encore tout d'abord cette turgescence et contribuent à redresser le pétiole, en même temps qu'elles étalent les folioles. Mais bientôt de nouveau sucre s'emmagasine dans le renflement, y retient une partie de l'eau qui afflue de la tige et en accroît peu à peu la turgescence; en même temps la température augmente et agit dans le même sens; le pétiole descend donc progressivement jusqu'au soir, où la cessation brusque de la lumière lui donne son abaissement maximum. Le relèvement de la matinée et de l'après-midi peut s'expliquer parce qu'à ce moment la transpiration est devenue plus active et n'est pas encore ou n'est plus compensée par l'absorption des racines, comme elle l'était avant et le sera plus tard.

A coup sûr ce n'est pas là une explication complète, mais seulement une manière de se rendre grossièrement compte des phases principales du phénomène.

Sitzungsberichte der Akad. der Wiss. zu Wien, 4, 1864. — Bert : *Recherches sur les mouvements de la Sensitive* (Mémoires de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, 1^{er} mémoire, 1866; 2^e mémoire, 1870) et Comptes rendus, t. LXXXVIII, p. 421, 1878. — Millardet : *Etudes sur les mouvements périodiques et paratoniques de la Sensitive*. Thèse, Strasbourg, 1869. — Pfeffer : *Jahrb. für wiss. Botanik*, IX, p. 508, 1874.

§ 9

Action motrice d'une irritation mécanique sur les feuilles développées.

Quelques-unes des feuilles qui manifestent déjà des mouvements périodiques spontanés et des mouvements provoqués par la lumière, et quelques autres feuilles qui n'ont ni l'un ni l'autre de ces deux mouvements, sont sensibles à l'attouchement et à l'ébranlement. On voit déjà que les mouvements provoqués par cette cause mécanique sont indépendants des deux autres, et devront s'expliquer par un mécanisme différent.

Caractères généraux de ces mouvements provoqués. — Si l'on touche légèrement une certaine place déterminée de la feuille, toujours située du côté qui deviendra concave, ou si on la frotte doucement avec un corps solide, aussitôt cette face de la feuille se raccourcit, ce qui détermine une courbure du côté touché et sensible. Le même effet s'obtient en imprimant à toute autre partie de la feuille ou de la plante un choc un peu plus fort, qui retentit naturellement sur la région sensible. Ordinairement la surface de la région sensible est couverte de poils, par le moyen desquels tout contact léger, le passage du corps d'un insecte, par exemple, se transforme aussitôt en un ébranlement qui excite la feuille.

Une fois courbée par cette excitation mécanique, la feuille se redresse plus tard, reprend sa direction normale et redevient apte à se courber de nouveau sous une nouvelle excitation.

Parmi les plantes dont les feuilles, déjà douées du mouvement périodique spontané et du mouvement nyctitropique, sont encore excitées à une troisième sorte de mouvement par le contact d'un corps solide ou par un ébranlement mécanique, nous citerons divers *Oxalis* (*O. acetosella*, *stricta*, *corniculata*, *purpurea*, *carnosa*, *Deppei*), divers *Robinia* (*R. pseudacacia*, *viscosa*, *hispida*), divers *Mimosa* (*M. sensitiva*, *prostrata*, *casta*, *viva*, *asperata*, *quadri-valvis*, *dormiens*, *pernambuca*, *pigra*, *humilis*, *pellita*), divers *Æschynomene* (*Æ. sensitiva*, *indica*, *pumila*), divers *Desmanthus* (*D. stolonifer*, *triquetrus*, *lacustris*), le *Smithia sensitiva*, etc. Dans la plupart de ces plantes, il faut un ébranlement assez fort et souvent répété pour déterminer le mouvement; leur sensibilité est faible. Elle est développée au plus haut degré, au contraire, dans l'*Oxalis sensitiva*, et surtout dans la *Sensitive* (*Mimosa pudica*); il y suffit d'un très faible ébranlement ou d'un très léger attouchement sur la région sensible, pour y provoquer des mouvements vifs et rapides, et ces mouvements se propagent aussitôt dans toutes les parties non touchées de la feuille.

Dans toutes ces feuilles, le mouvement s'accomplit toujours dans le sens de la position nocturne, et la plante qui a été soumise à l'ébranlement présente le même aspect que si elle était en sommeil. A ne voir que l'aspect extérieur des choses, l'excitation mécanique a donc agi sur elle comme une brusque diminution d'intensité lumineuse. Ces mouvements ont aussi leur siège au même endroit que ceux des deux autres catégories, c'est-à-dire dans les renflements basilaires

du pétiole primaire et des folioles. Mais si le siège est le même et la courbure la même, il faut remarquer de suite que dans l'abaissement dû à l'excitation, le renflement moteur est mou, flasque, pauvre en eau, tandis que dans l'abaissement dû à l'obscurité, il est au contraire rigide, gonflé, riche en eau. L'explication mécanique du phénomène devra donc être toute différente.

Mouvements des feuilles de la Dionée et du Rossolis (1). — La Dionée (*Dionæa muscipula*), vulgairement nommée Gobe-Mouche, plante des parties marécageuses de la Caroline du

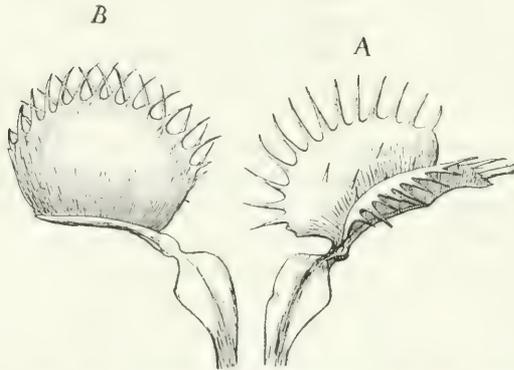


Fig. 142. — Feuille de *Dionæa muscipula*; A, ouverte; B, repliée.

Nord, et les Rossolis de nos marais (*Drosera rotundifolia* et *longifolia*), ont aussi leurs feuilles douées d'une irritabilité remarquable.

Chacune des moitiés du limbe bilobé de la feuille de la Dionée (fig. 142, A), inclinées l'une sur l'autre à peu près à angle droit, présente à sa face supérieure et en son milieu trois poils effilés, qui sont les points sensibles; en outre sa surface est hérissée de petits

poils courts, arrondis, de couleur pourpre, qui sécrètent un liquide mucilagineux. Le bord de la feuille se prolonge en segments étroits, rigides et pointus, dans chacun desquels pénètre une nervure, et disposés de façon à s'engrener étroitement quand le limbe vient à rapprocher ses deux moitiés. Le moindre at-

touchement de l'un ou de l'autre des trois poils sensibles détermine aussitôt le repliement du limbe autour de sa

nervure médiane comme charnière (fig. 142, B). Toutes les autres places peuvent être touchées sans provoquer le moindre mouvement. Qu'un insecte, en passant sur la feuille, vienne à frôler l'un des poils sensibles, il sera pris comme dans un piège et enveloppé aussitôt par le liquide visqueux.

Les feuilles des *Drosera* (fig. 145, A) portent non seulement sur le bord, mais sur toute la face supérieure, une série de segments étroits, renflés à l'extrémité, pourvus chacun d'une petite nervure et dont le nombre s'élève en moyenne à 200. Ils sécrètent un liquide

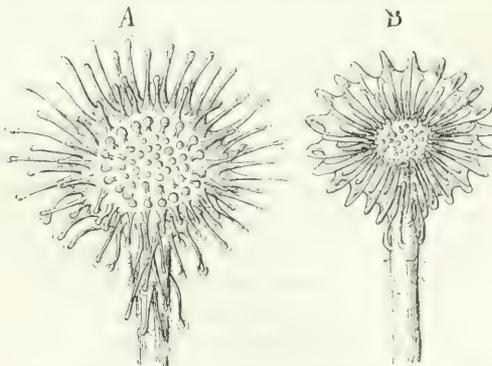


Fig. 145. — Feuille de *Drosera rotundifolia*: A, avant, B, après l'excitation (d'après Darwin).

(1) Darwin: *Les plantes insectivores*. Trad. française, Paris, 1877.

extrêmement visqueux, dont les gouttes brillent au soleil, ce qui a valu à la plante son nom de Rossolis. Sous l'influence d'un léger contact, exercé sur eux ou sur la surface même du limbe, ces segments s'inclinent tous et se recourbent autour du point touché (fig. 145, B). De son côté, le limbe se replie du sommet vers la base en devenant concave sur sa face supérieure. Si c'est un insecte qui se pose sur la feuille, ou qui se promène à sa surface, les segments se rabattent autour de lui, le fixent en l'enveloppant du liquide visqueux qu'ils sécrètent, et le limbe en s'enroulant l'enferme complètement. Il est pris au piège.

L'insecte ainsi capturé par la Dionée et par le Rossolis est attaqué et peu à peu dissous par le liquide visqueux et acide de la feuille (voir p. 207).

Nature et mécanisme du mouvement provoqué des feuilles de la Sensitive. — C'est dans la Sensitive que la forme et le mécanisme du mouvement excité dans les feuilles par un choc ou un ébranlement a été étudié avec le plus de précision.

La feuille doublement composée pennée de cette plante a sur son pétiole primaire deux paires de pétioles secondaires pourvus chacun de 15 à 25 paires de folioles. Ces parties sont reliées l'une à l'autre, comme le pétiole général à la tige, par des renflements moteurs, dont la face inférieure est munie d'un grand nombre de poils dans les pétioles et lisse dans les folioles. Si l'on vient à ébranler la plante, tous les renflements moteurs se courbent aussitôt, ceux des pétioles primaires vers le bas, ceux des pétioles secondaires en avant, ceux des folioles en avant et en haut. D'abord dirigés obliquement vers le ciel, les pétioles primaires s'inclinent maintenant obliquement vers la terre, tandis que les pétioles secondaires et les folioles se ferment. Extérieurement cet état ressemble à la position nocturne des feuilles, mais intérieurement il en diffère en ce que, pendant le sommeil, un ébranlement excite encore la plante et notamment y provoque un abaissement plus profond du pétiole primaire.

Au lieu de cet ébranlement général, on peut faire agir une excitation locale. Il suffit en effet de toucher légèrement les poils qui hérissent la face inférieure de leur renflement, pour faire mouvoir le pétiole primaire ou l'un quelconque des pétioles secondaires; pour qu'une foliole se replie, il suffit aussi d'effleurer à peine la surface lisse de sa base renflée. Cette excitation locale se propage ensuite, d'abord le long de la feuille en montant et en descendant, puis d'une feuille à l'autre le long de la tige aussi bien vers le bas que vers le haut: la transmission a lieu par les nervures et non par le parenchyme. Le mouvement, commencé dans une seule foliole, gagne de la sorte en quelques minutes le végétal tout entier. Dans tous les cas, la plante laissée à elle-même se rouvre peu à peu; les folioles et les pétioles secondaires s'étalent, les pétioles primaires se redressent et les feuilles, revenues ainsi à leur position normale, sont de nouveau excitable.

Quel est maintenant le mécanisme de ces mouvements et notamment de celui du pétiole primaire? Si l'on enlève la moitié supérieure du renflement, le pétiole excité se redresse plus tard et demeure sensible. Après l'ablation de la moitié inférieure du renflement, au contraire, le pétiole ne se relève pas et a perdu toute sensibilité. Le siège de l'excitation et du mouvement est donc dans la face inférieure du renflement; le rôle de la face supérieure est tout à fait accessoire. L'expérience montre qu'à la suite de l'excitation, les cellules de la moitié inférieure du renfle-

ment expulsent de l'eau qui se rend, partie dans les espaces intercellulaires, partie dans la tige, partie aussi dans la moitié supérieure; en conséquence, cette région devient flasque et se raccourcit, tandis que la moitié supérieure demeure sans changement ou même s'allonge un peu; d'où résulte nécessairement la courbure du renflement tout entier vers le bas et l'abaissement du pétiole. Plus tard les cellules inférieures regagnent l'eau qu'elles avaient perdue et se gonflent; la région inférieure du renflement reprend son volume primitif et par conséquent le pétiole se relève.

Le raccourcissement des cellules inférieures est amené sans doute par une brusque contraction du protoplasma, entraînant avec lui la membrane mince qui l'entoure, tandis que l'eau du suc cellulaire est expulsée et filtre au dehors. Les cellules de la moitié supérieure du renflement ayant une membrane beaucoup plus épaisse, on comprend que cette contraction ne s'y produise pas ou du moins demeure sans effet sur le volume total de la cellule. Le phénomène est ramené ainsi à une contractilité spéciale du protoplasma, mise en jeu par un attouchement léger ou par un faible ébranlement, et qui entraîne à sa suite un raccourcissement local du renflement moteur.

Le mécanisme est le même pour l'abaissement des folioles des Oxalidés.

Résumé des divers mouvements des feuilles. — Si nous jetons maintenant un coup d'œil d'ensemble sur les divers mouvements dont les feuilles sont capables, nous voyons qu'il en existe de sept sortes différentes, ayant chacun une cause spéciale, et qu'il ne faut jamais confondre, bien qu'ils puissent tous à la fois se produire sur la même feuille.

Trois de ces mouvements sont dus à une modification de la croissance et prennent fin dès que la feuille a acquis sa dimension définitive. Ces courbures de croissance sont produites soit par des causes internes, comme la mutation, soit par la pesanteur, soit par la lumière. Toutes ensemble se combinent de manière à assigner à la feuille sa direction fixe dans l'espace.

Les quatre autres n'agissent que quand les trois premiers sont épuisés, et pour altérer momentanément la position de la feuille développée. Ce sont les mouvements périodiques spontanés, dus à des causes internes, les mouvements produits par la lumière, ceux que provoque la température, et enfin ceux qu'excitent les causes mécaniques.

Nous avons vu comment on peut isoler l'une de l'autre les trois premières catégories de mouvements, dont l'ensemble est à son tour nettement séparé des quatre autres. Ces dernières de leur côté peuvent s'isoler de deux façons différentes : en faisant agir séparément les causes qui les provoquent : en rendant artificiellement la plante insensible à l'une ou à l'autre. La vapeur d'éther et de chloroforme, par exemple, arrête d'abord toute sensibilité pour les excitations mécaniques, sans altérer les mouvements dus à la lumière et à la chaleur, ni les mouvements spontanés. Si l'action se prolonge, la feuille devient insensible à la lumière, mais conserve sa périodicité interne. Enfin plus tard elle devient absolument rigide.

§ 10

Action de la feuille sur les gaz.

Dirigée par les diverses causes que nous venons d'examiner, la feuille agit sur le milieu extérieur et notamment sur l'atmosphère où d'ordinaire elle se développe. Elle y puise certains éléments gazeux : elle y déverse certains autres gaz. C'est cet échange que nous devons fixer en quelques mots.

Absorption d'oxygène par la feuille. — Comme la racine et la tige, mais avec une énergie plus grande en rapport avec leur plus grande surface, les feuilles consomment sans cesse de l'oxygène. Quand elles sont dépourvues de chlorophylle, cet oxygène est puisé incessamment dans l'atmosphère extérieure. Quand elles sont, comme presque toujours, abondamment pourvues de chlorophylle, c'est encore dans l'atmosphère extérieure que, la nuit ou à une lumière diffuse trop faible, elles prennent l'oxygène dont elles ont besoin. Mais dès que la lumière devient assez intense pour que la portion de radiation absorbée par la chlorophylle suffise à décomposer l'acide carbonique que la feuille contient et à en mettre l'oxygène en liberté, c'est à cette source plus directe que l'organe prend désormais d'abord une partie, puis, à mesure que l'intensité lumineuse augmente, la totalité de l'oxygène qui lui est nécessaire. La feuille absorbe donc de moins en moins d'oxygène dans le milieu extérieur, et enfin elle n'en absorbe plus du tout. Il y a une certaine intensité lumineuse telle, que la décomposition de l'acide carbonique réalisée par elle dans un temps donné, fournisse exactement à la feuille tout l'oxygène dont elle a besoin pendant le même temps. Alors il n'y a ni oxygène absorbé, ni oxygène dégagé dans le milieu extérieur. La consommation d'oxygène étant exactement correspondante au carbone fixé, on voit qu'alors tout l'acide carbonique est assimilé à la plante, non comme tel, il est vrai, mais par ses éléments. Cet état de choses est souvent réalisé dans la nature, d'une façon transitoire.

Dès que l'intensité lumineuse dépasse ce point, il y a plus d'oxygène produit que d'oxygène consommé par la feuille, l'excès se dégage dans l'atmosphère extérieure. C'est ce qui arrive, comme on sait, quand on place les feuilles en plein soleil.

Ainsi le fait constant, c'est la consommation d'oxygène. Le fait variable avec la présence de la chlorophylle et avec l'intensité de la radiation incidente, c'est la manière d'être de la feuille vis-à-vis de l'oxygène extérieur, ce gaz étant ou diminué, ou laissé intact, ou augmenté par elle.

La quantité d'oxygène absorbée, quand elle donne la mesure de la quantité consommée, c'est-à-dire à l'obscurité complète, varie beaucoup avec la pression de ce gaz dans l'atmosphère ambiante, avec la température, avec l'âge de la feuille, et, à égalité de température et d'âge, avec la nature spécifique de la plante (voir p. 159, 160 et 161).

Privées d'oxygène, mises à l'obscurité dans une atmosphère d'hydrogène ou d'azote, les feuilles sont promptement asphyxiées, avec tous les phénomènes con-

sécultifs que nous avons signalés (p. 457 et suiv.). Si elles contiennent du sucre, comme c'est le cas habituel, il s'y forme de l'alcool (1).

Dégagement d'acide carbonique par la feuille. — Comme la racine et la tige, la feuille produit constamment de l'acide carbonique dans toutes ses cellules. Si elle est incolore, ce gaz se dégage incessamment dans le milieu extérieur. Si elle contient de la chlorophylle, comme c'est le cas habituel, pourvu qu'on la place à l'obscurité ou à une lumière d'intensité trop faible pour décomposer l'acide carbonique, elle dégage encore dans l'atmosphère ambiante la totalité de l'acide carbonique qu'elle produit. Mais dès que la radiation est devenue assez intense pour décomposer une partie de l'acide carbonique formé, c'est seulement la différence qui se dégage. Quand l'intensité lumineuse est telle que tout l'acide carbonique produit dans le protoplasma se trouve aussitôt décomposé dans les grains de chlorophylle, le dégagement se trouve nul. Ce moment correspond sensiblement à celui où l'absorption d'oxygène est également nulle. La feuille n'altère alors en aucune façon l'atmosphère qui l'entoure. Grâce au travail de la chlorophylle, sa production d'acide carbonique alimente exactement sa consommation d'oxygène. Mais cet état d'équilibre ne tarde pas à être dépassé; la radiation, croissant d'intensité, décompose bientôt dans un temps donné beaucoup plus d'acide carbonique que la feuille n'en produit dans le même temps; la différence est empruntée au milieu extérieur, et il y a absorption. C'est ce qui arrive, comme on sait, quand on place des feuilles à une lumière un peu vive et surtout en plein soleil. Mais il faut bien remarquer que cette absorption n'empêche pas la production d'acide carbonique; elle la masque seulement. Elle n'est que la différence entre la consommation et la production.

Ainsi le fait constant, c'est la production d'acide carbonique par la feuille. Le fait variable, suivant l'existence ou l'absence de chlorophylle, et dans le premier cas suivant l'intensité de la radiation incidente, c'est la manière d'être de la feuille vis-à-vis de l'acide carbonique du milieu extérieur, qu'elle augmente, ou laisse intact, ou diminue.

Si l'on étudie l'émission d'acide carbonique dans les conditions où elle mesure exactement la production, c'est-à-dire dans des feuilles incolores, ou dans des feuilles vertes à l'obscurité complète, on voit que son intensité varie avec la température, avec l'âge de la feuille, et, à égalité de température et d'âge, avec la nature propre de la plante (voir p. 487 et suiv.). Toutes ces variations ont lieu dans le même sens que celles de l'oxygène absorbé.

D'autre part, si l'on cherche le rapport de volume entre l'oxygène absorbé et l'acide carbonique dégagé, on y trouve parfois, surtout si la température est élevée, une égalité approchée. Ainsi une feuille de Laurier-rose qui absorbait par cent. carré, en 24 heures d'obscurité, 0^{cc}.210 d'oxygène, dégageait dans le même temps 0^{cc}.205 d'acide carbonique. Toutefois cette égalité est loin d'être constante. Ainsi à 15° des feuilles de Pin ont absorbé 54 d'oxygène et dégagé 49 d'acide carbonique; à 11° des feuilles d'Agave ont absorbé 49 d'oxygène et dégagé 52 d'acide carbonique; à 15° des feuilles de Marronnier ont absorbé 191 d'oxygène et dégagé 155 d'acide carbonique. On voit qu'aux températures moyennes il y a beaucoup

(1) De Luca : Ann. des sc. nat., 6^e série, t. IV, p. 286, 1878.

plus d'oxygène consommé que d'acide carbonique produit (1). Quand la température s'élève, l'émission d'acide carbonique augmente plus vite que l'absorption d'oxygène, elle l'atteint et bientôt la dépasse (voir p. 188).

Mais ce qui empêche absolument d'établir un lien direct entre cette absorption d'oxygène et ce dégagement d'acide carbonique, c'est que la feuille verte, placée à l'obscurité dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène, alors qu'il lui est impossible de consommer de l'oxygène, n'en produit pas moins de l'acide carbonique qu'elle dégage dans le milieu extérieur. Il en résulte, comme il a été dit d'une façon générale (p. 188 et p. 215), puis en particulier pour la racine (p. 247) et pour la tige (p. 505), qu'il n'est pas exact de parler d'une *respiration* de la feuille.

Assimilation du carbone par la feuille. — Il n'en est pas de même, avons-nous vu (p. 190 et 212), pour la décomposition d'acide carbonique dont les feuilles vertes sont le siège sous l'influence des radiations d'une certaine nature et d'une certaine intensité, et pour la production d'oxygène qui en est la conséquence immédiate. Entre l'acide carbonique absorbé et l'oxygène dégagé par la feuille, il y a constamment égalité de volume à peu près complète (p. 190). Il s'agit bien ici d'un seul et même phénomène, auquel il est dès lors légitime de donner un nom : c'est l'assimilation du carbone.

En raison de la grande quantité de chlorophylle qu'elles renferment, de la grande surface qu'elles présentent à la lumière et à l'atmosphère, de la direction fixe qu'elles affectent par rapport aux rayons incidents, de leur pénétrabilité pour les radiations et pour les gaz, les feuilles proprement dites sont le siège principal de l'assimilation du carbone, les organes assimilateurs par excellence. C'est du moins l'une de leurs deux fonctions essentielles.

On a vu (p. 158 et suiv.) comment varient en général, avec la réfrangibilité et l'intensité des radiations incidentes, d'une part la production de la chlorophylle et son pouvoir absorbant, d'autre part la décomposition de l'acide carbonique qui est la conséquence de cette production et de cette absorption. On sait que ce sont les radiations rouges comprises entre les raies *B* et *C* du spectre, qui, absorbées fortement par la chlorophylle et douées en même temps d'une grande énergie thermique, sont les agents les plus puissants de la décomposition de l'acide carbonique, les rayons assimilateurs. Tous ces résultats s'appliquent éminemment aux feuilles, qui ont précisément servi à les obtenir.

Sous l'influence de ces radiations, dès qu'elles dépassent une certaine intensité, supérieure à celle qui suffit à produire la chlorophylle, l'acide carbonique est décomposé par la feuille. Cette décomposition augmente très rapidement avec l'intensité de la radiation, et bientôt elle devient beaucoup plus énergique que la production simultanée d'acide carbonique. La feuille puise alors une grande quantité de ce gaz dans l'atmosphère qui l'entoure.

On jugera du rapport de la production d'acide carbonique à sa consommation par les nombres suivants. Au soleil, un mètre carré de feuilles de Laurier-rose décompose par heure 1^{lit.}, 108 d'acide carbonique ; à l'obscurité, la même surface n'en dégage dans le même temps que 0^{lit.}, 07, c'est-à-dire environ 16 fois moins. Il suffit donc de trois quarts d'heure d'insolation le matin pour que les

(1) Déhérain et Moissan : Ann. des sc. nat., 5^e série, XIX, 1875.

feuilles du Laurier-rose aient réparé la perte de carbone qu'elles ont subie pendant toute la nuit précédente. A partir de ce moment, le carbone provenant de la décomposition de l'acide carbonique absorbé dans le milieu extérieur s'ajoute au poids de la feuille, qui se trouve à la fin de la journée avoir réalisé de ce fait un gain considérable.

Quand les deux faces de la feuille sont semblables, de même consistance, de même teinte, également pourvues de stomates, comme dans la plupart des plantes herbacées (p. 512), elles décomposent dans le même temps la même quantité d'acide carbonique, à supposer, bien entendu qu'elles soient également irradiées. Il n'en est plus toujours ainsi si elles sont dissemblables, si la face supérieure est plus dure, plus luisante, d'un vert plus foncé, entièrement dépourvue de stomates, tandis que la face inférieure est plus molle, plus terne, d'un vert plus pâle, abondamment munie de stomates, comme dans la plupart des végétaux ligneux. A éclairage égal, la première absorbe alors quelquefois plus d'acide carbonique et dégage plus d'oxygène que la seconde. Pour le Laurier-rose, le rapport moyen au soleil a été de 102 à 44; à l'ombre il ne dépasse pas 2. Pour le Framboisier il est de 2; pour le Peuplier blanc il s'élève à 6; dans ces deux plantes, le duvet blanc qui couvre la face inférieure de la feuille intercepte fortement la lumière. Dans d'autres arbres, au contraire, comme le Maronnier, le Pêcher, le Platane, les deux faces de la feuille se comportent de la même manière (1).

Dans les plantes aquatiques submergées, l'acide carbonique peut être enlevé par les feuilles aux bicarbonates en dissolution dans l'eau. Si l'eau renferme du bicarbonate de chaux, le carbonate se précipite à la surface de la feuille où a lieu sa décomposition. Or sur les feuilles d'*Elodea canadensis*, par exemple, le dépôt calcaire se fait toujours exclusivement sur la face supérieure, quoique les deux surfaces, également dépourvues de stomates, soient semblables entre elles. Dans ce genre de feuilles, l'oxygène formé se rend d'abord dans les canaux internes d'où il se dégage, sous forme de courants de bulles, par toutes les ouvertures accidentelles. Il y est toujours mêlé d'azote entraîné de l'eau dans la plante conformément aux lois de l'osmose des gaz.

Émission d'oxygène indépendante de la décomposition de l'acide carbonique. — Les feuilles grasses des Crassulacées, soumises à l'action de la lumière dans une atmosphère dénuée d'acide carbonique, émettent de l'oxygène. Cet oxygène paraît provenir de la décomposition de l'acide malique, qui, formé en abondance dans ces feuilles pendant leur séjour à l'obscurité, diminue progressivement et enfin disparaît pendant l'insolation. Il est probable que le résultat de cette décomposition de l'acide malique est la production d'hydrates de carbone qui se mettent en réserve (2). En montrant que l'acide carbonique n'est pas le seul corps décomposé par les feuilles sous l'influence de la lumière, et capable de mettre de l'oxygène en liberté, ces expériences ouvrent aux recherches une voie nouvelle.

Transpiration de la feuille. — En même temps qu'elle décompose l'acide carbonique et en assimile le carbone, la feuille émet au dehors une grande

(1) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, IV, p. 559, 1868.

(2) Mayer : *Ueber die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulaccen* (Landwirthschaftl. Versuchstationen, XXI, p. 277, 1880).

quantité de vapeur d'eau, elle transpire, et c'est la seconde de ses fonctions essentielles. Cette transpiration s'opère dans les conditions générales qui ont été étudiées plus haut (p. 191 et suiv.), et sur lesquelles nous ne reviendrons pas (1).

La grande surface des feuilles, souvent multipliée encore par les poils qui les couvrent, rend déjà cette transpiration très énergique. Mais surtout il faut considérer que l'intérieur du parenchyme de la feuille aérienne est creusé de nombreux interstices pleins d'air communiquant entre eux et formant dans la feuille une sorte d'atmosphère intérieure (voir fig. 55, *l*). Par les nombreux stomates que porte le limbe, cette atmosphère communique directement avec l'air extérieur. La transpiration a lieu le long de ces surfaces internes, et la vapeur d'eau tend à acquérir dans les interstices une pression de plus en plus forte, qui s'équilibre à mesure grâce à la sortie de la vapeur par les stomates.

Il y a donc sur toute feuille aérienne deux parts à faire dans la transpiration totale : l'une par la surface générale externe, c'est la plus faible ; l'autre par la surface interne, le long des interstices, avec sortie par les stomates, c'est la plus forte.

Mais il va sans dire qu'il ne faut pas pour cela s'attendre à une proportionnalité de la transpiration avec le nombre des stomates ; c'est de l'étendue des surfaces internes et non du nombre des orifices de sortie que la transpiration dépend réellement. Ainsi le rapport de la transpiration de la face supérieure, quand elle est dépourvue de stomates, à celle de la face inférieure qui en est pourvue, est : dans la Verveine de 1 à 2, dans le Tilleul de 1 à 2,5, dans le Gamma de 1 à 7. En moyenne, pour une dizaine de plantes assez différentes (Houx, Lilas, Oranger, Vigne, Poirier, Topinambour, etc.) ce rapport est de 1 à 4,5 au soleil, de 1 à 2,4 à l'ombre. Quand les deux faces ont des stomates, l'avantage est à celle qui en possède le plus grand nombre. Dans la Capucine, par exemple, le rapport des nombres des stomates étant de 4 sur la face supérieure à 5 sur la face inférieure, celui des transpirations est de 4 à 2 ; dans la Dahlia le premier rapport est de 1 à 2, le second de 2 à 5 ; dans la Belladone le premier est de 1 à 5, le second de 5 à 6. Il peut arriver cependant que les deux surfaces, avec des nombres très différents de stomates aient des transpirations égales. Ainsi dans la Guinauve les stomates sont dans le rapport de 2 à 14 et la transpiration est la même (2).

On a déjà vu (p. 197) comment, toutes choses égales d'ailleurs, la transpiration varie d'intensité avec l'âge de la feuille et avec la nature spécifique de la plante. Aux exemples cités il convient d'en ajouter quelques autres. On a déterminé pour quelques plantes de grande culture la transpiration totale pour la durée de la végétation. On a trouvé, pour une durée de 172 jours, que l'Orge transpire : 7,774 gr. ; le Blé 7,555 gr. ; le Pois, 7,065 gr. ; le Trèfle, 5,568 gr. En mesurant de même, dans un certain nombre d'arbres et d'arbustes, la transpiration totale annuelle et en la rapportant au poids de la plante, on a obtenu les nombres suivants : Chêne-vert 26, Houx 50, Sapin 52, If 77, Mélèze 177, Frêne 185, Chêne

(1) Aux mémoires cités p. 195, il faut ajouter : Comes : *La luce et la traspirazione delle piante* (Atti dell' Acad. dei Lincei, 5^e série, VII, 1880).

(2) Garreau : Ann. des sc. nat., 5^e série, XIII, p. 356, 1846. — J. Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, VI, p. 552, 1878.

226, Épine-vinette 522, Sycomore 455 (1). On voit que la transpiration est beaucoup plus forte sur les feuilles caduques que sur les feuilles persistantes.

Absorption de vapeur d'eau par la feuille. — Les cotylédons à l'état de vie latente dans la graine, et aussi certaines feuilles ordinaires (Pervenche, etc.), quand elles sont parvenues, par suite d'une transpiration non compensée, à un certain état de siccité, sont capables d'absorber la vapeur d'eau dans une atmosphère saturée. Elles reprennent ainsi, au moins en partie, leur turgescence et augmentent notablement de poids.

§ 11

Action de la feuille sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.

Dans de certaines conditions, la feuille absorbe l'eau qui la mouille, avec les matières dissoutes; dans d'autres conditions, au contraire, elle émet de l'eau tenant en dissolution diverses substances.

Absorption de l'eau et des substances dissoutes par la feuille. — Dans les plantes aquatiques submergées ou nageantes qui ne possèdent pas de racines, comme c'est le cas pour les Characées, certaines Mousses, les *Salvinia*, *Utricularia*, *Ceratophyllum*, etc., ce sont surtout les feuilles qui jouent le rôle d'organes absorbants; la tige contribue à l'absorption, mais pour une part relativement faible. Dans les *Utricularia*, *Ceratophyllum*, etc., toutes les feuilles sont au même titre consacrées à l'absorption. Dans le *Salvinia*, des trois feuilles de chaque nœud, deux sont nageantes, la troisième est submergée; celle-ci est profondément divisée, couverte de poils, et joue seule le rôle absorbant dévolu d'ordinaire aux racines.

Dans les plantes submergées en totalité ou en partie, qui sont pourvues de racines, les feuilles plongées n'en sont pas moins douées du pouvoir absorbant; elles l'exercent concurremment avec les racines. Aussi leur surface se multiplie-t-elle souvent par de profondes divisions, comme on le voit dans la Mâcre, la Renoncule d'eau, etc.

Enfin dans les plantes terrestres, les feuilles aériennes peuvent aussi, quand elles ne sont pas couvertes d'un revêtement cireux (voir p. 61) ou d'une couche d'air qui les empêchent d'être mouillées, absorber l'eau qui vient à les baigner, ou dans laquelle on les plonge et avec cette eau les divers sels (sulfate de chaux, sulfate et nitrate de potasse, etc.) qu'elle tient en dissolution. On peut entretenir la fraîcheur d'une branche et alimenter son développement, en plongeant une partie de ses feuilles dans l'eau. Après une grande sécheresse, la pluie, la rosée, le brouillard, pénètrent ainsi directement dans la feuille et lui rendent sa turgescence. C'est à cette source que, dans les contrées chaudes et arides, la plante puise la majeure partie de l'eau qui lui est nécessaire (2).

(1) Lawes : Journal hort. Soc. London, V, 1850-1851.

(2) J. Boussingault : *loc. cit.* p. 562, 1878.

Les deux premières feuilles de la plante chez les Dicotylédones, sa première feuille chez les Monocotylédones, absorbent de même les substances nutritives avec lesquelles elles sont en contact dans la graine, après que ces substances sont devenues solubles. Leur rôle absorbant est de la plus haute importance pour les premiers développements.

Émission de substances dissoutes. Exosmose des feuilles. — En même temps que la feuille immergée absorbe l'eau et les matières dissoutes dont elle fait emploi, émet-elle au dehors dans le liquide les substances dissoutes qu'elle renferme ?

Quand les feuilles sont gonflées en réservoirs nutritifs, comme un grand nombre de cotylédons, il est certain qu'elles émettent au dehors par exosmose une partie de ces substances, notamment du saccharose (p. 208). Les feuilles ordinaires aussi, quand on vient à les immerger, émettent dans l'eau une petite quantité des matières qu'elles contiennent et en particulier du sucre de canne.

Émission par la feuille de liquides et de matières dissoutes. Nectar. Sue digestif. — Quand leur transpiration est brusquement arrêtée, comme il arrive chaque soir au coucher du soleil, les feuilles continuant à recevoir des racines par la tige de nouveau liquide, une pression s'y établit, et l'eau s'échappe en gouttelettes à la surface, ordinairement par des stomates aquifères, quelquefois par une simple fente produite par déchirure entre les cellules superficielles à la pointe du limbe, comme dans les Graminées (Blé, Seigle, Maïs, etc.), parfois aussi, en l'absence de tout stomate et de toute déchirure, par un passage direct à travers les membranes des cellules périphériques, comme c'est le cas sur la face supérieure des feuilles dans les arbres qui produisent la *miellée* (Chêne, Érable, Tilleul, Frêne, Aulne, Rosier, Prunier, etc.).

Toujours placés au-dessus des dernières terminaisons des nervures qui leur amènent le liquide, les stomates aquifères sont situés d'ordinaire au bord du limbe et sur sa face supérieure. Tantôt ils en occupent l'extrémité, comme dans les Aroïdées (*Colocasia*, *Caladium*, *Richardia*); tantôt on les rencontre sur les dents latérales, comme dans la grande majorité des cas (fig. 144), soit solitaires (Fuchsia, Primevère, Saxifrage, etc.), soit groupés par deux (Sureau, Valériane, Groseillier, etc.), trois (*Cyclamen*), six à huit (Orme, Platane, Coudrier, etc.), ou davantage (Potentille, Renoncule, Chou, Ombellifères diverses, etc.). Dans les *Crassula* et *Rochea*, ils sont distribués çà et là par petits groupes sur toute la surface du limbe, tantôt sur les deux faces (*Crassula portulacaea*, *arborescens*, etc.), tantôt sur la face supérieure seulement (*C. cordata*, *perforata*, etc.). Une disposition analogue se retrouve dans certains Saxifrages (*S. Aizoon*, *longifolia*, *retusa*, etc.)



Fig. 144. — Une dent de la feuille de Violette (*Viola odorata*) vue par sa face supérieure. Trois nervures s'y réunissent au-dessous d'un groupe de cinq stomates aquifères. Les cellules périphériques de l'extrémité de la dent sécrètent un suc mucilagineux (d'après Reinke).

et dans certains Figuiers (*Ficus nervifolia*, *diversifolia*, etc.), avec cette différence que les groupes de stomates aquifères y sont enfoncés dans des cryptes, comme les stomates aërières du Laurier-rose (p. 60, fig. 55). Les feuilles submergées ont aussi de ces stomates aquifères, soit à la pointe du limbe (*Callitriche*, *Hippuris*), soit à l'extrémité de chacun des segments latéraux (*Ranunculus aquatilis*, *Hottonia palustris*, etc.).

Le liquide expulsé est de l'eau tenant en dissolution une très petite quantité de substances diverses et notamment du bicarbonate de chaux.

Si la région de la feuille où il se dégage renferme des sucres (saccharose,



Fig. 145. — Abeilles et Bourdons récoltant le nectar des feuilles sur les stipules de la Vesce (*Vicia sativa*).



Fig. 146. — Abeilles et Bourdons récoltant la miellée sur les feuilles du Chêne.

glucose et lévulose), il est sucré, c'est du *nectar*. Tel est le suc qui s'échappe des renflements situés à la base des pétioles secondaires de certaines Fougères (*Pteris aquilina*, *Cyathea*, *Hemitelia*, *Angiopteris*, etc.), tout couverts de stomates aquifères qui leur donnent une couleur blanche. Tel est encore celui qui s'écoule directement à travers les membranes des cellules superficielles sur les renflements latéraux du pétiole dans le Ricin, le Prunier, l'Amandier, etc., sur les stipules de la Vesce, du Sureau, etc., sur toute la surface du limbe dans

les arbres au moment de la *miellée*. Outre le saccharose, le glucose et le lévulose, la miellée renferme encore une notable proportion de dextrine (1).

Les insectes, surtout les abeilles et les bourdons, sont très friands de ce nectar des feuilles et vont le butiner sur les stipules dans les champs de Vesce (fig. 145), sur le limbe dans les forêts de Chêne (fig. 146).

Outre ce liquide, sucré ou non, dont l'écoulement provient toujours d'une transpiration arrêtée ou tout au moins ralentie, la feuille émet quelquefois soit à de certaines places de sa surface générale, soit plus souvent sur des poils dits *glanduleux*, des liquides de consistance mucilagineuse. On en a vu des exemples sur les feuilles irritables de la Dionée et des Rossolis (p. 551). Dans la Grassette (*Pinguicula vulgaris*), la feuille porte des poils glanduleux de deux sortes, les uns pédicellés, les autres sessiles (fig. 147). Les cellules rayonnantes qui forment les seconds et qui constituent la tête des premiers, produisent et expulsent au dehors à travers leurs membranes un liquide incolore et très visqueux.

Dans ces trois exemples, le suc sécrété jouit de propriétés très remarquables. Tant que la feuille ne subit le contact d'aucun corps solide, il est neutre et peu abondant. Dès qu'un corps solide et surtout un corps de nature azotée, un morceau de viande, un insecte, vient à toucher le limbe, qui se replie autour de lui pour l'envelopper, le suc s'écoule en abondance et devient fortement acide. En même temps il s'y forme un principe azoté neutre, analogue à la pepsine du suc gastrique des animaux; ainsi transformé, le suc attaque le morceau de viande ou le corps de l'insecte, le dissout et le fait disparaître, en un mot le digère. Il est devenu un suc digestif. Le liquide qui s'accumule au fond de la cruche du *Nepenthes* possède à tout instant les mêmes propriétés digestives.

De même les deux cotylédons de la plante, ou son cotylédon unique, quand ils se trouvent au moment de la germination appliqués contre une réserve nutritive insoluble, amylacée ou albuminoïde, sécrètent un liquide acide et doué d'une activité spéciale qui dissout cette réserve et la digère. Les feuilles peuvent donc être le siège des phénomènes digestifs qui ont été étudiés en général (p. 205 et suiv.).

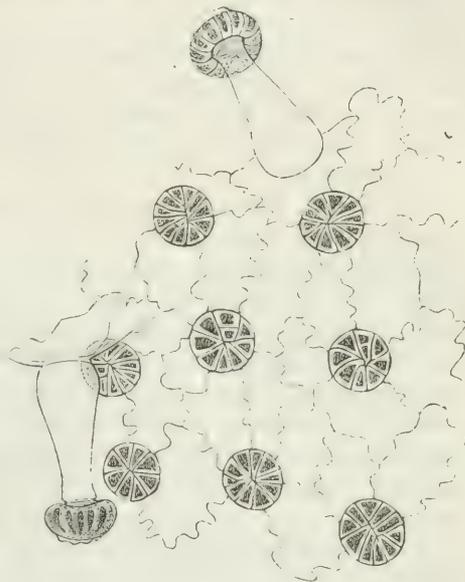


Fig. 147. — Fragment de l'assise cellulaire périphérique de la feuille de la Grassette (*Pinguicula vulgaris*). On y voit enchâssés de nombreux poils glanduleux pluricellulaires, les uns sessiles, les autres pédicellés, qui émettent tous un suc digestif (d'après Reinke).

(1) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, V, p. 55, 1874.

CHAPITRE VI

LA FLEUR

La fleur est un rameau ou une portion de rameau de la tige, différencié avec les feuilles qu'il porte, pour servir à la formation des œufs chez les Phanérogames. Si, comme on fait souvent, on appelle *pousse* l'ensemble constitué par un rameau et ses feuilles, on dira que la fleur est une pousse ou une partie de pousse différenciée.

L'étude de la fleur n'intéresse, il est vrai, qu'un seul des quatre groupes principaux du règne végétal, mais elle n'en doit pas moins, en raison de la très haute importance de ce groupe, trouver sa place dans le plan de la Botanique générale. D'autre part, la fleur n'étant qu'un composé de tige et de feuilles, son étude aurait pu logiquement être faite, partie avec celle des différenciations de la tige (p. 279), partie surtout avec celle des feuilles différenciées (p. 540). Cependant il existe ici entre la tige et les feuilles une si intime communauté d'action, et le but poursuivi en commun est à la fois si particulier et si important, que la fleur nous apparaît comme une sorte d'organe *sui generis*, comme un tout nettement séparé du reste de la plante. Dès lors, il devient nécessaire de lui consacrer un chapitre spécial.

Nous l'étudierons ici, comme nous avons fait pour les trois membres fondamentaux du corps, d'abord dans sa forme et dans son développement, puis dans ses fonctions.

SECTION I

MORPHOLOGIE DE LA FLEUR

Quand la fleur est une pousse différenciée tout entière, elle est toujours nettement limitée par rapport au reste du corps. Quand elle ne comprend qu'une partie de la pousse, ordinairement sa région terminale, de deux choses l'une : ou bien la différenciation est brusque et la limite nette (Pavot, Tulipe) ; ou bien elle s'opère progressivement, on observe sur le rameau tous les passages entre les feuilles ordinaires et les feuilles florales et il est alors impossible de dire où la fleur commence (Hellébore).

Le rameau de la pousse florale est le *pédicelle*, et son sommet allongé en cône, arrondi en sphère, aplati en assiette ou creusé en coupe, est le *réceptacle* de la fleur. Sur ses flancs, le pédicelle porte souvent des feuilles incomplètement différenciées ou rudimentaires : ce sont des *bractées*. Autour de son sommet, sur le réceptacle, il produit une rosette de feuilles profondément différenciées, qui con-

stituent la *fleur* proprement dite et, avant son épanouissement, à l'état de bourgeon terminal, le *bouton*. Le rôle du pédicelle se borne à produire et à porter les diverses feuilles qui sont les éléments constitutifs essentiels de la fleur. Aussi, quand nous étudierons la fleur proprement dite, n'aurons-nous pas à nous préoccuper du réceptacle, si ce n'est d'une manière tout à fait accessoire. L'étude de la fleur est essentiellement une analyse de feuilles différenciées (1).

Il est une circonstance pourtant où le pédicelle joue un rôle important, c'est dans la disposition des fleurs sur le corps de la plante. Cette disposition dépend en effet des diverses manières d'être du pédicelle, et comme elle relie l'étude de la fleur à celle du corps végétatif, c'est le premier point que nous avons à examiner.

§ 1

Disposition des fleurs. Inflorescence.

La manière dont la plante fleurit, c'est-à-dire dont les pousses florales sont distribuées sur son corps par rapport aux pousses végétatives, est ce qu'on appelle son *inflorescence*. Constante dans le même végétal et quelquefois dans de vastes groupes de plantes, l'inflorescence subit des modifications nombreuses, mais qui peuvent se rattacher à quelques types, et ce sont ces types que nous avons à caractériser.

Divers modes d'inflorescence. — Quand le pédicelle, pourvu ou non de bractées, ne se ramifie pas, la fleur tranche isolément çà et là sur la ramification végétative; l'inflorescence est *solitaire*. Quand le pédicelle se ramifie, soit latéralement à l'aisselle des bractées qu'il porte, soit au sommet par dichotomie, les fleurs portées au bout des pédicelles secondaires, tertiaires, etc., sont rapprochées par groupes, et ce sont ces groupes de fleurs qui tranchent çà et là sur la ramification végétative; l'inflorescence est *groupée*. On restreint quelquefois le mot d'inflorescence et on lui donne un sens concret pour l'appliquer au groupe floral lui-même.

Simple ou rameux, le pédicelle peut n'être que la terminaison différenciée soit de la tige principale, soit de quelque une de ses branches feuillées ordinaires; l'inflorescence est alors *terminale*. Simple ou rameux, il peut provenir aussi de la différenciation d'une branche tout entière, située à l'aisselle d'une feuille; l'inflorescence est alors *axillaire*. D'où quatre modes :

Inflorescence.	}	solitaire.	{ terminale. (Tulipe, Pavot, etc.)
			{ axillaire. (Pervenche, Pensée, etc.).
	}	groupée.	{ terminale. (Lilas, Blé, etc.)
			{ axillaire. (Labiées, etc.).

Inflorescence solitaire. — Par suite d'un développement particulier de la

(1) Ouvrages généraux à consulter pour la Morphologie externe de la fleur : Decaisne et Le Maout : *Traité général de botanique*, 2^e édition, 1878. — Payer : *Traité d'organogénie de la fleur*, 1858, avec les suites données par M. Baillon : *Traité du développement de la fleur et du fruit*, fasc. I-VIII, 1871-1880. — Baillon : *Histoire des plantes*, 7 vol., 1867-1881. — Eichler : *Blüthendiagramme*, 2 vol., 1875-1878.

ramification de la tige au-dessous d'elle, une fleur solitaire terminale peut arriver en définitive à occuper diverses positions qui, pour être bien comprises, exigent quelques explications.

Parfois la première feuille ordinaire située au-dessous de la fleur développe son bourgeon axillaire en une branche puissante, qui rejette latéralement le pédicelle plus grêle situé au-dessus d'elle et vient se placer dans le prolongement de la tige. Après avoir porté un certain nombre de feuilles, cette branche se termine à son tour par une fleur. A l'aisselle de la dernière feuille, elle forme une nouvelle branche qui rejette la fleur de côté, se place dans le prolongement de la première, et ainsi de suite. Il se produit ainsi un sympode, comme nous en avons rencontré plusieurs fois dans la ramification de la tige, avec cette différence que le sympode prend naissance ici, non par avortement du bourgeon terminal, comme dans le Tilleul, ni par destruction de la région feuillée de la tige comme dans le Sceau-de-Salomon, mais par différenciation de chaque sommet en une fleur. Il en résulte que la tige se ramifie en une cyme unipare. Le long du sympode, les pédicelles floraux sont rejetés de côté, sans feuilles immédiatement au-dessous d'eux, et diamétralement opposés chacun à une feuille. A ces deux caractères on distingue toujours une fleur terminale, ainsi rejetée latéralement, d'une fleur axillaire. Une pareille fleur solitaire est dite *oppositifoliée* (*Nemophila*, *Cuphea*, etc.).

Si la tige porte sous la fleur deux feuilles opposées au même nœud, ou du moins très rapprochées, qui développent chacune une branche puissante, la fleur soli-

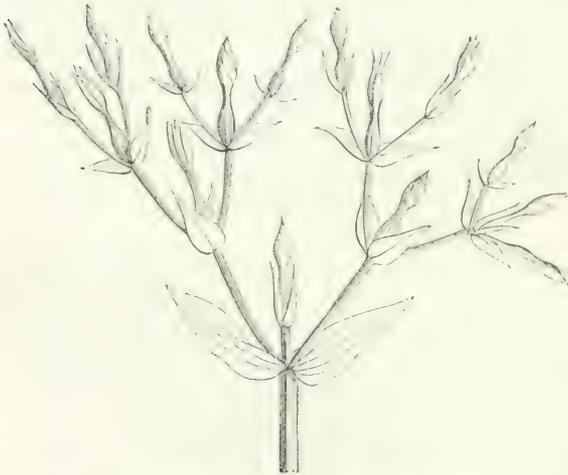


Fig. 148. — Petite-Centaurée (*Erythraea Centaurium*). Fleurs solitaires dans les dichotomies successives de la tige ramifiée en cyme bipare.

taire conserve sa position terminale, mais se trouve située dans une sorte de dichotomie de la tige. Chaque branche primaire se terminant à son tour par une fleur, puis produisant au-dessous d'elle deux branches secondaires, et ainsi de suite, toutes les fleurs solitaires se trouvent, en définitive, placées dans de pareilles dichotomies et la tige se ramifie en une cyme bipare (fig. 148). Il en est ainsi, par exemple, dans le Mouron (*Alsine media*) et dans la Petite-Centaurée

(*Erythraea Centaurium*). C'est le phénomène déjà constaté dans le Lilas (p. 271, fig. 88), avec cette différence, qu'au lieu d'avorter, le bourgeon terminal se développe ici en une fleur.

Enfin si trois, quatre feuilles ou davantage, verticillées ou du moins très rapprochées au-dessous de la fleur, développent autant de branches feuillées

ordinaires, comme dans la Belladone, la fleur solitaire se trouve placée au fond d'une polytomie de la tige.

Inflorescence groupée. — Quand le pédicelle se ramifie, sa ramification peut présenter et présente en effet les deux types latéral et terminal, que nous avons distingués dans notre étude générale (p. 54) et toutes les modifications secondaires de ces types (p. 57). Avec un développement rapide, une intégrité complète, et une forme ramassée qui en facilitent singulièrement l'étude, elle offre les diverses manières d'être qui, dans la ramification végétative de la plante, par la grande étendue, la lenteur de développement et la destruction progressive des parties, sont souvent difficiles à mettre à évidence. Elle les présente aussi avec une bien plus grande variété. Aussi est-ce l'étude attentive des inflorescences groupées, qui a été l'origine des connaissances que nous possédons actuellement sur la ramification générale du corps de la plante. Les termes qui servent à en désigner les divers types et leurs modifications, et qui se trouvent avoir acquis aujourd'hui un sens général, ont tous été créés au début pour désigner des formes particulières d'inflorescence groupée. Ayant défini ces expressions au § 5 du chapitre I, ayant eu l'occasion de les appliquer déjà plusieurs fois à la ramification de la racine, à celle de la tige ordinaire et à celle de la feuille, on se bornera à passer ici une revue sommaire des divers modes de ramification du pédicelle, avec exemples à l'appui.

La ramification du pédicelle est presque toujours latérale, c'est-à-dire provoquée par la formation de bourgeons et de branches à l'aisselle des bractées qu'il porte. On connaît pourtant quelques plantes où elle est nettement terminale.

Groupes de fleurs issus d'une ramification latérale. — La ramification latérale du pédicelle peut ne se produire qu'à un seul degré, les pédicelles secondaires

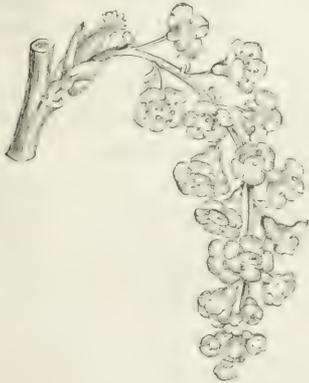


Fig. 149. — Grappe.



Fig. 150. — Corymbe.

naires ne se ramifiant pas. Le groupe de fleurs est *simple* et se rattache toujours à la définition générale de la grappe, mais avec diverses modifications (p. 58). C'est une grappe proprement dite (Cytise, Groseillier, fig. 149); ou un corymbe (fig. 150), c'est-à-dire une grappe raccourcie vers le sommet, à la fois dans ses pédicelles secondaires et dans les entre-nœuds qui les séparent, de manière que

toutes les fleurs arrivent sensiblement à même hauteur (Poirier, Prunier) : ou un épi (Plantain, Verveine, Charme, fig. 151) ; ou une ombelle (Cerisier, *Astrantia*, fig. 152) ; ou un capitule (Composées, fig. 155, *Eryngium*, *Armeria*). Dans le capitule, le pédicelle primaire se dilate au sommet pour porter les petites fleurs sessiles. Cette extrémité élargie, c'est le *réceptacle commun* des fleurs, relevé en cône (Maticaire, *Eryngium*), aplati en assiette (*Helianthus*, *Dorstenia*, fig. 154), ou creusé en cuvette (*Ambora*). Quand il se creuse davantage, en rapprochant ses bords de manière à ne laisser entre eux qu'une petite ouverture, il forme une sorte de bouteille (Figuier, fig. 155).

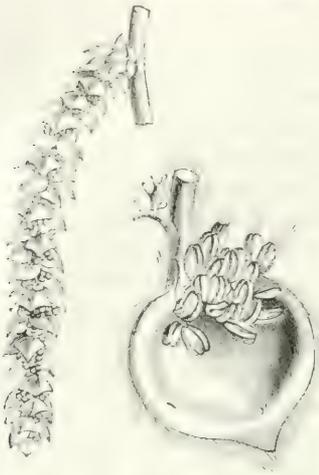


Fig. 151. — Épi du Charme; à droite une fleur grossie.

ici le nombre des pédicelles latéraux n'est pas à considérer. Il est ordinairement très grand et indéterminé. S'il est petit, réduit par exemple à deux ou à un seul, on se borne à dire que la grappe, le corymbe, l'épi, l'ombelle, le capitule est pauciflore, triflore, biflore.

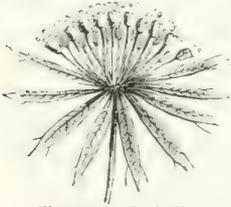


Fig. 152. — Ombelle.

La ramification du pédicelle peut s'opérer à plusieurs degrés, les pédicelles secondaires se ramifiant à leur tour, les pédicelles tertiaires faisant de même, et ainsi de suite. Le groupe de fleurs est *composé* et il y a lieu de distinguer alors le cas général, où le nombre des pédicelles secondaires est plus ou moins grand et indéterminé, du cas particulier où il est petit, réduit à deux ou à un seul, en un mot la grappe de la cyme (p. 69).

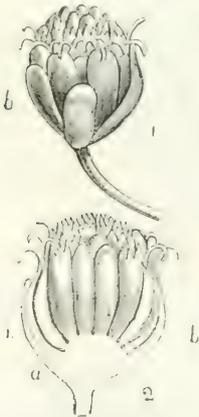


Fig. 153. — Capitule de l'Eragrostis. 1, entier; 2, coupé en long; b, involucre.

Dans le cas général, de deux choses l'une. Ou bien la ramification s'opère suivant le même mode à tous les degrés successifs et l'on a : une grappe composée (Lilas, Vigne), un corymbe composé (Alizier), un épi composé (Blé, Millet), une ombelle composée (Carotte, Fenouil et presque toutes les Ombellifères, fig. 156), un capitule composé (*Echinops*, Scabieuse). Ou bien elle change de mode d'un degré à l'autre et l'on obtient : une grappe d'épis (Avoine), une grappe d'ombelles (Lierre), une grappe de capitules (*Petasites*), un corymbe composé de capitules (Achillée, fig. 157), etc.

Dans le cas particulier, où le nombre des pédicelles de chaque degré est petit, réduit souvent à deux ou à un seul, mais où, par une sorte de compensation, leur puissance de ramification est très grande, l'ensemble forme, comme on sait, une cyme. Une cyme florale n'est donc pas autre chose qu'une grappe pauciflore composée à plusieurs degrés.

Elle est multipare, s'il y a plus de deux pédicelles secondaires (divers *Euphorbia*, *Sedum*, *Damasonium*, etc.); elle est bipare, s'il y en a deux, égaux (*Begonia*, *Radiola*, *Chrysosplenium*) ou inégaux (beaucoup de Caryophyllées, certaines Renouculacées); elle est unipare ou sympodique, s'il n'y en a qu'un seul. Entre une inflorescence en cyme bipare et une succession de fleurs solitaires dans les dichotomies d'une tige ramifiée en cyme bipare, entre une inflorescence en cyme unipare et une succession de fleurs solitaires oppositifoliées le long d'une tige ramifiée en sympode, il y a naturellement toutes les transitions, puisqu'on passe de l'une à l'autre en remplaçant les feuilles par des bractées.

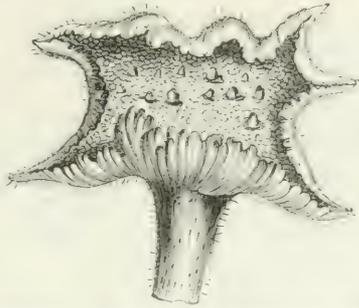


Fig. 154. — *Dorstenia Contrayerva*. capitule à réceptacle plan, irrégulièrement quadrilatère, à bords relevés et comme frangés.

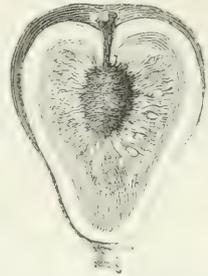


Fig. 155. — Capitule du Figuier, coupé en long: le réceptacle est creusé en une bouteille pitiforme.

Quand la cyme est unipare, s'il y a homodromie à chaque degré de ramification, c'est-à-dire à chaque passage d'un article à l'autre sur le sympode, les fleurs, toujours diamétralement opposées aux bractées, sont comme celles-ci réparties également tout autour du sympode droit; la cyme unipare est hélicoïde (*Helianthus*, *Astræmeria*, *Sparmannia*, certaines Solanées). S'il y a, au contraire, antidromie à chaque passage d'un degré au suivant, ou d'un article au suivant sur le sympode, toutes les fleurs sont insérées sur un même côté et toutes les bractées sur la face opposée du sympode, qui s'enroule en spirale; la cyme unipare est scorpioïde (*Helianthemum*, la plupart des Hydrophyllées, *Drosera*, *Echeveria*, *Tradescantia*, *Scilla bifolia*, etc.)

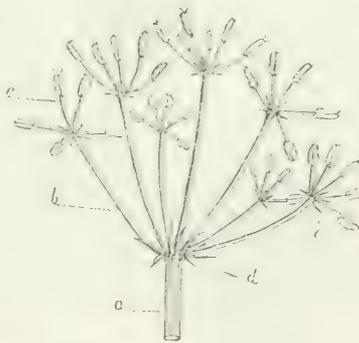


Fig. 156. — Ombelle composée du *Bunium*. a, b, c, pédicelles des divers ordres; d, involucre; e, involucelle.



Fig. 157. — Corymbe composé de capitules de l'*Achillea Millefolium*.

Il arrive assez fréquemment que la cyme multipare, en s'appauvrissant, se continue par une cyme bipare, et qu'une cyme bipare dégénère à son tour en une cyme unipare, en ne développant désormais que l'une de ses branches. Ainsi l'on observe une cyme multipare de cymes bipares dans le *Periploca græca*; une cyme bipare de cymes unipares, hélicoïdes ou scorpioïdes, dans les Caryophyllées, Malva-

cées, Linées, Solanées, *Cynanchum*, *Gagea*, *Heimerocallis*, etc. Enfin on rencontre parfois des cymes unipares, qui d'abord scorpioides deviennent hélicoïdes (*Alchemilla*, *Schizanthus*), et d'autres d'abord hélicoïdes qui deviennent scorpioides (*Erodium*, *Geranium*).

Le cas général se combine d'ailleurs assez souvent avec le cas particulier, la grappe avec la cyme, de manière à former un groupe mixte, et la chose peut avoir lieu de deux manières différentes. Tantôt le nombre des branches latérales du pédicelle, considérable et indéterminé au premier degré, se réduit bientôt à deux ou à un seul dans les degrés suivants : la grappe dégénère en cyme. On obtient de la sorte une grappe de cymes bipares dans le *Chimonanthus*, une grappe de cymes unipares hélicoïdes dans le Millepertuis (*Hypericum perforatum*), une grappe de cymes unipares scorpioides dans la Vipérine (*Echium vulgare*) et le Marronnier (*Esculus Hippocastanum*), une ombelle composée de cymes bipares dans le Laurier-Tin (*Viburnum Tinus*), une ombelle de cymes unipares scorpioides dans le Jone-fleuri (*Butomus umbellatus*), etc. Tantôt, au contraire, le nombre des pédicelles latéraux, réduit à un ou à deux au premier degré, devient tout à coup au dernier degré considérable et indéterminé ; la cyme s'élève à l'état de grappe. Plus rare que la précédente, cette combinaison s'observe dans la cyme bipare de capitules des *Sylphium*, dans la cyme unipare scorpioïde de capitules des *Vernonia*, *Cichorium*, etc., dans la cyme unipare hélicoïde de grappes du *Phytolacca*, dans la cyme unipare scorpioïde d'ombelles du *Caulis*, etc.

Groupes de fleurs issus d'une ramification terminale. — Très rare dans la tige ordinaire des Phanérogames, comme on l'a vu, la ramification terminale ou par dichotomie ne l'est pas moins dans les branches différenciées en pédicelles floraux. On la rencontre pourtant nettement exprimée dans certaines Borraginées (*Anchusa*, *Cerithie*, *Borrago*) et Solanées (*Hyoscyamus*, etc.). Là, une bractée insérée sur le pédicelle primaire porte à son aisselle un petit bourgeon, hémisphérique au début. Ce mamelon s'élargit parallèlement à la surface de la bractée et se dichotomise dans cette direction. L'une des moitiés devient une fleur ; l'autre continue le pédicelle primaire, forme plus haut à 90° de la première une nouvelle bractée au-dessus de laquelle il se dichotomise de nouveau, et ainsi de suite. Les dichotomies successives se croisent à angle droit et c'est alternativement la branche de droite et celle de gauche de la dichotomie, qui se termine par une fleur. Il en résulte que les fleurs se trouvent toutes sur deux séries du même côté du sympode. L'ensemble a donc l'aspect d'une cyme unipare scorpioïde, bien qu'il dérive d'un tout autre mode de formation.

Groupes de fleurs issus d'une ramification mixte. — Enfin à l'intérieur d'un même groupe de fleurs, on peut observer tour à tour les deux types de ramification : latérale et terminale. Ainsi dans la Consoude, la Bourrache, etc., l'inflorescence a lieu en une cyme bipare de systèmes dichotomes sympodiques.

Remarquons, en terminant, que le mode de ramification du groupe floral peut être, et est en effet, très différent de celui que présente la tige de la même plante dans l'ensemble de ses branches ordinaires.

Ordre de développement des fleurs dans chaque groupe. — Les trois

modes, ascendant ou centripète, descendant ou centrifuge, et mixte, suivant lesquels on a vu (p. 274) que les branches se développent sur la tige et dont le premier est de beaucoup le plus fréquent, se rencontrent naturellement aussi dans les groupes de fleurs, qui ne sont pas autre chose que des portions différenciées de la ramification générale de la tige. Pouvant l'un et l'autre se manifester tour à tour dans une même forme d'inflorescence, ils ne sauraient servir de base à une classification de ces formes.

La fleur qui termine le pédicelle primaire naît et s'ouvre habituellement la première, devant toutes les fleurs latérales (1). Celles-ci se développent ordinairement et s'épanouissent de bas en haut à chaque degré. Parfois cependant leur épanouissement a lieu de haut en bas (certaines Graminées). Enfin ce sont quelquefois les fleurs de la région moyenne qui s'ouvrent les premières et le développement marche ensuite aussi bien vers le haut que vers le bas (épi de l'*Orchis simia*, grappe du *Pachysandra prostrata*, capitule des *Dipsacus*).

Bractées. — Le pédicelle des fleurs solitaires est quelquefois nu, dépourvu de bractées; on passe alors, sans aucun intermédiaire, de la dernière feuille ordinaire à la fleur proprement dite et la différenciation florale est aussi brusque que possible (*Tulipa*, *Anagallis*, etc.). Le plus souvent quand il est simple, et normalement quand il se ramifie, le pédicelle porte sur ses flancs un certain nombre de bractées. Ce sont d'ordinaire de très petites feuilles, rudimentaires, incolores ou verdâtres, et il faut quelque attention pour les apercevoir. Mais parfois elles prennent un grand développement, de vives couleurs et contribuent à l'éclat des fleurs (*Origanum vulgare*, *Salvia splendens*, etc.). C'est même à de pareilles bractées colorées que certaines fleurs, par elles-mêmes petites et peu apparentes, doivent toute leur beauté (certaines Broméliacées, *Musa*, *Bougainvillea*, *Poinsettia*, etc.).

Spathe. Involucre. — Chez un grand nombre de Monocotylédones, notamment dans les Aroïdées et les Palmiers, le pédicelle primaire du groupe floral porte au dessous des fleurs une large bractée engainante qui, sans former de bourgeon à son aisselle, prend une dimension considérable et enveloppe dans le jeune âge le groupe tout entier. Elle s'ouvre plus tard pour permettre aux fleurs de s'épanouir. Cette grande bractée protectrice est une *spathe*. La spathe peut aussi n'envelopper qu'une seule fleur, elle est *uniflore* (Narcisse, fig. 158, etc.). Dans les Aroïdées, la spathe prend souvent une forme très remarquable (fig. 159) et parfois une coloration éclatante, blanche (*Richardia africana*, *Calla palustris*) ou rouge écarlate (*Anthurium Scherzerianum*).



Fig. 158. — Spathe uniflore.

Quand l'inflorescence est en ombelle, les bractées mères des divers pédicelles,

(1) Le bourgeon terminal du pédicelle primaire avorte quelquefois sans former de fleur, et cette différence s'observe entre plantes très voisines, bien plus, dans une seule et même plante. Ainsi la grappe du *Berberis*, l'épi du *Panicum* ont une fleur terminale que ne possèdent pas la grappe du *Mahonia* et l'épi du *Poa*. Dans les *Campanula*, *Agrimonia*, *Dictamnus*, *Triglochin*, le groupe floral a tantôt une fleur terminale et tantôt pas.

rapprochées en verticille, entourent comme d'une collerette le point de départ commun des branches. Ce verticille de bractées, qui enveloppe et protège l'ombelle dans le jeune âge, est un *involucre* (fig. 152). Si l'ombelle est composée,



Fig. 159. — Spathe de l'*Arum maculatum*, coupée en avant pour laisser voir l'épiquefle enveloppée.

autre l'involucre général, il y a un involucre partiel ou *involutelle* à la base de chaque ombelle simple (Carotte et d'autres Umbellifères (fig. 156). Quand l'inflorescence est en capitule, les bractées mères de la rangée de fleurs la plus externe se développent plus que les autres de manière à envelopper le capitule avant son épanouissement; ce cercle de bractées est encore un involucre (Séneçon, etc.). D'autres bractées, situées plus bas sur le pédicelle et stériles, viennent s'ajouter souvent en plus ou moins grand nombre aux premières et c'est l'ensemble de toutes ces bractées imbriquées, stériles et fertiles, qui constitue alors l'involucre (Centaurée, etc.).

Sans être ramifié, le pédicelle peut porter, à une plus ou moins grande distance de la fleur solitaire qui le termine, un certain nombre de bractées stériles très développées, disposées à la même hauteur en un verticille et qui enveloppent la fleur avant son épanouissement. C'est encore un involucre, mais qui n'entoure qu'une fleur, qui est *uniflore*. Dans l'Anémone, cet involucre est distant de la fleur; dans l'Hellébore d'hiver (*Eranthis hiemalis*), il est tout pareil, mais situé immédiatement au-dessous d'elle. On rencontre de semblables involucre sous-floraux dans les *Nigella*, *Dianthus*, la plupart des Malvacées, les Nyctaginées, etc.

Les bractées de l'involucre revêtent parfois de vives couleurs, comme on le voit dans le *Cornus florida*. Une spathe n'est, après tout, qu'un involucre formé d'une seule bractée.

Cupule. — Sous la fleur et après sa formation, on voit se produire parfois une



Fig. 160. — Cupule du Chêne : fleur et fruit.



Fig. 160 bis. — Cupule du Hêtre.

excroissance de la couche périphérique du pédicelle, d'abord en forme de bourrelet annulaire, qui grandit plus tard, se relève en une sorte de coupe, et produit à sa surface un grand nombre d'émergences écailleuses ou épineuses. D'une façon générale, on appelle *cupule* une semblable production directe du pédicelle. Telle est, par exemple, la cupule où se trouve im-

planté le gland du Chêne (fig. 160); les émergences épineuses y sont surtout développées dans les *Quercus Cerris* et *Ægilops*. La cupule n'entoure qu'une seule fleur dans le Chêne, et demeure largement ouverte. Dans le Hêtre (fig. 160 bis) et le Châtaignier, elle enveloppe complètement un petit groupe

de deux ou trois fleurs et l'on voit plus tard cette coque épineuse se fendre de haut en bas, pour laisser échapper les fruits mûris dans son intérieur.

Avortement des bractées dans les groupes floraux. — Si, comme on vient d'en voir des exemples, il y a souvent dans les groupes de fleurs des bractées stériles, sans pédicelles axillaires, il n'est pas rare non plus d'y rencontrer des pédicelles sans bractées sous-jacentes, dont les bractées mères ont avorté ou ne se sont pas formées.

Ainsi, dans les Umbellifères, il arrive souvent que les bractées de l'involucre général avortent en partie ou en totalité, pendant que les involucre partiel se développent normalement (*Angelica*, *Charophyllum*, *Scandix*, etc.). Dans d'autres plantes de la même famille, l'avortement frappe à tous les degrés les bractées de l'ombelle composée, qui est nue dans toutes ses parties (*Feniculum vulgare*, *Pimpinella Anisum*, etc.). Chez les Graminées, les bractées mères des pédicelles secondaires avortent constamment, tandis que celles des pédicelles du dernier ordre se développent normalement.

Enfin, dans les Crucifères, les bractées du pédicelle primaire ne se forment même pas; à aucune époque on n'a pu jusqu'à présent retrouver trace de leur existence (fig. 161). Leur place n'est marquée que par celle des pédicelles secondaires. C'est un exemple que l'on cite souvent pour montrer que la formation de la feuille et celle du rameau, bien que s'accompagnant d'ordinaire, sont pourtant deux phénomènes indépendants.

Concrescence des bractées entre elles. — Les bractées rapprochées en verticilles qui composent les involucre sont parfois unies latéralement bord à bord, sur une plus ou moins grande partie de leur longueur, par une croissance intercaulaire commune. Une pareille concrescence se produit aussi quelquefois entre les deux bractées opposées d'une même paire, comme on le voit, par exemple, à chaque bifurcation de la cyme bipare de l'Euphorbe des bois.

Concrescence du pédicelle avec la tige et avec la feuille mère. —

Né à l'aisselle d'une feuille, le pédicelle floral peut se trouver entraîné avec l'entre-nœud de la tige situé au-dessus de cette feuille dans une croissance commune, de manière à ne s'en séparer que plus haut, par exemple au voisin-

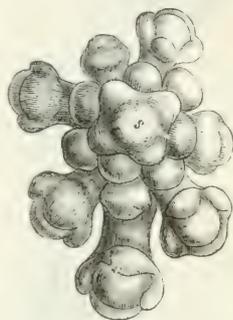


Fig. 161. — *Isatis tinctoria* jeune inflorescence vue d'en haut. s, sommet de la tige, au-dessous duquel les rameaux floraux s'échappent en verticilles quaternaires, sans qu'il se forme de feuilles au-dessous d'eux (Sachs).



Fig. 162. — Pédicelle concrescent avec la tige (*Solanum*).

nage du nœud suivant. Ce genre de déplacement s'observe notamment dans divers *Solanum* (fig. 162), dans certains *Asclepias*, etc. De même les pédicelles secondaires peuvent se trouver entraînés dans une croissance commune avec le pédicelle primaire de manière à paraître insérés à une plus ou moins grande hauteur au-dessus de leurs bractées mères (divers *Helianthemum*, *Ruta bracteata*, *Cynoglossum bicolor*). Dans tous les cas il faut savoir distinguer l'insertion vraie du pédicelle d'avec son insertion apparente, si l'on veut retrouver les lois de position et la vraie nature de l'inflorescence.



Fig. 165. — Pédicelle conorescent avec la bractée (Tilleul).

Ailleurs le pédicelle floral se trouve entraîné dans une croissance intercalaire commune avec la feuille ou la bractée à l'aisselle de laquelle il se développe. Il paraît alors inséré quelque part sur la nervure médiane de la feuille (*Helwingia rusciflora*, *Dulongia acuminata*), ou de la bractée (Tilleul, fig. 165); ou bien, au contraire, c'est la feuille ou la bractée qui paraît insérée quelque part sur le pédicelle qui s'est formé à son aisselle (certains *Sedum*).

Ces deux modes de conorescence peuvent aussi se produire à la fois. Le pédicelle s'unit alors en même temps vers le haut à la branche et vers le bas à la feuille mère. Si cette double union s'opère à la fois dans toute la série des pédicelles nés sur deux rangs en disposition distique le long d'une même branche, on obtient un système aplati, composé d'une branche primaire avec ses feuilles et ses rameaux, unis et confondus, et portant des fleurs à l'aisselle de ses dents latérales (*Xylophylla*, *Phyllocladus*).

§ 2

Caractères généraux de la fleur.

Laissons maintenant le pédicelle et les diverses bractées qu'il peut porter sur ses flancs, pour concentrer notre attention sur la fleur proprement dite qui le termine.

Disposition des feuilles florales sur le réceptacle. — Les feuilles différenciées qui composent la fleur sont insérées autour du sommet du pédicelle, c'est-à-dire sur le réceptacle, suivant les règles bien connues de la disposition des feuilles végétatives (voir p. 528).

D'ordinaire elles sont rangées par verticilles, avec une divergence d'un nœud à l'autre égale à la moitié de l'intervalle qui les sépare dans le verticille. Les verticilles alternent, par conséquent, et de deux en deux se superposent. Chaque verticille peut être simultané ou successif, et l'on rencontre assez souvent ces deux manières d'être réunies dans la même fleur. Quelquefois les feuilles florales s'attachent isolément à chaque nœud, avec une divergence comme $\frac{2}{3}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, etc. On peut alors imaginer leurs points d'insertion réunis par une hélice tournant autour du sommet conique du pédicelle. Si le réceptacle est très surbaissé ou plan, cette hélice devient une spirale d'Archimède. Enfin, il arrive parfois que les deux dispositions, verticillée et spiralee, se rencontrent et se succèdent dans la même fleur, qui est alors mixte.

Comme le mode de ramification de l'inflorescence diffère le plus souvent de celui de la région végétative de la plante, de même la disposition des feuilles dans la pousse florale est ordinairement tout autre que dans les pousses ordinaires du végétal considéré. La succession et la divergence des feuilles florales sont, en effet, influencées d'un côté par la cessation de la croissance terminale du pédicelle et par son grand élargissement, de l'autre par le changement de forme des feuilles elles-mêmes.

Les entre-nœuds qui séparent les verticilles ou les feuilles isolées sont habituellement très courts, et la fleur s'étale d'ordinaire en rosette. Parfois cependant, certains d'entre eux s'allongent notablement en écartant les verticilles; on en verra plus tard des exemples. Dans le Rosier, par suite d'une forte croissance intercalaire, le réceptacle se relève tout autour de son extrémité et se creuse en une coupe dont son sommet occupe le fond. Les feuilles florales s'attachent alors: les premières au bord de la coupe, les suivantes de haut en bas à sa surface interne et les dernières tout au fond.

Étudions maintenant la composition générale de la fleur dans chacune des trois dispositions qu'y affectent les feuilles, en commençant par la disposition verticillée qui est de beaucoup la plus fréquente.

Parties constitutives d'une fleur verticillée complète. — Une fleur verticillée, complète et sans complications, possède quatre verticilles différenciés entre eux et adaptés à tout autant de fonctions spéciales. À chacun d'eux et aux feuilles qui le composent, on a donné un nom différent.

Calice. — Le verticille le plus extérieur, qui forme l'enveloppe du bouton, est le *calice*. Chacune de ses feuilles, ordinairement vertes, est un *sépale*.

Corolle. — Le second verticille est la *corolle*. Chacune de ses feuilles, ordinairement plus grandes que les sépales et colorées autrement qu'en vert, est un *pétale*.

Les sépales et les pétales ne sont le siège d'aucune production destinée à jouer un rôle direct dans la formation de l'œuf. Aussi le calice et la corolle n'ont-ils qu'une importance secondaire, subordonnée à celle des deux verticilles suivants. On les désigne souvent sous le nom collectif d'enveloppes florales ou de *périanthe*.

Androcée. — Le troisième verticille est l'*androcée*. Il est formé de feuilles plus profondément différenciées que les sépales et les pétales; chacune de ces feuilles est une *étamine* (fig. 164). L'étamine se compose d'un pétiole long et

grêle appelé *fillet*, et d'un petit limbe divisé en deux moitiés par une nervure médiane qui se prolonge quelquefois en pointe. Le long de chaque bord et habituellement sur sa face supérieure, ce petit limbe présente côte à côte deux proéminences allongées, parallèles à la nervure médiane. Ce sont des protubérances du parenchyme, de la nature des émergences. Pleines dans le jeune âge, ces émergences sont l'objet d'un travail interne que nous étudierons plus tard, à la suite duquel elles se trouvent, au moment de l'épanouissement de la fleur, transformées chacune en un sac contenant un plus ou moins grand nombre de cellules isolées en forme de grains arrondis. La paroi du sac se déchire alors et, par l'ouverture, les grains qu'il renfermait s'échappent au dehors.

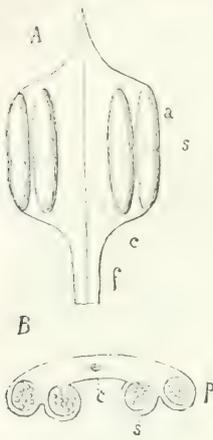


Fig. 164. — Une étamine.
A, vue de face : f, partie supérieure du fillet ; a, anthère ; c, connectif ; s, sacs polliniques. B, anthère coupée en travers ; p, pollen.

L'ensemble formé par le limbe et par ses quatre émergences en forme de sacs est l'*anthère*. La poussière de grains, ordinairement colorée en jaune, qui s'en échappe est le *pollen*. Chacune des quatre émergences où se produit le pollen est devenue, au moment de l'épanouissement, une *sac pollinique*. Enfin la partie médiane de l'anthère, comprenant la nervure et la partie libre du limbe, parce qu'elle réunit entre elles les deux paires de sacs polliniques, est désignée sous le nom de *connectif*.

L'étamine est donc, en résumé, une feuille pollinifère. Le pollen étant destiné, comme on le verra plus tard, à jouer le rôle mâle dans la formation de l'œuf, on donne déjà à l'étamine elle-même la qualification de feuille mâle, et au verticille des étamines celle de verticille mâle : d'où le nom d'*androcée*.

Pistil. — Le quatrième verticille, situé tout au centre de la fleur, et au-dessus duquel avorte le sommet du pédicelle, est le *pistil*. Il est formé de feuilles profondément différenciées aussi, mais tout autrement que les étamines ; chacune de ces feuilles est un *carpelle*.

Un carpelle est formé d'un limbe sessile, élargi dans sa portion inférieure, se continuant par un prolongement grêle, et se terminant par une languette (fig. 165, A et B). La partie inférieure élargie, parcourue en son milieu par une nervure médiane, a ses deux bords épaissis et traversés chacun par une nervure marginale. Sur chaque bord épaissi s'attachent, par le moyen de petits cordons, un certain nombre de corps arrondis, disposés en une ou plusieurs séries longitudinales. Ces corps arrondis sont autant d'*ovules*. La cordelette qui suspend l'ovule est le *funicule*. Le bord épaissi du carpelle où les ovules s'attachent est le *placenta*. Enfin l'ensemble ainsi formé par la région élargie du carpelle est l'*ovaire*.

Le prolongement étroit du limbe où pénètre la nervure médiane, ne porte rien sur ses bords ; c'est le *style*. Enfin la languette, où se termine la nervure médiane, a sa surface hérissée de papilles et de poils qui sécrètent un liquide visqueux ; c'est le *stigmate*.

Le funicule de l'ovule est traversé par une petite nervure, qui est une branche de la nervure marginale ou placentaire du carpelle ; le point où il s'attache à l'ovule est le *hile*. L'ovule lui-même est formé de deux parties. La partie externe,

en forme d'urne, est attachée sur le funicule au hile, et se trouve ouverte en un autre point de manière à donner accès vers la partie interne; c'est le *tégument* (fig. 165, C). Son ouverture est appelée *micropyle*. La partie interne est une masse de forme ovale ou conique, attachée au tégument par sa base, enveloppée par lui latéralement et tournant son sommet vers le micropyle; c'est le *nucelle*. Sa surface d'attache au tégument est appelée la *chalaze*.

Le tégument n'est pas autre chose qu'une expansion latérale du funicule, relevée en forme de sac. La nervure du funicule s'y répand d'ordinaire et même s'y ramifie, soit suivant le mode penné, soit suivant le mode palmé sous sa modification pelée. Il en résulte que la conformation du tégument n'est symétrique que par rapport à un plan. En résumé, le tégument est un petit limbe attaché par

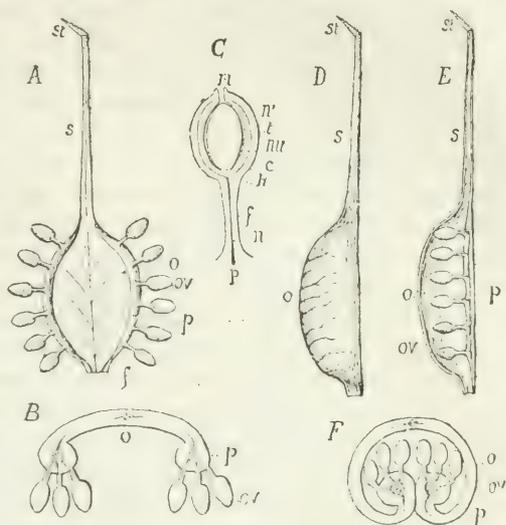


Fig. 165. — A, un carpelle ouvert, vu de face : o, ovaire ; p, placenta ; f, funicules ; av, ovules ; s, style ; st, stigmate. B, l'ovaire en coupe transversale. C, un ovule grossi, coupé en long ; f, funicule avec sa nervure n ; h, hile ; t, tégument avec ses nervures n' ; nu, nucelle ; m, micropyle ; c, chalazae. D, un carpelle fermé vu de côté ; E, le même coupé en long ; F, l'ovaire en coupe transversale.

un petit pétiole, le funicule, sur le bord renflé du carpelle, comme un lobe ou un segment de feuille simple sur le bord du limbe général, ou comme une foliole de feuille composée sur le bord du pétiole général.

Le nucelle, toujours dépourvu de nervures, est une excroissance du parenchyme, une émergence de ce segment ou de cette foliole, insérée sur sa ligne médiane et ordinairement sur sa face supérieure, de manière que son axe soit compris dans le plan de symétrie du segment. Cette protubérance est le siège d'un travail intérieur que nous étudierons plus tard et par suite duquel, au moment de l'épanouissement de la fleur, le nucelle se trouve avoir formé en lui les corpuscules qui jouent le rôle femelle dans la formation de l'œuf. Le nucelle du carpelle correspond donc au sac pollinique de l'étamine. Il y a cette différence pourtant entre l'émergence mâle et l'émergence femelle, que la première est libre et nue, tandis que la seconde est ordinairement enveloppée par le segment carpellaire qui la porte et qui se relève autour d'elle en ne laissant l'accès libre qu'à son sommet. Pour atteindre ce résultat, ce segment est obligé de se séparer à la fois de ses congénères et du carpelle commun qui les porte.

Le nucelle étant l'organe reproducteur femelle, cette dénomination peut être transportée d'abord à l'ovule, puis au carpelle tout entier, qui est ainsi la feuille femelle de la fleur au même titre que l'étamine en est la feuille mâle, enfin à l'ensemble du pistil, qui devient le verticille femelle, le *gynécée*, comme on dit aussi quelquefois.

On a supposé dans tout ce qui précède que le carpelle est une feuille étalée, ouverte, comme sont toujours les sépales, les pétales et les étamines. Il en est ainsi assez souvent, par exemple dans le Réséda, la Violette, le Groseillier, l'Orchis, etc. L'ovaire est alors plan ou plus fréquemment creusé en nacelle sur sa face supérieure, avec ses deux bords renflés ovulifères repliés un peu en dedans. Le style est plan ou creusé en gouttière, et le stigmate étalé en languette. Les placentas sont situés sur la paroi interne du pistil, et l'espace que le pistil enveloppe au centre de la fleur n'est pas subdivisé. On dit que les placentas sont *pariétaux*, que la *placentation* est *pariétale*.

Mais bien plus souvent il arrive que le carpelle, en se développant, se replie et se ferme (fig. 165, D, E, F). La face supérieure devient alors de plus en plus concave; les deux bords renflés, repliés d'abord en dedans puis en dehors se rapprochent l'un de l'autre et s'unissent le long d'une bande qui appartient à leur face inférieure. L'ovaire forme désormais une cavité close et c'est à l'angle interne de cette cavité, du côté de l'axe de la fleur, que se trouvent les deux bords placentaires. Les placentas et la placentation sont dits *axiles*. Le style se replie de même en un cylindre qui surmonte comme une cheminée la chambre ovarienne, mais le stigmate demeure étalé, et à sa base s'ouvre la cheminée du style. Il en est ainsi dans la Pivoine, la Spirée, le Jonc-fleuri, etc.

Le carpelle peut donc, avec la même constitution essentielle, présenter deux manières d'être différentes, être ouvert ou fermé. S'il est ouvert, la placentation des ovules est pariétale; s'il est fermé, elle est axile. Ces deux manières d'être se rencontrent quelquefois dans un seul et même carpelle. L'ovaire est alors fermé à la base, ouvert au sommet, et le même placenta est axile dans sa partie inférieure, pariétal dans sa région supérieure. C'est ce qu'on voit par exemple dans certains Saxifrages (*S. granulata*, *Aizoon*, etc.).

Toute fleur qui possède l'organisation que nous venons d'étudier, c'est-à-dire, de dedans en dehors: un verticille femelle, un verticille mâle, et une double enveloppe autour d'eux, est dite *hermaphrodite complète* ou *dipérianthée*. Mais on rencontre souvent des fleurs plus simples et d'autres plus compliquées, et il faut tracer les principaux degrés de cette simplification et de cette complication.

Fleurs verticillées plus simples. — C'est déjà une simplification quand les deux verticilles externes deviennent semblables l'un à l'autre, soit que le calice se colore comme la corolle (Liliacées, Amaryllidées, Iridées, etc.), soit qu'au contraire la corolle demeure verte comme le calice (Joncées, Oseille, etc.) Le périanthé est encore formé, il est vrai, de deux verticilles, mais il n'est plus différencié; il est tout entier pétaloïde dans le premier cas, tout entier sépaloïde dans le second. Avec quatre verticilles, la fleur n'a plus alors en réalité que trois formations distinctes: périanthé, androcée et pistil.

La simplification se marque davantage quand la fleur se réduit à trois verticilles, ce qui peut arriver de plusieurs manières différentes.

Si le périanthé ne comprend qu'un verticille enveloppant l'androcée et le pistil, ce verticille unique, quelle qu'en soit la couleur, est considéré comme étant le calice et la corolle comme absente. La fleur est dite *hermaphrodite apétale* ou *monopérianthée* (Orme, Aristoloche, Belle-de-Nuit, Anémone, Clématite, etc.).

Avec un calice et une corolle, la fleur peut n'avoir qu'un pistil, sans androcée.

Mais alors la plante produit soit sur le même individu, soit sur des individus différents, une seconde espèce de fleur, complémentaire de la précédente, qui avec un calice et une corolle possède un androcée, sans pistil. La première fleur est dite femelle, la seconde mâle; les fleurs sont *unisexuées*. La plante est *monoïque*, si les fleurs des deux sortes sont réunies sur le même individu (Courge, etc.); *diïque*, si elles se trouvent séparées sur deux individus différents (Dattier, etc.). L'individu qui ne produit que des fleurs mâles est dit lui-même mâle; celui qui ne porte que des fleurs femelles est désigné tout entier comme femelle.

La simplification fait un nouveau pas, si la fleur ne comprend que deux verticilles, ce qui peut avoir lieu encore de deux manières différentes. Le périanthe peut manquer complètement et la fleur, qui se compose d'un androcée et d'un pistil, est dite *hermaphrodite nue* ou *apérianthée*, comme dans le Frêne et la Calla. Le périanthe peut être formé d'un verticille qui est un calice; le second verticille est alors un androcée dans certaines fleurs, un pistil dans d'autres fleurs, complémentaires des premières. Les fleurs sont encore unisexuées, les unes mâles, les autres femelles, mais en outre elles sont apétales. Il y a tantôt monœcie comme dans le Chêne, le Châtaignier, le Figuier, etc., tantôt diœcie, comme dans le Chanvre, le Houblon, la Mercuriale, etc.

Enfin la fleur peut se réduire à un seul verticille. Ce verticille est l'androcée pour certaines fleurs, le pistil pour d'autres fleurs, complémentaires des premières. Les fleurs sont encore unisexuées, mâles ou femelles, mais en outre elles sont *nues*. Il y a tantôt monœcie comme dans l'Arum, la plupart des Carex, etc.; tantôt diœcie comme dans le Saule (fig. 166), etc. Si dans ce verticille unique le nombre des parties se réduit à l'unité, on atteint le dernier degré de simplification. Une étamine d'un côté, un carpelle de l'autre: telle est la fleur réduite à sa plus simple expression, telle qu'on la rencontre par exemple dans les Conifères.



Fig. 166. — Fleurs unisexuées nues du Saule; à droite, fleur mâle; à gauche, fleur femelle.

Fleurs verticillées plus compliquées. — Souvent, au contraire, la fleur, déjà complète, se complique par l'adjonction de nouveaux verticilles à l'une ou à l'autre des quatre formations qu'elle présente.

Le calice et la corolle peuvent être formés de deux ou de plusieurs verticilles de sépales ou de pétales (Ménispermées, Berbéridées), mais surtout il est très fréquent de voir l'androcée comprendre deux ou un plus grand nombre de verticilles d'étamines semblables: deux dans les Liliacées, Amaryllidées, Géraniacées, etc., où on le dit *diplostémone*; un plus grand nombre dans beaucoup de Rosacées, de Lauracées, dans l'Ancolie, etc. Le pistil multiplie aussi parfois ses verticilles, comme dans le Grenadier où il offre deux rangs de carpelles.

Relations de nombre des verticilles. — Que la fleur ait quatre verticilles, ou un nombre plus petit ou plus grand, il peut arriver que le nombre des feuilles demeure le même dans tous les verticilles. Il est partout de 2 dans la Circée et le Majanthème; partout de 5 dans les Liliacées, les Iridées, etc.; partout de 4 dans les *Oenothera*, *Erica*, etc.; partout de 3 dans les *Geranium*, *Crassula*, etc.:

la fleur est alors *isomère*. Ailleurs le nombre des feuilles change d'un verticille à l'autre. Après 5 étamines à l'androcée, par exemple, il est fréquent de trouver 2 carpelles au pistil (Solanées, etc.) : la fleur est alors *hétéromère*.

Relations de position et ordre de développement des verticilles. — La disposition habituelle des verticilles foliaires quand ils sont isomères est, comme on sait, l'alternance. Pourtant, comme il n'y a aucune raison pour ériger ce fait en règle générale, on ne sera pas surpris si la fleur offre quelquefois des verticilles superposés. Ainsi dans la Vigne et les autres Ampélidées, les cinq étamines sont superposées aux cinq pétales et non alternes avec eux : il en est de même dans les Primulacées, les Thèophrastées et les Plombaginées, de même encore dans les Rhamnées. Dans les Malvacées, dans l'*Androsæmum calycinum*, les cinq étamines ramifiées sont aussi superposées aux pétales et non alternes avec eux. Dans les Santalacées, les Chénopodées, les Protéacées, où la corolle manque, les étamines sont superposées aux sépales.

Ainsi encore, dans un grand nombre de fleurs isomères à androcée diplostémone, les carpelles sont superposés aux étamines du second rang et par conséquent aux pétales (Géramiacées, Rutacées, Éricacées, etc.). La position des carpelles varie d'ailleurs quelquefois dans la même famille (Caryophyllées, etc.), bien plus, dans le même genre. Chez certaines Spirées (*Sp. lanceolata*, etc.), par exemple, les cinq carpelles au lieu d'alterner avec les cinq étamines qui les précèdent, comme dans la plupart des espèces du genre, leur sont au contraire superposés.

Quand les verticilles sont hétéromères, leur disposition relative ne peut plus se définir d'une manière aussi simple. Tout ce qu'on peut dire de plus général à cet égard, c'est qu'ils se rapprochent le plus possible de l'alternance, sans altérer la symétrie de la fleur, de manière à observer la règle mécanique du plus grand espace libre, énoncée à la page 56 et à la page 555.

Dans tous les cas, les verticilles floraux apparaissent successivement sur le réceptacle suivant la règle générale des feuilles verticillées, c'est-à-dire de bas en haut : le calice d'abord, ensuite la corolle, puis l'androcée, et en dernier lieu le pistil. Si la corolle paraît quelquefois postérieure à l'androcée c'est parce que les pétales demeurent d'abord très courts et sont de bonne heure dépassés par les étamines.

Fleurs à disposition spiralee. — Certaines fleurs, avons-nous dit, ont toutes leurs feuilles : sépales, pétales, étamines, carpelles, disposées isolément à chaque nœud ; elles se succèdent alors, ordinairement en nombre considérable et indéterminé, le long d'une spire serrée qui fait de nombreux tours à la surface du réceptacle. Ces fleurs spiralees sont relativement rares et ne se rencontrent que dans certains groupes de Dicotylédones (Magnoliacées, Anonacées, Calycanthées, Renonculacées, Nymphéacées, Cactées, etc.).

Les diverses formations peuvent y rester parfaitement distinctes l'une de l'autre, le passage s'opérant brusquement, sur la spire commune, des sépales aux pétales, de ceux-ci aux étamines, et des étamines aux carpelles. Quelquefois la divergence demeure constante à travers toutes les formations. Dans le *Delphinium Consolida*, par exemple, le calice forme un cycle $\frac{2}{3}$, la corolle un second cycle $\frac{2}{3}$ superposé au premier, l'androcée trois cycles $\frac{2}{3}$, et enfin la spirale se termine par un seul

carpelle. Mais parfois aussi la divergence change, et c'est toujours brusquement à la limite de deux formations. Ainsi dans les *Nigella* du sous-genre *Garidella*, la spirale $\frac{2}{5}$ développe d'abord deux cycles, qui sont le calice et la corolle, puis elle passe brusquement à $\frac{3}{8}$ et forme un à deux cycles d'étamines; après quoi elle se termine par deux à quatre carpelles. Dans les *Delphinium* de la section *Delphinellum*, le calice est un cycle $\frac{2}{5}$, la corolle un cycle $\frac{3}{8}$, puis viennent deux à trois cycles d'étamines suivant $\frac{3}{8}$, et enfin trois carpelles. Dans les *Delphinium* de la section *Staphysagria* et dans les *Aconitum*, enfin, le calice est un cycle $\frac{2}{5}$, la corolle un cycle $\frac{3}{8}$, les étamines se succèdent en un ou deux cycles $\frac{2}{4}$ ou $\frac{1}{3,4}$, enfin trois à cinq carpelles terminent la spirale.

Mais il arrive aussi que le long de la spire commune on passe insensiblement des sépales aux pétales et des pétales aux étamines, les carpelles restant toujours sans aucun intermédiaire avec celles-ci. Ainsi dans les *Camellia*, par exemple, dans les Calycanthées, les nombreuses feuilles du calice et de la corolle disposées sur une spirale continue passent par des modifications insensibles les unes dans les autres, et il est impossible de dire où les sépales finissent et où les pétales commencent. De même dans les *Nymphaea*, les pétales et les étamines, qui se suivent en grand nombre sur une spirale commune, passent insensiblement les uns aux autres. L'étude de ces sortes de fleurs est précisément très intéressante parce qu'il est facile d'y suivre la marche progressive de la différenciation florale.

Dans les fleurs spiralées, l'ordre d'apparition des divers cycles est toujours rigoureusement basifuge.

Fleurs à disposition mixte. — Dans les fleurs verticillées, le nombre des parties de chaque verticille varie souvent d'un verticille à l'autre; dans les fleurs spiralées, la divergence varie aussi, on l'a vu, soit par sauts brusques comme dans les *Aconitum* et certains *Delphinium*, soit progressivement comme dans les *Nymphaea*. Il n'est donc pas surprenant de voir que la même fleur puisse renfermer à la fois des parties verticillées et des parties spiralées. On a des exemples de ces fleurs mixtes dans beaucoup de Renonculacées, où le calice et la corolle forment deux verticilles alternes de cinq feuilles chacun, tandis que les nombreuses étamines et les nombreux carpelles se suivent en une spirale continue.

Orientation de la fleur et de ses diverses parties. — Pour faciliter l'étude, il est nécessaire de rapporter la position de la fleur tout entière et celle de chacune de ses parties à une certaine direction fixe, convenablement choisie. La fleur naissant en général sur une branche ou sur un pédicelle, à l'aisselle d'une feuille ou d'une bractée, on convient de placer toujours la branche ou le pédicelle en arrière ou en dessus, la feuille ou la bractée mère en avant ou en dessous. On nomme dès lors côté *postérieur* ou *supérieur* de la fleur, le côté tourné vers la branche mère, côté *antérieur* ou *inférieur*, le côté tourné vers la feuille ou la bractée. La fleur acquiert en même temps une droite et une gauche.

Puis si l'on imagine un plan longitudinal mené d'avant en arrière à travers la fleur et comprenant à la fois l'axe de la branche mère, celui du rameau floral et la ligne médiane de la feuille mère, ce sera le *plan médian* ou la *section médiane* de la fleur; il la partage en une moitié droite et une moitié gauche. Les feuilles florales que ce plan coupe en deux sont dites *médianes*: médianes antérieures ou médianes postérieures. Si l'on imagine un plan passant encore par l'axe du rameau floral,

mais perpendiculaire au précédent, ce plan sera le *plan lateral* ou la *section latérale* de la fleur; il la partage en une moitié postérieure et une moitié antérieure. Les feuilles florales qu'il coupe en deux sont dites *latérales* : latérales de droite, ou latérales de gauche. Les deux plans bissecteurs des deux précédents peuvent être appelés *plans diagonaux*, *sections diagonales* de la fleur; les feuilles qu'il coupe en deux sont dites *diagonalement situées*.

Reprenons maintenant avec quelques détails l'étude des quatre formations différenciées d'une fleur complète.

§ 5

Le calice.

Forme des sépales. — Les sépales sont des feuilles ordinairement sessiles dont le limbe, inséré par une large base, est le plus souvent entier et terminé en pointe. On y voit une nervure médiane, de laquelle partent latéralement des rameaux pennés, et parfois aussi deux nervures marginales. Les deux faces sont perforées de stomates et souvent garnies de poils. Il s'y fait parfois en un point une croissance exagérée: cette région proémine alors sous forme d'une bosse creuse et, si elle est plus développée, d'un éperon. On trouve des sépales bossus dans la Scutellaire, dans les Crucifères (fig. 171. A), etc., des sépales éperonnés dans la Dauphinelle, la Capucine (fig. 167), etc. Les sépales sont habituellement verts; quand ils sont dépourvus de chlorophylle, on les dit colorés ou *pétaloïdes*, comme dans la Tulipe, la Clématite, le Fuchsia, le Grenadier, etc.



Fig. 167. — Calice de la Capucine. A, éperon coupé. B, pédicelle.

Si les sépales sont tous de même forme et d'égale dimension, ou si étant de formes différentes et de dimensions inégales ils alternent régulièrement comme dans les Crucifères, le calice est symétrique par rapport à l'axe de la fleur, il est dit *régulier*. Si, au contraire, l'un des sépales est plus développé que les autres qui vont décroissant de chaque côté, le calice n'est plus symétrique que par rapport au plan qui passe par l'axe de la fleur et par la nervure médiane du grand sépale; on le dit alors, par un choix d'expression assez malencontreux, *irrégulier* (Capucine, Aconit, etc.). Le plan de symétrie du calice est généralement antéro-postérieur, c'est-à-dire qu'il coïncide avec le plan médian de la feuille mère; il divise la fleur en deux moitiés droite et gauche qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir.

Origine et croissance des sépales. — Les sépales naissent au pourtour du réceptacle comme autant de petits mamelons séparés. Quand ils sont opposés par paires, ceux d'une même paire naissent toujours en même temps, comme dans les Crucifères. Quand ils sont verticillés par 5 ou 6, ils apparaissent au contraire successivement avec une divergence $\frac{1}{3}$ ou $\frac{2}{3}$; le verticille est successif. Si le calice est irrégulier, la première apparition des sépales s'opère déjà symétriquement par rapport au plan de symétrie de la forme définitive. Dans les Papilionacées, par exemple,

c'est le grand sépale antérieur qui naît d'abord, puis en même temps les deux moyens, enfin en dernier lieu et en même temps les deux plus petits; le développement du calice a lieu d'avant en arrière.

Nés ainsi côte à côte et indépendamment sur le réceptacle, les sépales cessent bientôt de croître par leur sommet, et c'est par un allongement intercalaire qu'ils grandissent plus tard pour atteindre leur dimension définitive. Suivant la hauteur où se localise cette croissance intercalaire, le calice prend deux aspects différents. Si la zone de croissance est située dans chaque sépale à quelque distance de sa base, tous les sépales s'allongent indépendamment et demeurent séparés: le calice est *dialysépale* (Tulipe, Renoncule, etc.). Si, occupant la base même de chaque sépale, elle conflue latéralement avec ses congénères de manière à former un anneau continu, il y a concrescence, et les sépales se trouvent unis dans une plus ou moins grande étendue de leur région inférieure: le calice est *gamosépale* (Labiées, fig. 168, Silénées, fig. 169, etc.). L'anneau de croissance produit, en effet, une pièce unique plus ou moins haute, en forme de tube ou de coupe, qui soulève les parties déjà formées et au bord de laquelle ces parties préminent suivant leur dimension comme autant de festons, de dents, de lobes ou de partitions; le calice gamosépale est donc, suivant les cas, crénelé, denté, lobé ou partit. Au nombre de ces dents



Fig. 168.



Fig. 169.

ou de ces lobes, on reconnaît facilement combien il entre de sépales dans la constitution d'un pareil calice. Déjà signalée entre les feuilles ordinaires (p. 525) et entre les bractées (p. 557), cette concrescence se montre plus fréquente entre les sépales, sans doute à cause de leur large insertion sur une circonférence relativement étroite.

Si les sépales concrescents possèdent, outre la nervure médiane, deux nervures marginales, celles-ci se confondent souvent d'un sépale à l'autre en une nervure unique qui correspond à l'intervalle entre deux dents ou lobes consécutifs. Avec cinq sépales, le calice gamosépale des Labiées présente ainsi dix nervures. Les nervures marginales gémminées se prolongent parfois au delà des angles rentrants, en formant au fond de chacun d'eux une petite dent. Ainsi, par exemple, avec six sépales, le calice gamosépale des *Cuphea* possède douze dents, six correspondant aux sépales et six intercalaires.

Dialysépale ou gamosépale, le calice peut être régulier ou irrégulier; il en résulte pour lui quatre manières d'être différentes. Le calice dialysépale est régulier dans le Lis, la Renoncule, irrégulier dans l'Aconit. Le calice gamosépale est régulier dans la Primevère, beaucoup de Labiées, les Silénées (fig. 169), irrégulier dans les Papilionacées, dans la Capucine (fig. 167).

Ramification des sépales. Calicule. — Il est assez rare que les sépales se ramifient. Pourtant il en est qui forment des stipules à leur base. Les stipules des deux sépales voisins s'unissent alors par une croissance commune, comme on l'a vu pour celles des feuilles ordinaires dans le Houblon et la Croisette. Il en résulte des folioles gémminées en même nombre que les sépales et alternes avec eux. On appelle *calicule* l'ensemble de ces dépendances stipulaires du calice

(Fraisier, Potentille, etc.). Les petites dents intercalaires du calice gamosépale des *Cuphea* et d'autres analogues, sont aussi des dépendances bistipulaires des sépales et leur ensemble mériterait le nom de calicule.

Il faut bien se garder d'ailleurs de confondre le calicule, qui est toujours une dépendance du calice, avec ces involucrez uniflores dont on a signalé plus haut l'existence.

Préfloraison du calice. — D'une manière générale, on appelle *préfloraison* la manière dont les diverses feuilles d'un verticille floral, notamment celles du calice et de la corolle, se trouvent disposées dans le bouton, avant leur épanouissement. C'est la préfoliation de la fleur. Qu'ils soient libres ou conerescents, les sépales peuvent affecter dans le bouton plusieurs dispositions relatives, plusieurs préfloraisons que l'on distingue et dénomme comme il suit :

La préfloraison du calice est *valvaire*, quand les sépales rapprochent simplement leurs bords dans le bouton sans se recouvrir d'aucune manière (Malvacées, etc.). Elle est *tordue*, quand chaque sépale recouvre en partie l'un de ses voisins et est recouvert en partie par l'autre (*Ardisia*, *Cyclamen*). Elle est *spiralee*, quand les sépales se recouvrent comme s'ils appartenaient, non à un verticille, mais à un cycle de feuilles isolées. Avec trois sépales, par exemple, il y en a un recouvrant, un recouvert et un mi-partie recouvert mi-partie recouvrant, comme dans un cycle $\frac{1}{3}$ (Tulipe, etc.). Avec cinq sépales, il y en a deux recouvrants, deux recouverts et un mi-partie recouvrant mi-partie recouvert, comme dans un cycle $\frac{2}{5}$ (Rose, Œillet, etc.). Ce dernier cas, assez fréquent, est souvent désigné sous le nom de préfloraison *quinconciiale*.

La préfloraison est *cochléaire*, quand l'un des sépales recouvre les deux voisins, qui à leur tour recouvrent le quatrième, s'il y en a quatre, le quatrième et le cinquième, s'il y en a cinq. Avec quatre sépales, il y en a donc un recouvrant, un recouvert opposé diamétralement au premier, et deux mi-partie recouvrants mi-partie recouverts. Avec cinq sépales, il y en a un recouvrant, un recouvert éloigné du premier, et trois mi-partie recouvrants et recouverts (*Aconit*, etc.). Enfin la préfloraison est *imbriquée*, quand l'un des sépales étant extérieur, l'un de ses voisins est intérieur, et tous les autres mi-partie extérieurs et intérieurs. Elle diffère de la préfloraison cochléaire parce que les sépales externe et interne, au lieu d'être éloignés, sont contigus.

Épanouissement du calice. Nutation et mouvements spontanés des sépales. — A un moment donné, les sépales, appliqués dans le bouton l'un contre l'autre comme il vient d'être dit, se séparent et se rejettent en dehors; le calice fermé jusque-là s'ouvre. C'est par là que commence l'épanouissement de la fleur. Comme pour les feuilles ordinaires, l'effet est dû à ce que chaque sépale, qui jusqu'alors s'était accru davantage sur la face externe, s'allonge maintenant davantage sur sa face interne. C'est donc un phénomène d'épinastie ou de nutation.

Une fois épanouis, les sépales se montrent parfois doués de mouvements spontanés qui, périodiquement, les recourbent en dedans et en dehors, et à intervalles réguliers ferment et rouvrent le calice. Ainsi, dans des conditions constantes de lumière et de chaleur, la Belle-de-nuit (*Mirabilis Jalapa*) ouvre son calice vers cinq heures du soir pour le fermer vers dix heures et le rouvrir de nouveau le lendemain à la même heure. Le Cierge à grandes fleurs (*Cereus grandiflorus*) rouvre son calice

chaque soir vers huit heures. La Dame d'onze heures (*Ornithogalum umbellatum*) est ainsi nommée parce qu'elle ouvre sa fleur à onze heures du matin. La Ficoïde barbue (*Mesembryanthemum barbatum*) l'ouvre à huit heures du matin pour la refermer à deux heures après-midi. Ces mouvements spontanés sont dus à des variations de longueur provoquées dans la face interne des sépales par des causes intérieures. La face externe ne change pas de dimension. Tout élargissement de la face interne amène l'ouverture, tout rétrécissement la fermeture du calice. C'est à la base des sépales que se localisent les changements de volume et que s'opèrent les courbures qui déplacent l'organe tout entier. Les pétales présentent des phénomènes du même ordre et nous y reviendrons à leur sujet.

Il est quelques fleurs où les sépales ne se séparent pas ainsi, où le calice ne s'épanouit pas. Il se détache alors circulairement à sa base et s'enlève tout entier, comme un bonnet ou un opercule. Après sa chute, les pétales et les parties internes s'épanouissent successivement. On a des exemples de cette caducité dans le calice à deux sépales des Papavéracées, dans le calice à cinq sépales de certaines Myrtaées (*Eucalyptus*, *Calyptanthes*, etc.).

Enfin, sur certaines plantes dont le calice s'épanouit comme d'ordinaire dans les fleurs normales, il n'est pas rare de rencontrer d'autres fleurs où les sépales ni ne s'épanouissent, ni ne tombent, où le calice demeure indéfiniment fermé, qui ne s'ouvrent par conséquent jamais (*Viola*, *Oxalis*, *Lamium*, etc.).

Avortement des sépales. — Quand le calice est dialysépale et irrégulier, certains sépales, avons-nous dit, demeurent plus petits que les autres. Il peut se faire qu'une fois nés ils ne s'accroissent que très peu ou pas tout, pendant que les autres atteignent une dimension considérable; ils avortent. Ainsi dans la Balsamine, les deux sépales antérieurs avortent, les deux latéraux demeurent petits, le postérieur seul prend un grand développement.

Quand le calice est régulier, les sépales peuvent tous à la fois s'arrêter de bonne heure dans leur croissance, avorter tous ensemble, comme dans la Vigne, où le calice se réduit à un petit rebord à cinq festons à peine indiqués.

Absence des sépales. — Enfin nous savons qu'il est des fleurs, hermaphrodites comme celles du Frêne et du Calla, unisexuées comme celles du Saule et de l'Arum, où il n'apparaît sur le réceptacle aucune trace de sépales, qui sont absolument dépourvues de périanthe.

§ 4

La corolle.

Forme des pétales. — Les pétales sont des feuilles souvent sessiles (fig. 170, A) dont le limbe, inséré sur le réceptacle par une base étroite, s'élargit ordinairement beaucoup dans sa région supérieure. Il n'est pas rare cependant d'y voir un pétiole bien développé (fig. 170, B) qu'on appelle l'*onglet* (Œillet, Laurier-rose, etc.). La nervation du limbe offre les diverses dispositions signalées dans les feuilles végétatives. Dans les Composées, elle se réduit à deux nervures marginales, sans médiane. Les deux faces du pétale sont pourvues de stomates, sou-

vent hérissées de papilles courtes et serrées qui leur donnent un velouté remarquable, parfois munies d'émergences en forme de franges (Iris).



A Fig. 170.

B

Le pétale prend quelquefois en un point une croissance superficielle exagérée; cette place devient concave d'un côté en forme de poche, convexe du côté opposé en forme de bosse. Si la croissance locale continue plus longtemps, la poche se creuse de plus en plus, la bosse proémine toujours davantage en se rétrécissant et devient un *éperon*. C'est généralement vers la base du pétale que s'opère cette localisation de croissance et vers l'extérieur que s'allonge la bosse ou l'éperon. Il en est ainsi, par exemple, dans les pétales bossus de la Functerre, de la Violette, du Muflier, dans les pétales éperonnés de l'Ancolie (fig. 171. C), de l'*Epimedium*



Fig. 171. — Fleurs avec éperons aux sépales (A) et aux pétales (B, C) : A, du *Biscutella hispida*, B, de l'*Epimedium grandiflorum*; C, de l'*Aquilegia canadensis* (Sachs).

fig. 171. B), de la Linaire, etc. ; dans la Dauphinelle (*Delphinium Consolida*), le pétale postérieur (fig. 172) enfonce son éperon dans celui du sépale auquel il est



Fig. 172.



Fig. 175.



Fig. 174.

superposé. Mais le même phénomène peut se produire vers le milieu de la longueur du pétale et de manière à projeter vers l'intérieur la bosse ou l'éperon, comme on le voit dans la plupart des Borraginées (Bourrache, Consoude, etc.); il peut s'opérer aussi vers le sommet du pétale, qui se

renfle en casque ou en capuchon comme dans l'Aconit (fig. 175). Ailleurs le pétale se creuse tout entier en cornet, comme dans l'Hellébore (fig. 174).

Les pétales sont généralement dépourvus de chlorophylle, blancs ou parés des couleurs les plus vives et des nuances les plus éclatantes. Il en est qui prennent successivement plusieurs colorations différentes. La corolle de la Pulmonaire, de

la Vipérine (*Echium vulgare*), de certains Myosotis (*M. versicolor*, etc.), est d'abord rose, puis bleue. Celle de l'*Hibiscus mutabilis* est blanche le matin, rose pâle à midi et rose vif le soir. Parfois cependant les pétales sont verts comme les sépales : la corolle est alors *sépaloïde* (Jonc, Oseille, Érable, etc.).

Si les pétales sont tous de même forme et de même dimension, ou si, de forme



Fig. 175. — Fleur de Giroflée.



Fig. 176. — Fleur de Roncée.

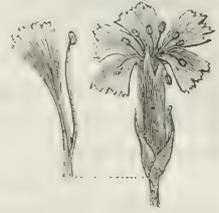


Fig. 177. — Fleur d'Œillet.

et de dimension différentes, ils alternent régulièrement, la corolle est symétrique par rapport à l'axe de la fleur ; elle est *régulière*, comme dans la Giroflée (fig. 175), la Roncée (fig. 176), l'Œillet (fig. 177), l'Ancolie (fig. 171, C), etc. S'il y a un ou deux pétales plus développés que les autres, qui vont en décroissant pareillement de chaque côté, la corolle n'est plus symétrique que par rapport à un plan ; elle est *irrégulière*, comme dans les Papilionacées (fig. 178), l'Héraclée (fig. 179), la Capucine, la Linnaire, l'Orchis, etc. Le plan de symétrie est ordinairement antéro-postérieur et coupe la corolle en deux moitiés droite et gauche qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir.



Fig. 178. — Fleur de Papilionacée : a, étendard ; b, ailes ; c, carène.



Fig. 179. — Fleur d'Héraclée.

Origine et croissance des pétales. —

Dans les fleurs verticillées à corolle régulière, les pétales naissent tous à la fois sur le réceptacle, un peu au-dessus des sépales ; le verticille est simultané. Quand la corolle est irrégulière, leur apparition est, au contraire, successive ; elle a lieu d'avant en arrière (Papilionacées, Labiées), ou d'arrière en avant (Résédacées), et toujours en même temps de chaque côté du plan de symétrie. Dans les Papilionacées, par exemple, on voit poindre d'abord les deux pétales antérieurs (qui en s'accolant forment la *carène*), bientôt suivis des deux latéraux (les *ailes*) et c'est le postérieur (l'*étendard*) qui apparaît le dernier. Dans les fleurs à disposition spiralée, les pétales se forment successivement dans l'ordre ascendant de leurs divergences.

Nés ainsi côte à côte et indépendamment sur le réceptacle, les pétales cessent bientôt de croître au sommet : c'est par un allongement intercalaire qu'ils grandissent plus tard et atteignent leur dimension définitive. Le temps d'arrêt est souvent fort long : les pétales sont encore très petits quand déjà les autres parties de la fleur ont achevé leur développement dans le bouton, et c'est peu de temps avant l'épanouissement du calice qu'ils prennent tout à coup une croissance rapide. Suivant le mode de localisation de leur croissance intercalaire, les pétales s'allongent chacun pour son compte et demeurent séparés : la corolle est *dialypétale*, comme dans les Crucifères (fig. 175), Rosacées (fig. 176), Caryophyllées (fig. 177), Papilionacées (fig. 178), etc. : ou bien ils deviennent concrescents, s'unissent latéralement dans une pièce commune plus ou moins développée, en forme de coupe, de tube (Lilas, fig. 180), de cloche (Campanule, fig. 181), d'entonnoir (Tabac), de grelot (Arbousier, fig. 182), etc. : la corolle est *gamopétale*. Les choses se passent ici comme il a été dit plus haut pour le calice.



Fig. 180.

Le nombre des dents ou des lobes plus ou moins profonds qui surmontent la pièce commune permet d'estimer le nombre des pétales qui entrent dans la composition de la corolle gamopétale. S'il arrive, comme dans le Liseron, que les dents ou festons soient peu apparents, de façon que le bord de la corolle n'offre aucune découpure, on aura recours aux nervures principales qui la traversent pour déterminer le nombre des pétales constitutifs.

Quand les pétales concrescents ont chacun deux nervures marginales, il arrive assez souvent que, dans toute l'étendue de la pièce commune, les nervures latérales de deux pétales voisins se confondent en une seule : ces nervures gémées correspondent aux angles rentrants du bord, où elles se bifurquent (Primulacées, etc.). Quelquefois elles se prolongent au-dessus de la bifurcation dans autant de petites dents alternes avec les lobes (*Samolus*). Dans la corolle gamopétale des Composées, il y a aussi concrescence des nervures marginales, mais comme les pétales y sont dépourvus de nervure médiane, le tube ne renferme que cinq nervures gémées alternes avec les lobes. En résumé, la concrescence des pétales



Fig. 181.

peut s'opérer à deux degrés : se borner au parenchyme en laissant à chaque pétale sa nervation distincte, ou s'étendre aux nervures en les unissant en un système continu.

Dialypétale ou gamopétale, la corolle peut être régulière ou irrégulière ; d'où résultent pour elle, comme pour le calice, quatre manières d'être différentes. La corolle dialypétale est régulière dans les Crucifères (fig. 175), les Rosacées (fig. 176), les Caryophyllées (fig. 177), etc. ; elle est irrégulière dans les Papilionacées (fig. 178), les Résédacées, etc. La corolle gamopétale est régulière dans le Lilas (fig. 180), la Campanule (fig. 181), l'Arbousier (fig. 182), les Solanées, les Borraginées, etc. ; elle est irrégulière dans les Labiées, où elle offre tantôt deux lèvres (fig. 185), tantôt une seule (Bugle, fig. 184), dans les Scrophularinées (Linaire, fig. 185), etc. Dans les Composées elle est tantôt régulière (fig. 186), comme dans le Chardon, tantôt

irrégulière, étalée latéralement en languette (fig. 187), comme dans la Chicorée.



Fig. 182.



Fig. 185.



Fig. 184.



Fig. 183.

La même plante peut d'ailleurs porter à la fois des fleurs à corolle régulière et



Fig. 186.

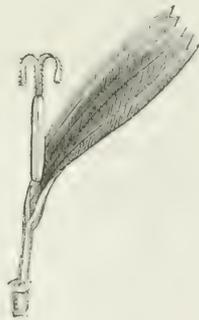


Fig. 187.



Fig. 188. — Bleuet (*Centaurea cyanus*); A, fleur à corolle régulière du centre du capitule; B, fleur à corolle irrégulière de la périphérie.

d'autres à corolle irrégulière, comme on le voit chez un grand nombre de Composées, où le même capitule contient, au centre, des fleurs à corolle gamopétale régulière; à la périphérie, des fleurs à corolle gamopétale irrégulière (Centaurée, fig. 188, Grand-Soleil, Marguerite, Pyrèthre, fig. 189, etc.).

La présence dans la fleur d'une corolle dialypétale ou gamopétale est plus constante que la différence analogue constatée dans le calice, et fournit, par conséquent, un caractère plus important pour la détermination des affinités des plantes. Aussi a-t-on pu s'en servir utilement pour distinguer dans les Dicotylédones à fleurs pétalées deux grandes divisions et pour les dénommer : les *Gamopétales* et les *Dialypétales*.



Fig. 189. — Capitule de Pyrèthre; les fleurs du centre ont une corolle tubuleuse régulière, celles de la circonférence une corolle irrégulière étalée en languette ou *ligulée*.

On rencontre pourtant çà et là parmi les Gamopétales quelques plantes à corolle dialypétale, comme le *Pelletiera* chez les Primulacées et le *Momordica senegalensis* chez les Cucurbitacées; on trouve aussi çà et là parmi les Dialypétales quelques plantes à corolle gamopétale, comme le *Correa speciosa* chez les Rutacées et beaucoup de Trèfles chez les Papilionacées. Mais ce sont là des exceptions de peu d'importance. Si l'on réfléchit d'ailleurs qu'il suffit d'une très faible différence de hauteur dans la zone de croissance intercalaire pour rendre la corolle, ici dialypétale, là gamopétale, on sera bien plutôt étonné de la grande constance de ce caractère que de sa variabilité dans certains cas.

Concrescence de la corolle et du calice. — Quelquefois la corolle est séparée du calice par un long entre-nœud (*Lychnis*, fig. 190); mais ordinairement la distance qui, sur le réceptacle, sépare les jeunes sépales des jeunes pétales

dans le sens de la hauteur ou du rayon, n'est pas plus grande que celle qui sépare dans le sens de la circonférence les sépales entre eux dans le calice et les pétales entre eux dans la corolle. La communauté de croissance basilaire qui unit les sépales dans le calice gamosépale, les pétales dans la corolle gamopétale, pourra donc tout aussi bien unir entre eux ce calice et cette corolle en les soulevant sur une pièce commune, en forme de coupe ou de tube, au bord de laquelle seulement les deux verticilles se séparent. La corolle paraît alors insérée sur le calice. On en voit un exemple dans la Capucine et surtout dans les fleurs mâles des Cucurbitacées (Courge, Melon, Bryone, etc.).

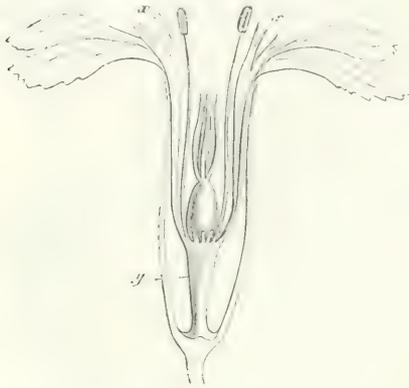


Fig. 190. — Section longitudinale de la fleur du *Lychnis flos-Jovis*; y, entre-nœud qui sépare la corolle du calice; x, franges ligulaires des pétales dont l'ensemble forme la couronne.

Cette concrescence peut n'intéresser que le parenchyme, en laissant au calice et à la corolle leur nervation distincte; mais il arrive souvent que les nervures superposées des sépales et des pétales se confondent en une seule dans toute l'étendue de la pièce commune. La nervure médiane de chaque sépale et les deux marginales géminées des deux pétales voisins s'unissent dans le tube inférieur en une seule et même nervure; il en est de même pour la médiane de chaque pétale et les deux marginales géminées des sépales voisins. La nervation du calice et celle de la corolle se confondent dans la pièce commune (Cucurbitacées, etc.); en d'autres termes, la concrescence des deux verticilles, non seulement s'opère sur le parenchyme des feuilles, mais encore s'étend à leurs nervures.

Ramification des pétales. Couronne. — Les pétales se ramifient plus souvent que les sépales. La ramification peut s'opérer dans le plan du limbe et se manifester par la formation de dents, de lobes et de segments latéraux. Le grand pétale, ou *labelle*, de la fleur de certaines Orchidées en offre de beaux exemples. Dans certaines Alsiniées (*Stellaria*, *Cerastium*, etc.), le pétale est profondément divisé en deux; il est découpé en franges dans le Réséda.

La ramification du pétale peut se produire aussi perpendiculairement à son plan. Ainsi, quand il est pétiolé, il porte parfois au point d'union de l'onglet et du limbe un certain nombre de franges où ses nervures envoient des ramifications et qui sont analogues à la ligule de la feuille des Graminées. L'ensemble de ces productions ligulaires forme dans la corolle ce qu'on appelle la *couronne*. On en voit de beaux exemples dans le Lychnis (fig. 190), la Saponaire, le Laurier-rose, les Hydrophyllées, etc. La couronne est une dépendance interne de la corolle à peu près comme le calicule est une dépendance externe du calice. Dans les Narcisses (fig. 158), où le calice est pétaloïde et concrescent avec la corolle, les sépales portent une ligule tout aussi bien que les pétales : toutes ces ligules, concrescentes comme les parties dont elles dépendent, forment encore une couronne, qui dans certaines espèces (*N. pseudonarcissus*, etc.) atteint une très grande dimension et contribue beaucoup à l'éclat de la fleur.

Préfloraison de la corolle. — La disposition relative que prennent les pétales dans le bouton se laisse rattacher aux cinq types que nous avons définis et nommés plus haut pour le calice. Il suffira donc de citer ici quelques exemples pour chacun de ces types.

La préfloraison de la corolle est valvaire dans la Vigne; tordue dans les Malvacées, les Apocynées, le Lin (fig. 191), le Phlox, etc.; spiralee sous la forme quinconciale, qui est la plus ordinaire, dans la Belladone, etc.; cochléaire dans les Papilionacées, les Césalpiniées, le *Verbascum*, le *Pedicularia*, etc.; imbriquée dans le *Malpighia*, etc. Il arrive parfois que les pétales, croissant très vite un peu avant l'épanouissement, devenant très larges et n'ayant pour se loger dans le bouton qu'un espace trop étroit, se plissent et se chiffonnent irrégulièrement; c'est ce qu'on appelle quelquefois la préfloraison chiffonnée (Pavot).

Il n'y a d'ailleurs aucun rapport nécessaire entre la préfloraison de la corolle et celle du calice. Ainsi dans la Mauve, la préfloraison du calice est valvaire, celle de la corolle est tordue. Dans le *Malpighia*, la préfloraison du calice est quinconciale, celle de la corolle est imbriquée. Dans l'*Ardisia*, la préfloraison du calice est tordue, celle de la corolle est valvaire. La préfloraison est quinconciale à la fois dans le calice et dans la corolle chez le *Cerastium*; elle est tordue en même temps dans le calice et dans la corolle chez le *Cyclamen*.

Épanouissement de la corolle. Nutation et mouvements spontanés des pétales. — Après l'ouverture du calice, la corolle continue souvent de grandir en demeurant fermée. Plus tard, elle s'épanouit à son tour, en découvrant les deux verticilles internes. Cet épanouissement des pétales est provoqué par la croissance prédominante de leur face interne; c'est un phénomène d'épinastie ou de nutation. Parfois cependant, les pétales ne se séparent pas au sommet. La corolle se détache alors tout d'une pièce par une déchirure circulaire à la base; elle est soulevée ensuite par l'allongement des étamines, et enfin rejetée pour les mettre à nu. Il en est ainsi dans la Vigne, par exemple, dont la corolle est caduque. Dans les Myrtacées du genre *Syzygium*, la corolle se détache circulairement en même temps que le calice, et la chute de ce double opercule permet aux étamines de se développer au dehors.



Fig. 191.

Il est un assez grand nombre de fleurs dont la corolle, après s'être épanouie et avoir terminé sa croissance, se montre animée de mouvements périodiques spontanés, c'est-à-dire tout à fait indépendants des variations de lumière et de température. Parfois ces mouvements n'affectent que certains pétales : ainsi dans la fleur irrégulière du *Megaclinium falcatum*, une Orchidée, le grand pétale seul, ou la-belle, exécute des oscillations continues. Mais, le plus souvent, ils intéressent la fois toute la corolle. En se relevant et s'abaissant, les pétales la ferment et la rouvrent tour à tour. Ainsi dans l'*Ornithogalum umbellatum* la corolle s'ouvre en même temps que le calice chaque matin à onze heures, pour se refermer chaque soir. Dans le *Mesembryanthemum barbatum* les pétales s'épanouissent avec les sépales à huit heures du matin pour se fermer à deux heures. Le Pourpier ouvre sa corolle à midi pour la refermer à une heure. Le Pissenlit ouvre ses corolles le soir et les ferme de nouveau le matin.

Un grand nombre des fleurs qui ouvrent leur corolle le matin et qui la ferment le soir, exécutent ces mouvements dans l'obscurité complète et à une température constante, attestant ainsi que ce sont bien là des mouvements spontanés (*Ovalis rosea*, diverses Composées : *Leontodon*, *Scorzonera*, *Hieracium*, etc.). Ces mouvements sont provoqués par l'allongement et le raccourcissement alternatifs de la face interne des pétales ; la face externe conserve sa dimension. L'allongement détermine une flexion en dehors et un épanouissement, le raccourcissement une flexion en dedans et une fermeture. La courbure n'a lieu que dans la région inférieure de la corolle, dans son tube si elle est gamopétale. Les causes internes qui la provoquent sont encore inconnues.

Avortement des pétales. — Quand la corolle est dialypétale et irrégulière, certains pétales, on l'a vu, s'accroissent moins que les autres. Parfois même ils s'arrêtent de très bonne heure dans leur croissance et avortent. C'est ainsi que dans le Marronnier rouge (*Pavia rubra*) les deux pétales supérieurs avortent, les latéraux et l'inférieur se développant seuls. Dans l'*Amorpha fruticosa*, une Papilionacée, un seul des cinq pétales se développe, les quatre autres avortent. Dans l'Aconit, sur les huit pétales de la corolle les deux postérieurs seuls se développent, les six autres avortent. Dans le *Delphinium Consolida*, le pétale postérieur seul, muni d'un éperon, se développe ; les quatre autres avortent. Quand la corolle est régulière, si les pétales avortent, ils avortent tous également. C'est ainsi que dans les *Helleborus*, *Nigella*, *Eranthis*, ainsi que dans les premières fleurs du *Ranunculus auricomus*, les pétales ne forment que leur partie basilaire et avortent au-dessus. Ces parties basilaires sont creusées en cornets, et c'est là que se produit et s'accumule le nectar.

Absence des pétales. — Enfin dans certaines plantes appartenant comme les précédentes à la famille des Renonculacées, les pétales avortent tous et complètement. La fleur est apétale, en effet, dans l'Anémone, la Clématite, le Populage (*Caltha*). Cette absence de corolle chez certaines plantes d'une famille dont les autres membres en possèdent une est un fait qui n'est pas rare et qui peut s'expliquer toujours par un avortement.

Il n'en est pas de même dans un certain nombre de familles dont tous les membres sans exception ont la fleur dépourvue de corolle parce qu'il ne s'y forme qu'un seul verticille au périanthe, ou parce qu'il ne s'y produit pas de périanthe

du tout. Ici il ne peut être question d'avortement. Il en est ainsi dans les fleurs apétales des Aristolochiées, Nyctaginées, Chénopodées, Ulmacées, etc.; dans les fleurs nues du Saule, etc.

§ 5

L'androcée.

Forme des étamines. — L'étamine est, comme on sait, une feuille à pétiole grêle (filet), dont le limbe peu développé (connectif) porte en général sur sa face supérieure et de chaque côté deux sacs polliniques.

Si toutes les étamines qui le composent ont même forme et même grandeur, ou si, de forme et de dimension différentes, elles alternent régulièrement, l'androcée est symétrique par rapport à l'axe de la fleur; il est *régulier* (Liliacées, Rosacées, fig. 176, Caryophyllées, fig. 177, Crucifères, fig. 192, etc.). Si, au contraire, une ou deux des étamines sont plus grandes que les autres qui vont décroissant régulièrement de chaque côté, l'androcée n'est symétrique que par rapport à un plan, qui est antéro-postérieur; il est *irrégulier* (Labiales, fig. 195, Violette, etc.) Examinons maintenant de plus près chacune des parties qui composent une étamine.

Filet. — Le filet est ordinairement cylindrique, souvent très allongé et filiforme, parfois noueux (*Sparmannia*). Il s'aplatit quelquefois en lame (*Ornithogalum*, *Iberis*, *Nymphaea*, etc.), ou se creuse en gouttière. Au voisinage de l'anthere, tantôt il se renfle en massue comme dans le Laurier-rose et le *Dianella*; tantôt, au contraire, il s'amincit en poinçon comme dans le *Lopezia* et dans l'Arbousier (fig. 198) où il est renflé à la base. Par suite d'une croissance superficielle localisée en un point, il forme quelquefois un éperon vers sa base, comme dans le *Corydallis*, où cet éperon s'enfonce dans celui du pétale. Il est traversé par une nervure médiane et sa surface porte des stomates. Parfois il est très court ou nul, et l'étamine est sessile (*Magnolia*, *Anona*, etc.).

Connectif. — Le connectif, c'est-à-dire la partie médiane du limbe, qui sépare les deux paires de sacs polliniques, offre un développement divers. Tantôt il est fort étroit, réduit presque à sa nervure médiane, et les deux paires de sacs polliniques sont très rapprochées; c'est le cas le plus ordinaire (Renoncule, fig. 194, Jone-fleur, fig. 195, etc.). Tantôt il s'élargit en feuille, en écartant les deux paires de sacs polliniques (*Asarum*, Apocynées, Asclépiadées). Parfois il est court, et les sacs le dépassent en haut et en bas; en se desséchant, ces sacs deviennent alors concaves vers l'extérieur et l'anthere prend la forme d'un X, comme dans les Gra-



Fig. 192. — Androcée régulier de Crucifère, composé de 4 grandes et de 2 petites étamines.

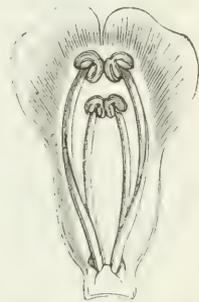


Fig. 195. — Androcée irrégulier de Labiée, composé de 2 grandes et 2 petites étamines, adossées contre la lèvre supérieure de la corolle.

minées. Si en même temps il s'élargit beaucoup transversalement, il forme comme un fléau de balance et, avec le filet, figure un T; c'est ce qu'on voit dans le Tilleul, dans la Mercuriale, dans le *Campelia* (fig. 196) et à un bien plus haut degré encore dans la Sauge et dans le *Centradenia* (fig. 197), où

l'un des bras du connectif porte deux sacs polliniques *a*, pendant que l'autre *x* s'élargit et demeure stérile. Ailleurs au contraire, il s'allonge beaucoup au delà des sacs polliniques, en forme de pointe (*Asarum*) ou de filament grêle revêtu de poils (Laurier-rose.)



Fig. 194.



Fig. 195.



Fig. 196.



Si, au point d'insertion du limbe, le filet conserve sa largeur ou même se renfle, le connectif est continu avec lui. Mais s'il s'amincit brusquement, l'anthere, attachée seulement par un point, tourne facilement et oscille autour

de ce pivot; elle est dite *oscillante*. Le point où l'anthere s'articule ainsi sur le filet peut d'ailleurs être situé à la base du connectif

(*Lopezia*), ou en son milieu (Lis), ou vers son sommet; dans ce dernier cas l'anthere est pendante (Arbousier, fig. 198, Pyrole, etc.) Quelle que soit sa forme, le connectif est muni de stomates sur ses deux faces et traversé dans toute sa longueur par une nervure médiane, prolongement de celle du filet.



Fig. 197. — Etamines de *Centradenia rosea*. A, une grande étamine fertile : *f*, filet ; *a*, deux sacs polliniques ; *x*, moitié stérile. B, une petite étamine stérile (Sachs).



Fig. 198. — Étamine d'*Arbutus hybrida*. L'anthere *a* est pendante et a ses sacs polliniques ouverts munis de cornes (Sachs).

Sacs polliniques. — Les sacs polliniques sont généralement attachés au limbe qui les porte par toute leur longueur, et les deux paires sont alors parallèles. Si le connectif est très court, ils peuvent ne s'y attacher que par leur milieu en le dépassant en haut et en bas, et plus tard les deux paires divergent à la fois vers le haut et vers le bas, comme chez les Graminées; mais ils peuvent aussi n'être fixés que par leur base en divergeant vers le haut, ou par leur sommet en divergeant vers le bas; dans ce dernier cas, les deux paires s'écartent parfois au point de venir se placer horizontalement dans le prolongement l'une de l'autre, comme chez beaucoup de Labiées. Dans la Courge et autres Cucurbitacées, les sacs polliniques s'allongent beaucoup et décrivent à la surface du connectif une courbe sinuose.

Dans les Angiospermes, les sacs polliniques appartiennent tantôt tous à la face supérieure du limbe staminal (Rosier, Pavot, Nigelle, Perce-neige, etc.), tantôt tous à la face inférieure (Hellébore, etc.), tantôt deux à la face supérieure et deux

à la face inférieure. Dans les Gymnospermes, ils appartiennent toujours tous à la face inférieure (Pin, fig. 199, *Ceratozamia*, fig. 200, etc.).

Le nombre des sacs polliniques est habituellement de quatre : une paire de chaque côté ; mais il est quelquefois plus petit ou plus grand. Il y a deux sacs polliniques dans le Pin et le Sapin (fig. 199), dans les Épacridées, les Polygalées, etc. ; trois dans le Genévrier et la plupart des Cupressinées ; six dans

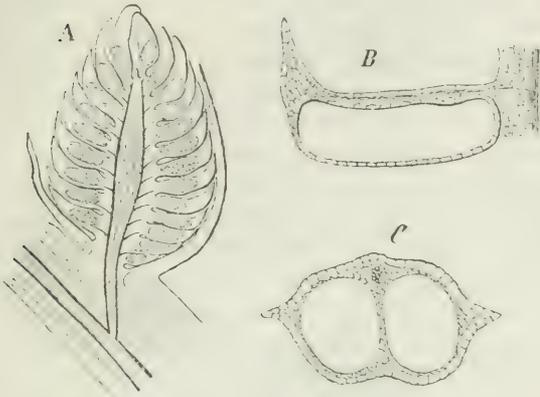


Fig. 199. — *Pinus Pumilio*. A, section longitudinale du bourgeon mâle. B, section longitudinale d'une étamine. C, section transversale. Les deux sacs polliniques appartiennent à la face inférieure de la feuille (d'après Strasbûrger).

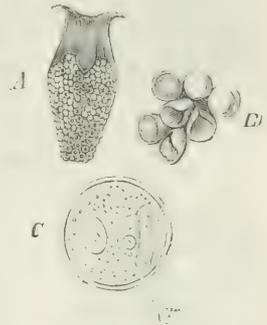


Fig. 200. — *Ceratozamia longifolia* : A, une étamine vue par sa face inférieure ; B, quelques-uns de ses sacs polliniques, en partie ouverts ; C, un grain de pollen divisé ; *v*, les petites cellules formées à l'intérieur de la grande (d'après Juranyi).

le *Pachystemon* de la famille des Euphorbiacées ; huit, en quatre paires superposées deux par deux de chaque côté du limbe, dans le Camellier et d'autres Laurinées, dans l'Acacia, etc. Sur le large limbe staminal du Gui et des Cycadées ils sont en nombre considérable et indéterminé, attachés à la face supérieure dans le premier, à la face inférieure dans les autres (fig. 200).

Déhiscence des sacs polliniques. — Quand ils sont isolés, comme dans les Gymnospermes ou dans le Gui, les sacs polliniques s'ouvrent chacun séparément par une déchirure de la paroi externe. Quand ils sont rapprochés par paires, comme dans presque toutes les Angiospermes, une seule déchirure intéresse et ouvre à la fois les deux sacs voisins. Cette déchirure se fait ordinairement le long du sillon qui les sépare, et par la fente ils se trouvent ouverts tous les deux du même coup ; la déhiscence de l'anthère est dite *longitudinale*. Ailleurs, c'est une fente transversale qui les ouvre tous deux par le milieu (Épacridées, *Pixydanthera*, fig. 201, etc.) ; la déhiscence est *transversale*. Ailleurs encore, il se fait au sommet (*Solanum*, Éricacées, *Arum*, etc.), ou à la base (Mélastomacées), un petit trou rond, un pore qui intéresse à la fois les extrémités des deux sacs (*Solanum*, *Vaccinium*, fig. 202), ou même des quatre sacs de l'anthère (Mélastomacées) et les ouvre en même temps ; la déhiscence est *poricide*. Enfin il se fait quelque-



Fig. 201.



Fig. 202.

fois une fente transversale à la base qui remonte ensuite, de chaque côté jusque vers le sommet, en découpant une sorte de valve ou de clapet. En se soulevant plus tard autour de sa charnière supérieure, ce clapet ouvre largement les deux sacs à la fois. Il en est ainsi, par exemple dans l'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*) et d'autres Berbérifées, dans le Laurier (fig. 205) et d'autres Laurinées.

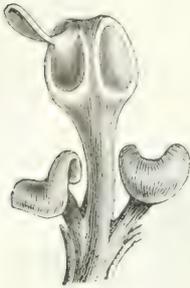


Fig. 205.

Quand la déhiscence est longitudinale, la fente est ordinairement tournée en dedans et c'est vers l'intérieur de la fleur que le pollen est projeté; l'anthere est dite *introrse*. Mais il arrive aussi que le connectif, s'accroissant davantage en largeur sur sa face supérieure que sur sa face inférieure, se replie de manière à rejeter en dehors les deux paires de sacs polliniques et par suite les deux sillons où se font les fentes. Le pollen est alors émis vers l'extérieur

de la fleur; l'anthere est dite *extrorse* (Iridées, Calycanthées, etc.) Dans cette disposition extrorse, les sacs polliniques ont l'air d'être portés par la face inférieure du limbe; mais il faut se garder de tirer de cette seule apparence

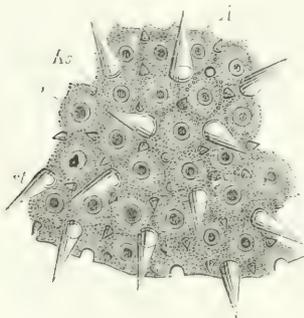


Fig. 204.

Fig. 204. — Grain de pollen d'*Epilobium angustifolium*, en coupe optique; *a, a, a*, les trois pores saillants.

Fig. 205. — Grain de pollen d'*Althæa rosea*. *A*, une portion de la membrane, vue du dehors. *B*, moitié d'une section équatoriale du grain; *st*, grandes épines; *Ks*, petites épines de la membrane; *o*, pores nombreux, en face desquels la membrane présente des épaississements internes; *p*, le protoplasma séparé de la membrane par contraction (Sachs).

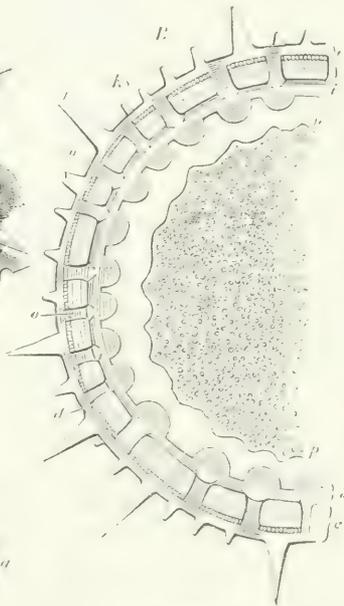


Fig. 205.

une conclusion quelconque au sujet de leur position réelle. Ailleurs enfin, les deux fentes s'ouvrent sur les bords mêmes de l'anthere et le pollen est projeté à droite et à gauche; la déhiscence est *latérale*.

Pollen. — Au moment où ils s'échappent, comme il vient d'être dit, du sac pollinique où ils ont pris naissance, les grains de pollen sont souvent recouverts d'un liquide visqueux et oléagineux. Lorsqu'ils sont expulsés par un pore terminal, comme dans les

Arum, *Richardia*, etc., ce liquide les tient unis en longs filaments qui se pelotonnent sur eux-mêmes au sortir de cette espèce de filière. Ailleurs le pollen forme une poussière complètement sèche (Iridées, Graminées).

Le grain de pollen est ordinairement une simple cellule, avec sa membrane, son protoplasma et son noyau. Sa forme est le plus souvent sphérique ou ovoïde, parfois allongée en tube (*Zostera*), ou triangulaire (Enothéracées, fig. 204), ou cubique (*Basella*). Sa couleur est ordinairement jaune, quelquefois rouge (*Lilium chalcedonicum*), brune (Pavot), bleuâtre (certains *Épilobes*) ou blanche (*Richardia*, *Actea*). Sa surface est tantôt entièrement lisse et égale, tantôt inégale et marquée de deux sortes d'accidents, qui y dessinent une sorte de sculpture, les uns en relief, les autres en creux.

Les accidents en relief sont des pointes, des tubercules, des crêtes parfois anastomosées en réseau, etc. (fig. 205-210); ils sont dus à un épaississement local exagéré de la membrane sur sa face externe. Dans le Pin, le Sapin, le Cèdre, etc., le grain porte de chaque côté une ampoule pleine d'air, creusée dans l'épaisseur même de sa membrane (fig. 212, B). Ces deux flotteurs l'allègent et facilitent son transport dans l'atmosphère.

Les accidents en creux sont des places incolores où la membrane s'est moins épaissie que partout ailleurs; arrondies, ce sont des pores; allongées en forme de demi-méridiens, ce sont des plis. Il y a tantôt un seul pore (Graminées, Cypéracées), tantôt deux (Colchique), trois (Enothéracées, fig. 204, Protéacées, Urticées), quatre (Balsamine), ou un plus grand nombre, soit épars (Malvacées, fig. 205, Convolvulacées, Cucurbitacées, *Cobaea*, fig. 209), soit situés à l'équateur du grain (Aulne, Bouleau, Orme). La plupart des Monocotylédones n'ont qu'un seul pli (fig. 206, C); quelques-unes en ont deux (Dioscoréacées); beaucoup de Dicotylédones en ont trois (fig. 210), d'autres six (diverses Labiées et Passiflorées), huit (Bourrache,

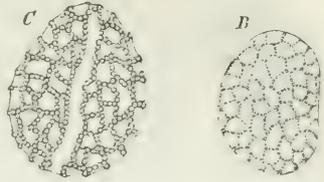


Fig. 206. — Grain de pollen de *Funkia ovata*. B, jeune; les épaississements manellonnés de la membrane sont encore peu marqués. C, plus âgé; ils sont plus gros et disposés en réseau (Sachs).

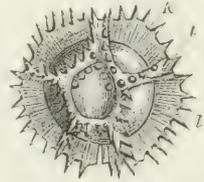


Fig. 207. — Grain de pollen mûr de Chicorée (*Cichorium intybus*); la membrane est couverte de bandes d'épaississement réticulées, et chacune de ces bandes porte une rangée de pointes en forme de dents de peigne (Sachs).



Fig. 208. — Pollen du *Passiflora cærulea*.

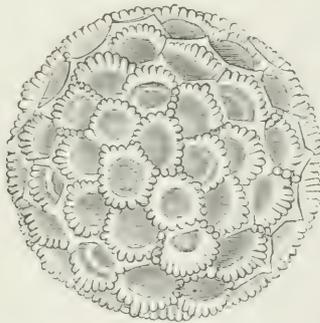


Fig. 209. — Pollen du *Cobaea scandens*.

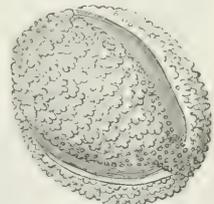


Fig. 210. — Pollen du *Plumbago zeylanica*.

fig. 211), ou un plus grand nombre (beaucoup de Rubiacées). Parfois le grain présente à la fois des pores et des plis, soit en nombre égal (beaucoup de Dicotylé-

donés), soit en nombre différent, par exemple six plis avec trois pores (Mélastomacées, Lythariacées). Parfois aussi il n'a ni pores, ni plis (beaucoup d'Arôidées et d'Euphorbiacées, *Canna*, *Musa*, *Ranunculus*, *Phlox*, etc.).



Fig. 211. — Pollen de la Bourrache.

Le rôle des accidents en relief est de faciliter le transport des grains par l'air et leur fixation aux corps solides sur lesquels ils viennent à tomber. Celui des accidents en creux est de favoriser d'abord l'absorption des liquides extérieurs, et ensuite le développement du grain, comme on le dira tout à l'heure.

La dimension des grains de pollen est très diverse. Elle atteint à peine $0^{\text{mm}},008$ dans le *Ficus elastica*, mesure $0^{\text{mm}},040$ dans la Fumeterre et acquiert jusqu'à $0^{\text{mm}},200$ dans la Courge, la Belle-de-nuit, le *Cobaea*, le *Lavatera*, etc.

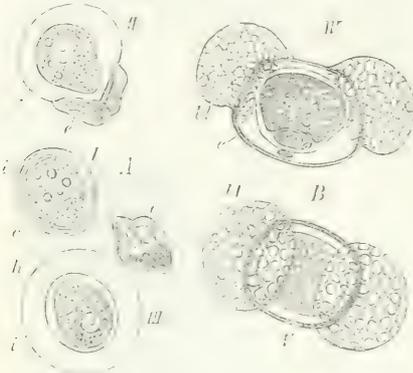


Fig. 212. — A, pollen de *Thuja orientalis*: I, grain frais; II et III, grains placés dans l'eau montrant la zone externe *e* de la membrane déchirée et repliée par le gonflement de la zone interne *i*. — B, pollen de *Pinus Pinaster*; *bl*, ampoules creusées entre la zone externe et la zone interne de la membrane (Sachs).

Pollen divisé. — Dans les Gymnospermes le grain de pollen, au sortir du sac pollinique, se montre divisé par une cloison courbe en deux cellules : une grande et une petite (Cyprés, II, *Thuia*, fig. 212, A, etc.) : quelquefois cette dernière se partage à son tour par une seconde cloison courbe dans le même sens que la première (Pin, fig. 212, B, Sapin, *Épicéa*, *Ceratosamia*, fig. 200, C). Une pareille division s'observe aussi çà et là chez les Angiospermes (fig. 215), mais elle intéresse seulement le noyau et le corps protoplasmique, sans aller jus-

qu'à la formation d'une cloison de cellulose (*Allium*, *Orchis*, *Monotropa*, etc.).



Fig. 215. — a, jeune grain de pollen d'*Allium fistulosum* avant sa division; b, après la division du noyau; c, après la division du protoplasma. — d, jeune grain de pollen de *Monotropa hypopitys* divisé; e, le même émettant son tube pollinique où se rendent les deux noyaux. — f, grains de pollen soudés du *Platanthera bifolia*, pendant leur division; g, formation du tube pollinique de l'*Orchis mascula*, où passent les deux noyaux (d'après Strasburger).

Pollen composé. —

Après leur mise en liberté; les grains de pollen sont quelquefois et demeurent soudés ensemble quatre par quatre, en formant des tétrades (Bruyère, *Rhododendron*, *Typha*, *Anona*, etc.) : ce sont déjà des grains composés. Dans certains *Acacia* et *Mimosa*, ils sont simples ou soudés par 4, 8, 12, 16, 52 ou 64, suivant l'espèce considérée.

Chez beaucoup d'Orchidées et d'Asclépiadées (fig. 214), la complication est plus grande encore : tous les grains provenant d'un même sac pollinique et même des deux sacs voisins se

soudent en une masse compacte d'aspect cireux, qu'on appelle une *pollinie*. Ils ne peuvent alors se disséminer. Dans la même famille, on peut d'ailleurs, comme chez les Orchidées, rencontrer tous les états : des grains simples (*Cypripedium*), des tétrades (*Neottia*), de petites masses contenant un grand nombre de grains (*Orchis*), et enfin des pollinies complètes et solides (*Vanda*, *Malaxis*, etc.). La pollinie se réunit souvent par un prolongement grêle, qu'on appelle *caudicule*, à un petit corps glanduleux nommé *rétinacle* (fig. 214).

Développement du grain de pollen. Tube pollinique. — Le grain de pollen est capable de développement. S'il rencontre dans le milieu extérieur l'aliment qui lui est nécessaire, il sort de l'état de vie latente, son protoplasma se gonfle, s'accroît et, poussant devant lui à l'endroit d'un pore ou d'un pli la membrane qui l'entoure, il s'allonge en un tube grêle. Celui-ci croît par son sommet et, sans se cloisonner ni se ramifier le plus souvent, il atteint promptement plusieurs centaines et même plusieurs milliers de fois la longueur du grain primitif; c'est le *tube pollinique*.

Quand le grain est cloisonné, comme dans les Gymnospermes, c'est la grande cellule qui seule se développe pour former le tube pollinique (fig. 215, B); la petite cellule, simple ou dédoublée, ne prend aucun accroissement. Quand le grain se divise sans se cloisonner, comme dans certaines Angiospermes (fig. 215), c'est encore la grande cellule qui pousse le tube pollinique, mais la séparation des deux corps protoplasmiques s'efface bientôt et les deux noyaux passent dans le tube (fig. 215, e et g, fig. 216). Dans les grains composés et les pollinies, chaque grain pousse son tube indépendamment de ses voisins, et la masse produit en définitive un faisceau de filaments enchevêtrés (fig. 215, g).

Les conditions de milieu nécessaires et suffisantes pour que le grain de pollen se développe en un tube se trouvent remplies normalement dans la fleur, comme on le verra plus loin; mais il est facile de les réunir artificiellement autour du grain. Il suffit en général de lui donner de l'air, de l'humidité et de la chaleur, pour qu'il produise un tube pollinique; si l'on ajoute au liquide diverses substances nutritives comme du sucre, de la gomme, etc., de manière à composer un milieu de culture, la croissance est plus intense et le tube parvient dans le même temps à une plus grande longueur.

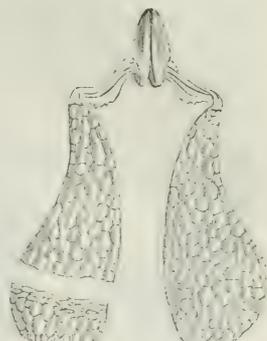


Fig. 214. — Pollinies d'un *Asclepias*.



Fig. 215. — *Ceratostamia longifolia*: A, grain de pollen cloisonné; B, le même émettant son tube pollinique ps, en déchirant la zone externe e de sa membrane; y, petites cellules-inactives d'après Juranyi.



Fig. 216. — *Monotropa hypopitys*: I, grain de pollen divisé, avec ses deux noyaux de forme différente. II, le même émettant son tube pollinique aux dépens de la grande cellule, et y faisant passer ses deux noyaux (d'après Strasburger).

Origine et croissance des étamines. — Les étamines naissent sur le réceptacle au-dessus des pétales, comme autant de petits mamelons séparés. Si l'androcée est verticillé et régulier, les mamelons d'un même verticille apparaissent tous à la fois. S'il est irrégulier, de deux choses l'une : ou bien ils naissent encore tous à la fois, l'irrégularité ne se produisant que plus tard; ou bien



Fig. 217. — Androcée gamostémone du *Quivisia decandra*.



Fig. 218. — Androcée gamostémone d'*Oenothera acetosella*.

ils apparaissent successivement d'avant en arrière (Papilionacées) ou d'arrière en avant (Résédacées), et symétriquement par rapport au plan antéro-postérieur. Quand leur disposition est spiralée, les étamines naissent progressivement de bas en haut suivant l'ordre régulier de leurs divergences (Renonculacées, etc.)

En grandissant, chaque mamelon staminal se comprime d'avant en arrière pour former l'anthère, où ne tarde pas à se dessiner un sillon médian. En même temps sa base demeure plus



Fig. 219. — Androcée du *Robinia pseudacacia*.

grêle et constitue le filet, qui s'allongera seulement plus tard. Chaque moitié de l'anthère, d'abord unie, forme bientôt deux renflements allongés séparés par un sillon, et qui sont les deux futurs sacs polliniques. A partir de ce moment l'anthère a acquis sa forme générale, et c'est dans son intérieur que se passe désormais tout le travail qui doit aboutir à la formation du pollen et à la déhiscence des sacs, travail que nous nous appliquerons plus tard à suivre pas à pas.

C'est ensuite par une croissance intercalaire à la base portant sur le filet, qui s'allonge de plus en plus, que l'étamine acquiert sa dimension définitive. Comme le filet est habituellement étroit, les étamines s'allongent d'ordinaire

chacune pour son compte et demeurent séparées; l'androcée est *dialystémone*. Mais si les filets s'élargissent et se touchent, il peut y avoir confluence à la base entre leurs zones de croissance, et il en résulte la formation d'une pièce commune en forme de tube qui soulève les anthères portées sur son bord; l'androcée est *gamostémone* (fig. 217), ce qu'on exprime souvent en disant que les

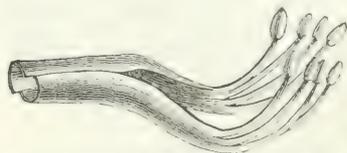


Fig. 220. — Androcée du *Polygala vulgaris*.

étamines sont *monadelphes*. Il en est ainsi dans le Citromnier et les autres Aurantiacées, dans l'Oxalide (fig. 218), la Lysimaque, la Passiflore, dans certaines Papilionacées (Cytise, Genêt, Lupin, etc.). Quelquefois la conerescence ne porte que sur une partie des étamines, les autres demeurent indépendantes. Ainsi dans beaucoup de Papilionacées (Fève, Pois, Trèfle, Robinier, fig. 219, etc.), l'étamine postérieure demeure libre pendant que les neuf autres unissent leurs filets en un tube fendu en arrière. Dans les Fumariacées, les trois étamines de chaque côté sont conerescentes entre elles; mais les deux groupes ainsi formés demeurent séparés. Les huit étamines du *Polygala* s'unissent de même, de chaque côté de la fleur, en deux groupes de quatre (fig. 220).

Concrecence de l'androcée avec la corolle et avec le calice. — Les jeunes étamines se trouvant à leur base plus rapprochées des pétales ou des sépales qu'elles ne le sont entre elles, la communauté de croissance s'établit bien plus fréquemment entre l'androcée et la corolle, et même entre l'androcée et le calice, qu'entre les étamines dans l'androcée.

C'est ainsi que dans la Jacinthe des bois (*Endymion nutans*), les trois étamines du verticille externe sont unies aux trois sépales auxquels elles sont superposées et les trois étamines du verticille interne aux trois pétales au-dessus desquels elles se forment, sans que cependant ces sépales et ces pétales soient unis entre eux. Cette union des sépales avec les pétales vient s'ajouter à la précédente dans beaucoup de Liliacées (*Hyacinthus*, *Muscari*, etc.) et d'Asparaginées (*Convallaria*, *Asparagus*, etc.). Alors, sur les cinq verticilles ternaires qui composent la fleur, la concrecence en a envahi quatre; seul le pistil est demeuré indépendant. Il en est de même dans les Rhamnées (fig. 221). Amygdalées, Spiréacées (fig. 222). Fragariées (fig. 225), dans l'*Escholtzia*, etc. Calice, corolle, androcée y sont unis dans leur région inférieure en une coupe plus ou moins profonde, sur les bords de laquelle ces trois formations paraissent insérées, et au fond de laquelle se dresse le pistil. Cette concrecence des trois formations externes peut se produire à deux degrés: n'intéresser que le parenchyme en conservant à chaque feuille sa nervation indépendante, comme dans la Jacinthe et l'Asperge; ou s'étendre jusqu'aux nervures qui, réunies dans la partie inférieure du tube, ne se dégagent que peu à peu vers son bord supérieur, comme dans le Nerprun, la Spirée, l'Amandier.

Quand les pétales sont concrecents entre eux, la communauté de croissance envahit presque toujours en même temps les bases des étamines voisines, et



Fig. 221. — Section longitudinale de la fleur du Nerprun (*Rhamnus Frangula*) montrant le pistil libre au fond d'une coupe formée par la concrecence des trois verticilles externes. a. nectaire.



Fig. 222. — Fleur de Gousson (*Brayna anthelmintica*); a, entière; b, coupée en long et montrant les carpelles libres au fond de la coupe de concrecence.

l'androcée est concrecent avec la corolle. En d'autres termes, quand la corolle est gamopétale, les étamines sont unies à la corolle de manière à paraître insérées sur elle (fig. 195). Cette règle ne souffre qu'un petit nombre d'exceptions (Éricacées, Campanulacées).

Si le périanthe est simple, c'est avec le calice seul que les étamines peuvent s'unir ainsi. Cette concrecence des sépales et des étamines a lieu, par exemple, dans les Protéacées (*Manglesia*, fig. 224 B, *Grevillea*, etc.) où les étamines sont

superposées aux sépales libres, ainsi que dans les Thymélées et les Éléagnées où elles alternent avec les sépales du calice gamosépale.



Fig. 225. — Section longitudinale d'une jeune fleur de *Geum rivale*. *t*, calice; *c*, corolle; *a. a.*, jeunes étamines; *y*, coupe provenant de la conerescence des trois formations externes; *x*, réceptacle portant les carpelles (Sachs).

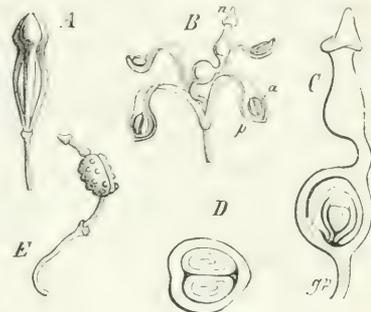


Fig. 224. — Fleur de *Manglesia glabrata*. *A*, avant l'épanouissement; *B*, épanouie; *a*, anthère insérée sur le sépale *p*; *C*, le pistil porté sur un pédicèle *gp*; *D*, section transversale de l'ovaire; *E*, le fruit mûr sur son pédicèle (Sachs).

La conerescence des étamines avec la corolle seule ou avec le calice seul peut ne porter que sur le parenchyme, les nervures restant distinctes; c'est ce qui a lieu d'ordinaire quand les étamines alternent, comme d'habitude, avec les pétales ou les sépales. Mais elle peut aussi intéresser les nervures, qui se confondent dans le tube et ne se séparent que plus haut; c'est ce qui se produit souvent quand les étamines sont superposées aux pétales (Primulacées, Plombaginées, etc.) ou aux sépales (Protéacées).

Adhérence des étamines. — Il ne faut pas confondre l'union par communauté de croissance dont il vient d'être question, avec l'adhérence que les étamines contractent

parfois en se rapprochant et s'accolant latéralement dans le verticille qu'elles forment. Ces étamines adhérentes peuvent toujours se décoller facilement sans aucune déchirure. L'adhérence a lieu généralement par les parties les plus larges, c'est-à-dire par les anthères; les étamines sont dites alors *synanthérées*. Déjà les cinq anthères de la Violette s'accolent un peu; l'adhérence est plus forte dans celles de la Balsamine; elle atteint son plus haut degré dans les cinq anthères des Composées qui sont unies en un tube traversé par le style (fig. 225). Cette particularité, commune à tous les genres de cette famille, lui a fait donner quelquefois le nom de *Synanthérées*.



Fig. 225.



Fig. 226.

Si l'anthère n'est pas plus large que le filet, l'adhérence peut se produire à la fois tout le long de l'étamine, comme on le voit par exemple dans le *Lobelia* (fig. 226).

Ramification des étamines. — L'étamine se ramifie souvent, et cela de deux manières différentes. Tantôt les branches émanées du filet se comportent autrement que lui et ne portent pas de sacs polliniques. Tantôt, au contraire, chaque branche, se comportant comme l'étamine principale, se compose d'un filet terminé par un petit limbe et celui-ci porte tout autant de sacs pollini-

ques que l'anthère principale. Dans le premier cas, on a simplement affaire à une étamine portant divers appendices; la ramification est hétérogène. Dans le second, on a réellement devant soi une étamine composée: la ramification est homogène.

Ramification hétérogène. Étamines appendiculées. — L'étamine peut former des appendices sur son filet en se ramifiant dans son plan. Ainsi dans certains *Allium* et *Ornithogalum* le filet produit, à sa base et de chaque côté, des expansions membraneuses qui ressemblent à des stipules. Dans le *Mahonia*, il forme au-dessous de l'anthère et de chaque côté un prolongement (fig. 227). Dans les étamines concrescentes des *Achyranthes*, *Alternanthera*, *Melia*, les appendices latéraux des filets, unis deux par deux, forment au bord du tube staminal autant de lobes alternes avec les anthères. Ailleurs, le filet produit d'un côté seulement une dent située vers la base (Romarin), ou au milieu (*Crambe*), ou vers le sommet (Brunelle).

Le filet peut se ramifier aussi perpendiculairement à son plan, c'est-à-dire d'avant en arrière, en formant, ici sur sa face dorsale, là sur sa face ventrale des appendices de nature ligulaire. Ainsi les deux étamines postérieures de la Violette portent sur leur face dorsale, au point de jonction du filet et du limbe, chacune un long appendice descendant en forme de queue qui s'enfonce dans l'éperon du pétale postérieur. Dans la Bourrache, il se fait sous l'anthère au dos du filet un prolongement ascendant en forme de corne. Dans les Asclépiadées le filet produit, également sur sa face dorsale, un appendice replié en forme de capuchon. Dans le *Simarouba*, c'est une languette (fig. 228), dans l'*Alyssum montanum*, ce sont des franges qui se détachent, au contraire, de sa face ventrale.

Ramification homogène. Étamines composées. — La ramification homogène qui conduit à la formation d'une étamine composée est quelquefois latérale. De chaque côté du filet principal se détachent à droite et à gauche dans un même plan des filets secondaires terminés comme le premier par une anthère. La feuille staminale est alors composée pennée, comme chez les Myrtacées dans le *Calothamnus* (fig. 229).

Mais parfois aussi cette ramification est terminale et s'opère par dichotomie. Dans le Ricin, par exemple, chaque étamine apparaît sur le réceptacle floral comme un mamelon simple, qui produit plus tard par une bipartition plusieurs fois répétée un nombre de plus en plus grand de nouveaux mamelons. Toutes ces protubérances se développent ensuite par voie de croissance intercalaire en un filet plusieurs fois

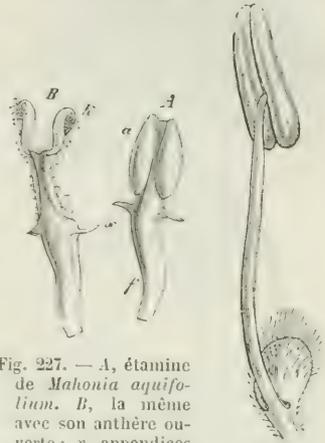


Fig. 227. — A, étamine de *Mahonia aquifolium*. B, la même avec son anthère ouverte; x, appendices du filet f (Sachs).

Fig. 228.



Fig. 229. — Section longitudinale de la fleur du *Calothamnus*: s, calice; p, corolle; st, les étamines ramifiées dans un plan; f, ovaire; g, style (Sachs).

dichotome dont les dernières branches portent à leurs extrémités libres autant d'anthers à quatre sacs polliniques (fig. 250).

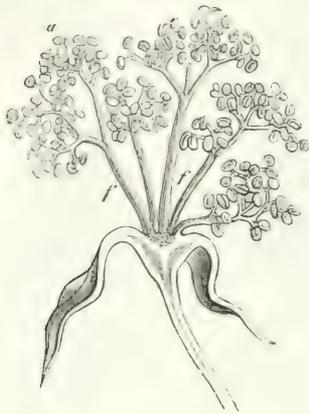


Fig. 250. — Portion d'une fleur mâle de Ricin (*Ricinus communis*) coupée en long. *f, f*, les filets primaires des étamines, plusieurs fois ramifiés en dichotomie; *a*, les anthères portées par les dernières branches (Sachs).

Dans les Hypericinées, après la formation des jeunes pétales, il s'échappe de la périphérie du réceptacle trois (*Hypericum*) ou cinq (*Androsamum*) larges et fortes prééminences qui sont autant d'étamines (fig. 251). Elles développent bientôt chacune progressivement, du sommet à la base, un assez grand nombre de petits mamelons arrondis. Ces mamelons deviennent plus tard autant de filets terminés chacun par une anthère, et qui viennent tous se réunir à la base dans la protubérance commune dont ils ne sont que des branches. Ici, et dans d'autres cas analogues, le tronc commun et primordial de chaque feuille staminale, le pétiole commun de chaque étamine composée, demeure fort court, tandis que les branches ou pétioles secondaires s'allongent fortement. En un mot la ramification a lieu en une ombelle sessile, tandis que

dans le *Calothamnus* elle se fait en grappe. Il en résulte pour chaque feuille

staminale l'apparence d'un faisceau d'étamines indépendantes, insérées côte à côte sur le réceptacle. La vraie nature de ces étamines ne peut être mise en évidence que par l'étude du développement, comme on vient de le voir, ou par celle de la structure intérieure, comme on le verra plus tard. Dans certaines Myrtacées (*Melaleuca*, etc.) l'ombelle est au contraire portée au sommet d'un long filet primaire (fig. 252).

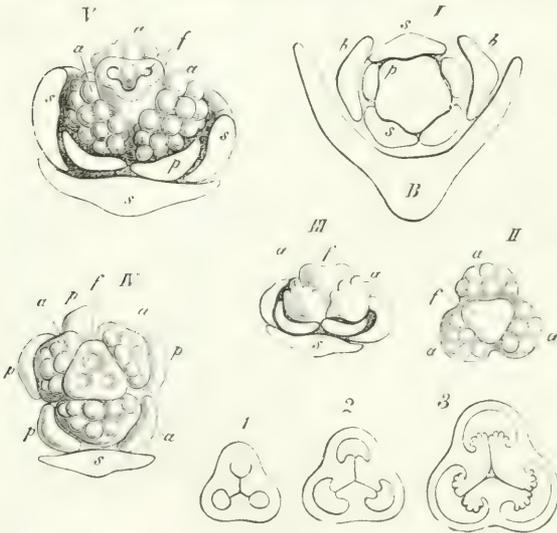


Fig. 251. — Développement de la fleur du Millepertuis (*Hypericum perforatum*). *I*, jeune bouton, à l'aisselle de sa bractée mère *B*, avec ses deux bractées latérales *bb*; *p*, première indication des pétales. — *II*, région médiane d'un bouton un peu plus âgé; *f*, début du pistil; *aaa*, les trois étamines avec les protubérances qui sont les origines de leurs branches. — *III*, un bouton d'environ même âge que *II*, mais vu de côté; *s*, sépales; *aa*, étamines; *f*, pistil. — *IV* et *V*, boutons plus avancés; mêmes lettres. — *1*, *2*, *3*, coupes transversales de l'ovaire, à divers degrés de développement (Sachs).

fiées et chacun des nombreux filets dérivés se termine par une anthère à quatre

sacs polliniques. Dans les Malvacées, les choses se passent comme dans le Tilleul et dans l'Euphorbe, à deux différences près (fig. 255). D'abord, il y a concrescence latérale des cinq feuilles staminales; il en résulte un tube entourant complètement le pistil. Sur la face externe de ce tube s'insèrent, verticales et parallèles entre elles, cinq doubles rangées de longs filets. Ensuite, et c'est la seconde différence, ces filets se bifurquent et chacune de leurs branches se termine par un petit limbe ne portant que deux sacs polliniques, par ce qu'on peut appeler une demi-anthère. La concrescence des étamines dans les Malvacées envahit en outre les parties inférieures des cinq pétales, de manière à unir entre eux à la base la corolle et l'androcée.

Les branches de ces étamines ramifiées se développent, tantôt de la base au sommet, suivant le mode basifuge (*Callistemon*), tantôt du sommet à la base, suivant le mode basipète (*Tilia*, *Sparmannia*). Une pareille différence a été signalée, on s'en souvient, dans la formation des folioles d'une feuille composée.

Dans tous ces exemples d'étamines composées, chaque feuille staminale porte en réalité un nombre considérable et indéterminé de sacs polliniques, en quoi elle ressemble à l'étamine simple du Gui et des Cycadées; seulement, ces sacs sont groupés ici quatre par quatre, ou deux par deux, sur chaque foliole de la feuille composée.

Ailleurs la ramification, plus restreinte, s'arrête à la formation d'un nombre déterminé de branches. Ainsi dans les Fumariacées, par exemple, chacune des deux étamines se trifurque à sa base et dans son plan. Le filet médian porte une anthère ordinaire avec quatre sacs polliniques; les deux filets latéraux, qui sont comme les stipules de la feuille staminale, se terminent chacun par deux sacs polliniques, c'est-à-dire par une demi-anthère. D'une étamine à l'autre ces filets stipulaires s'unissent vers le haut, dans l'*Hypocoum*, de manière à porter deux anthères complètes, disposées en croix avec les anthères médianes.

Une ramification semblable, mais réduite à une simple bifurcation à la base, paraît s'opérer chez les Crucifères, où les étamines antéro-postérieures sont remplacées chacune par deux filets terminés par une anthère à quatre sacs (fig. 192).



Fig. 252. — Étamines ramifiées en ombelle du *Melaleuca hypericifolia*.

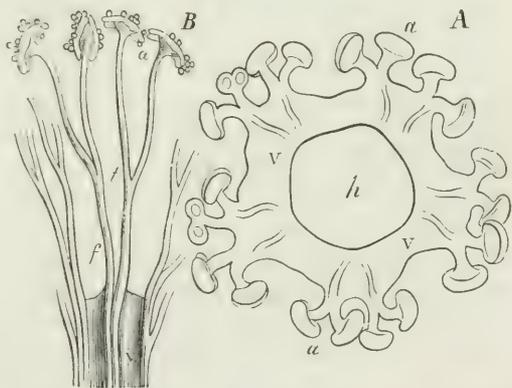


Fig. 253. — *Althæa rosea*. A, section transversale à travers le jeune androcée tubuleux; B, une portion du tube d'un androcée mûr, montrant quelques-uns des filets bisériés, bifurqués en *t*; *h*, cavité du tube remplie par le pistil; *v*, parenchyme concrescent; *a*, anthères à deux sacs polliniques ouverts en B (Sachs).

Préfloraison de l'androcée. — Les étamines ne se recouvrent ordinairement pas dans le bouton, et par suite leur préfloraison est presque toujours valvaire. Quand elles s'allongent plus que les feuilles du périanthe, elles se plient en deux dans la longueur de façon que les anthères se trouvent rejetées vers le bas. Il en est ainsi dans les Myrtacées. Chez certaines Mélastomacées, les dix étamines ainsi repliées viennent loger leurs anthères dans autant de cavités creusées dans le réceptacle tout autour du pistil. Les étamines de l'Ortie et de la Pariétaire ont aussi leurs filets repliés dans le bouton.

Épanouissement de l'androcée. Nutation et mouvements spontanés des étamines. — Après l'épanouissement successif du calice et de la corolle, les étamines sont mises à découvert. Alors si, elles s'étaient allongées davantage sur

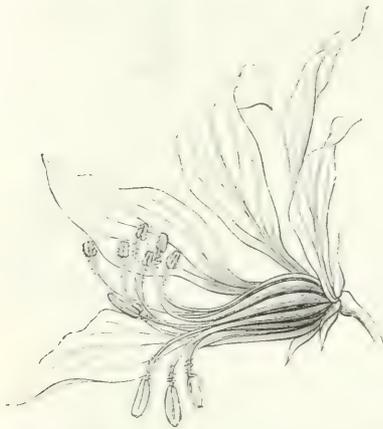


Fig. 254. — Mouvement spontané des étamines de la Fraxinelle (*Dictamnus Fraxinella*). Les filets pourvus d'anthères encore fermées sont infléchis par le bas; ceux qui portent des anthères ouvertes se sont recourbés vers le haut (Sachs).

la face externe de manière à se recourber ou à se replier vers l'intérieur dans le bouton, elles s'accroissent davantage sur la face interne, se redressent et se déploient en se rejetant en dehors. C'est un mouvement d'épinastie ou de nutation, d'autant plus marqué que le filet est plus long. Quelquefois, comme dans l'Ortie et la Pariétaire, les étamines ployées dans le bouton se redressent brusquement et s'épanouissent avec élasticité en projetant leur pollen tout autour.

Chez certaines plantes les étamines, après qu'elles ont achevé leur croissance, se montrent encore pourvues de mouvements spontanés. Ainsi dans la Parnassie elles courbent successivement leurs filets vers l'intérieur jusqu'à venir appliquer leurs anthères sur le stigmate. Il en est de même dans la Fraxinelle (fig. 254),

dans la Capucine et aussi dans les *Geranium*, *Ruta*, *Sacrifraga*, *Kalmia*, etc.

Avortement des étamines. Staminodes. — Quand l'androcée est irrégulier, mais complet, certaines étamines se développent moins que les autres. L'étamine postérieure de la Molène (*Verbascum*) et de la Vipérine (*Echium vulgare*), par exemple, demeure plus petite que les quatre autres. Ce moindre développement est un premier pas vers l'avortement. Ailleurs, en effet, l'une des étamines de l'androcée avorte dans son anthère et ne développe que son filet plus ou moins déformé. Il en est ainsi dans les Musacées, où des six étamines l'antérieure avorte et est représentée par une écaille, et dans certaines Gesnériacées (*Columnnea*) où des cinq étamines la postérieure avorte et se réduit à un corps nectarifère. Des deux étamines opposées du *Lopezia*, l'une avorte et est remplacée par une lame pétaloïde échancrée. Dans les Zingibéracées, sur les six étamines l'antérieure seule se développe complètement, les cinq autres, réduites à leurs filets élargis et concrets, forment ensemble une grande lame pétaloïde dont l'éclat s'ajoute à celui du périanthe. Dans les Cannées, toutes les étamines

moins une sont aussi remplacées par des lames pétaloïdes séparées, mais en outre l'étamine restante elle-même a transformé la moitié de son anthère en une lame pétaloïde et n'a conservé que deux sacs polliniques sur l'un de ses bords. Des six étamines de l'androcée, il n'en reste donc ici que la moitié d'une.

Quand l'androcée est régulier et comprend soit plusieurs verticilles, soit une spirale à nombreux éléments, il arrive parfois que toutes les étamines d'un verticille ou d'un cycle ne forment pas d'anthères, et se réduisent à leurs filets. Il en est ainsi, par exemple, dans les *Erodium*, où des dix étamines fertiles que l'on rencontre dans le genre voisin *Geranium*, il n'en subsiste que cinq complètes, les cinq autres étant réduites à leurs filets. Dans l'Ancolie, les cinq étamines du cycle le plus intérieur n'ont pas d'anthères et sont représentées par autant de lames pétaloïdes. De même dans la Pivoine en arbre (*Paeonia Moutan*), les étamines du dernier cycle, réduites à leurs filets élargis et concrecents, forment un sac coloré qui enveloppe tout le pistil. De même encore dans le *Tilia americana*, la branche interne de chacune des cinq étamines composées avorte comme telle et se développe en une lame pétaloïde : d'où cinq lames qui entourent le pistil. Ailleurs ce sont les étamines du rang externe qui avortent comme telles, en se réduisant à leurs filets (*Sparmannia*), ou en se développant en lames pétaloïdes (Ficoïde).

On donne le nom de *staminodes* à ces étamines où les sacs polliniques ont avorté et où le filet et le limbe ont subi en même temps une déformation, tantôt pour diminuer, tantôt au contraire pour augmenter de grandeur.

Ce n'est là toutefois qu'un avortement partiel, puisque l'étamine ne cesse pas d'être représentée de quelque façon dans le plan de la fleur. Ailleurs l'avortement est total. Ainsi dans les Labiées et les Scrophularinées, l'étamine postérieure, déjà plus courte que les autres dans la Vipérine et la Molène, la même qui se réduit à un staminode nectarifère dans le *Columnea*, avorte d'ordinaire complètement et sans laisser de tracé. Bien plus, elle ne se développe même pas, et une place vide témoigne seule de son existence dans le plan idéal de la fleur. Dans le Romarin chez les Labiées, dans la Véronique chez les Scrophularinées, l'avortement va plus loin : il porte sur trois étamines et n'en laisse subsister que deux. Enfin dans la Sauge, les deux étamines qui restent ne développent normalement que la moitié de leur anthère ; l'autre moitié se dilate en une expansion stérile. Un avortement semblable a lieu dans le *Centradenia* (fig. 197). Dans les Orchidées, sur six étamines il en avorte à des degrés divers ordinairement cinq.

Absence de l'androcée. — L'androcée avorte quelquefois tout entier dans la fleur, en y laissant toutefois des traces reconnaissables de son existence. La fleur devient alors femelle par avortement, comme on le voit nettement dans les Cucurbitacées, par exemple.

Dans d'autres fleurs femelles, au contraire (Conifères, Chêne, Noyer, etc.), l'androcée n'apparaît réellement pas et rien n'autorise à y admettre l'hypothèse d'un avortement. Il est absent, et la fleur est femelle par essence.

§ 6

Le pistil.

Forme des carpelles. — Le carpelle est ordinairement, comme on sait, une feuille sessile formée de trois parties. Son limbe élargi porte les ovules sur ses bords renflés; c'est l'ovaire. Il prolonge sa côte médiane en un filament qui est le style, et le style à son tour se termine par une languette ou un renflement couvert de papilles, qui est le stigmate. Le carpelle peut être ouvert comme dans les Conifères, la Violette, le Réséda, l'Orchis, etc. Il est le plus souvent fermé par le rapprochement et la soudure de ses bords recourbés vers l'intérieur. Cette fermeture a lieu à divers degrés : tantôt seulement dans la partie inférieure de l'ovaire, ordinairement dans toute la longueur de l'ovaire, parfois jusque dans le style et même jusqu'au sommet du style enroulé en cylindre. Parfois le carpelle est plus ou moins longuement pétiolé (*Eranthis*, *Colutea*, *Manglesia*, fig. 224, etc.).

Si tous les carpelles du verticille pistillaire ont même forme et même grandeur, comme dans les *Crassula*, *Butomus*, etc., ou si, étant de forme et de dimension différentes, ils alternent régulièrement comme dans la Symphorine (*Symphoricarpus racemosus*), le pistil est symétrique par rapport à l'axe de la fleur; il est régulier. Si, au contraire, certains carpelles se développent plus que les autres, ou se développent seuls les autres avortant, le pistil n'est symétrique que par rapport à un plan, qui est généralement antéro-postérieur; il est irrégulier. Il en est ainsi, par exemple, dans les Légumineuses et les Amygdalées, où des cinq carpelles le postérieur seul se développe, dans les Berbéridées, les Graminées, les Conifères, etc., où le pistil se réduit à un carpelle unique. Étudions maintenant de près chacune des trois parties constitutives du carpelle.

Ovaire. — L'ovaire possède une nervure médiane et deux nervures marginales ordinairement plus fortes que la première; ces nervures se ramifient dans le limbe et leurs branches anastomosées y forment un réseau. En outre les nervures marginales envoient latéralement une branche dans chaque ovule. Le parenchyme de l'ovaire contient fréquemment de la chlorophylle, et ses deux surfaces externe et interne sont souvent hérissées de poils et munies de stomates.

Le bord renflé, qui forme le placenta, porte parfois une seule rangée d'ovules qui correspondent à une série de dents ou de lobes de la feuille (*Cycas*, Pivoine, Liliacées, Légumineuses, fig. 255, etc.). Souvent le bord s'épaissit sur une plus grande largeur et produit des ovules plus nombreux, disposés sur plusieurs rangées ou sans ordre (Orchidées, Cucurbitacées, Saxifrage, fig. 256, Pyrole, fig. 257, etc.). Quand les ovules sont ainsi attachés au bord extrême ou du moins concentrés vers ce bord, on peut dire que la placentation est marginale. C'est le cas ordinaire. Mais parfois ils envahissent une beaucoup plus grande étendue de la face supérieure du carpelle, et la région médiane seule en est dépourvue, comme dans le Pavot; ou bien ils s'attachent sur toute la face supérieure de la feuille, jusqu'au voisinage même de la nervure médiane, comme dans les *Nym-*

phaea, *Butomus* (fig. 258), *Akebia*, etc. Alors les bords du carpelle ne se renflent pas et la placentation est *diffuse*; on la dit aussi *réticulée*, parce que les ovules, tirant toujours leur origine des nervures du limbe, se disposent en réseau comme ces nervures elles-mêmes. Enfin il arrive que la nervure médiane seule porte les

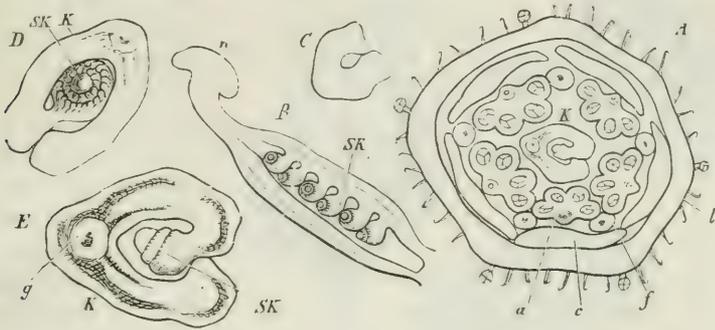


Fig. 255. — Haricot (*Phaseolus vulgaris*). A, section transversale du bouton; *l*, tube calicinal; *c*, corolle; *f*, filets des étamines externes; *a*, anthères des étamines internes; *k*, carpelle. B, section longitudinale du carpelle avec l'un de ses rangs d'ovules marginaux *sk* et son stigmate *n*. C, D, E, sections transversales du carpelle à divers âges; *g*, sa nervure médiane (Sachs).

ovules, tout le reste de la feuille en étant dépourvu. La placentation est alors *médiane*, comme dans les Cactées et la Ficoïde, le *Kibessia*, etc. Dans les Conifères les ovules sont portés sur la face dorsale des carpelles largement ouverts :

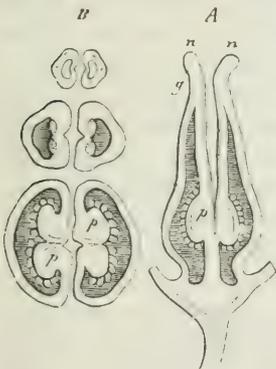


Fig. 256. — Pistil du *Saxifraga cordifolia*. A, section longitudinale; *p*, placenta; *g*, style; *n*, stigmate. B, section transversale à diverses hauteurs (Sachs).

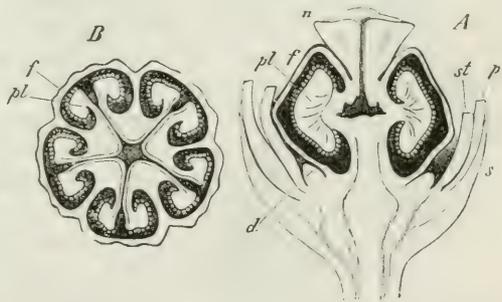


Fig. 257. — Pistil du *Pyrola umbellata*. A, section longitudinale; *s*, sépales; *p*, pétales; *st*, filets des étamines; *f*, ovaire; *n*, stigmates; *d*, nectaires. B, section transversale de l'ovaire dont *f* est la paroi et *pl* les placentas (Sachs).

à la base (Cyprés), vers le milieu (Pin, Sapin) (fig. 259), ou près du sommet (*Araucaria*, *Ginkgo*).

Revenons maintenant à la placentation marginale, qui est le mode ordinaire. Le bord n'est pas toujours chargé d'ovules dans toute la longueur de l'ovaire. Assez souvent il n'en porte qu'un petit nombre à sa base, ou à son milieu, ou à son sommet. Les ovules sont nécessairement *dressés* dans le premier cas (*Arum*,

Tamarix, etc.), *renversés* dans le dernier (*Acorus*, *Hippuris*). Dans le second, ils sont, suivant les plantes, *ascendants*, *horizontaux* ou *pendants*. Le bord du carpelle ne s'épaissit alors qu'au point même où il porte les ovules. Le nombre

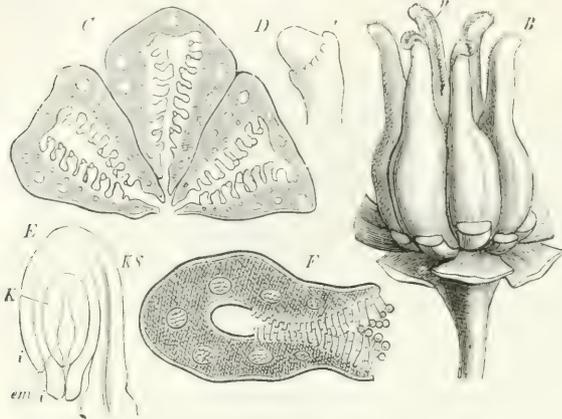


Fig. 258. — Junc-fleuri (*Butomus umbellatus*). B, le pistil formé de six carpelles libres, après enlèvement du périanthe et de l'androcée. C, section transversale à travers trois de ces carpelles; leur surface interne est toute garnie d'ovules. D, un jeune ovule; i, tégument. E, un ovule adulte; i, i', les deux téguments; k, le nucelle. F, section transversale d'un carpelle, dans sa région stigmatique; aux poils du stigmate pendent des grains de pollen Sachs).

des ovules du carpelle peut se réduire ainsi à un seul pour chaque bord; le carpelle est *biovulé* (Poirier, Vigne, etc.). Il arrive aussi que l'un des bords ne produit pas d'ovule, et que l'autre en porte un seul; le carpelle est *uniovulé* (Capucine, Euphorbiacées, Umbellifères, Éléagnées, fig. 240, Graminées, etc.).

Enfin il entre parfois, dans la composition du pistil, des carpelles de deux sortes : tantôt les uns sont pluriovulés et les autres uniovulés, comme dans la Symphorine; bien

plus souvent les uns sont ovulifères, fertiles, les autres dépourvus d'ovules, stériles. Ainsi, des deux carpelles qui forment le pistil des Composées, l'un est stérile, l'autre ne porte qu'un ovule dressé à la base de l'un de ses bords; le pistil tout entier est uniovulé. Avec trois carpelles dont deux demeurent stériles, le pistil de la Betterave, de l'Oseille, etc., est également uniovulé. Avec cinq carpelles dont quatre demeurent stériles, le pistil des Plombaginées ne contient aussi qu'un seul ovule.

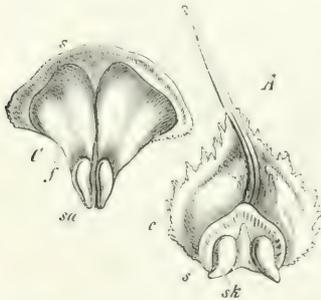


Fig. 259. — Fleur femelle de Sapin (*Abies pectinata*). A, à l'aisselle d'une bractée c, le carpelle ouvert s porte vers son milieu deux ovules pendants sk; C, fruit.

Considérons maintenant la disposition des ovules, non plus par rapport au carpelle lui-même, mais par rapport à l'axe de la fleur. Si le carpelle s'est fermé en reployant ses bords ovulifères d'abord en dedans, pour les réfléchir ensuite en dehors, le placenta double de chaque carpelle se trouve rapproché de l'axe de la fleur; la placentation est *axile* (Légumineuses (fig. 255), Rosacées, Saxifrage (fig. 256), Pyrole (fig. 257), etc.). Elle est au contraire *pariétale* si le carpelle demeure ouvert (Papavéracées, Crucifères), ou si, étant fermé, il porte les ovules non sur ses bords, mais sur sa nervure médiane, comme dans la Ficoïde et le *Kibessia*. La placentation peut encore devenir pariétale dans un carpelle fermé, parce que les bords ovulifères, en se réfléchissant vers l'extérieur dans la cavité ovarienne, se développent tellement qu'ils

viennent heurter la paroi externe pour se réfléchir ensuite de nouveau vers l'intérieur; c'est ce qui arrive dans les Cucurbitacées.

Quand l'ovaire du carpelle est clos, il arrive parfois qu'il se subdivise par des cloisons longitudinales ou transversales en un certain nombre de logettes. Ainsi l'ovaire de l'Astragale, du Datura, du Lin, se divise en deux par une cloison longitudinale qui, partant de la nervure médiane, se dirige en dedans vers la suture des deux bords placentaires et s'y unit. Ainsi encore l'ovaire des Casses du sous-genre *Cathartocarpus*, se divise par un grand nombre de cloisons transversales en logettes superposées, contenant chacune un ovule.

Ce serait ici le lieu de compléter l'étude de l'ovaire par celle des ovules qu'il produit et porte, mais le sujet exigeant quelque développement, il sera préférable de le traiter seulement un peu plus tard, après avoir examiné les autres parties du carpelle et les rapports des carpelles entre eux dans le pistil.

Style. — Le style est le prolongement grêle de l'ovaire et reçoit la continuation de sa nervure médiane. Il est souvent très long, atteignant jusqu'à 20 centimètres de longueur (Colchique, Crocus, etc.), parfois très court comme dans les Crucifères, le Réséda, le Pavot, la Renoncule (fig. 241), la Tulipe, la Vigne, etc.; il n'apparaît alors que comme un simple étranglement entre l'ovaire et le stigmate; le stigmate est dit sessile sur l'ovaire. Le style porte quelquefois sur sa face externe des poils où viennent s'attacher les grains de pollen échappés des anthères; on les nomme *poils collecteurs* (Composées, Campanulacées). Quand il est replié en gouttière ou en tube, sa face interne porte aussi quelquefois des poils courts et serrés qui sécrètent un liquide visqueux (Orchidées, etc.).

Si le carpelle est ouvert, le style est plan ou creusé en gouttière (Violette, etc.). Si le carpelle est fermé, le style participe souvent au repliement de l'ovaire et devient un tube creux dont le canal continue la cavité ovarienne pour s'ouvrir en haut à la base du stigmate, comme dans les Papilionacées, le *Butomus* (fig. 258, F), etc. Mais fréquemment aussi, il ne se replie en tube que dans sa région inférieure et se creuse seulement en gouttière dans le reste, comme on le voit dans les Renonculacées, par exemple. Ailleurs il ne se replie pas du tout et demeure plein depuis son insertion sur la cavité ovarienne (Maïs, Ronce, Protéacées, etc.).

Quand l'ovaire est fermé, le style, qui en est toujours le prolongement direct, peut cependant se trouver rejeté sur le côté axile de la cavité, de manière à paraître inséré latéralement en son milieu (Potentille, fig. 242, A) ou même à sa base (Fraisier.

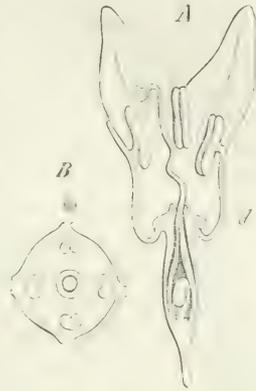


Fig. 240. — Fleur d'*Eleagnus fusca*. A, section longitudinale, montrant le carpelle muni d'un seul ovule dressé; d, nectaire. B, diagramme (Sachs).



Fig. 241. — Carpelle de *Ranunculus bulbosus*; a, ovaire; b, stigmate sessile.

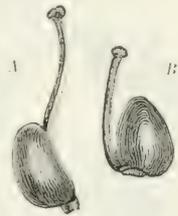


Fig. 242. — A, carpelle de Potentille, à style latéral. B, carpelle d'Alchémille, à style gynobasique.

Alchimille, fig. 242, B, etc.). Cela tient à ce que le carpelle, ayant accru plus fortement la région dorsale de son ovaire, s'est considérablement bombé en dehors. Le style est dit alors *latéral* dans le premier cas, *gynobasique* dans le second.

Stigmate. — Le stigmate forme ordinairement à l'extrémité du style une languette ou un renflement. Il est couvert de poils délicats ou de courtes papilles et enduit d'un liquide visqueux. Il s'allonge quelquefois en forme de pinceau ou de plume, comme dans le Lin (fig. 245) et dans les Graminées. Ou bien au contraire il se renfle fortement en tête, comme dans les Apocynées, les Asclépiadées, la Rhubarbe (fig. 244). Quand le style est creux, le stigmate est comme l'épanouissement extérieur du canal styloïde (fig. 245).

Dans les Gymnospermes, le style et le stigmate manquent à la fois et le carpelle se réduit à un ovaire (fig. 259).

Origine et croissance des carpelles. — Quand le pistil est verticillé, les carpelles naissent tous à la fois sur le réceptacle au-dessus des jeunes étamines. Quand il est spiralé, les carpelles, dont il y a souvent alors un nombre indéfini comme dans la Renoncule, le Magnolier, etc., apparaissent progressivement de bas en haut dans l'ordre de leurs divergences.

Le carpelle est toujours au début un mamelon, bientôt élargi à la base en forme de petite feuille. La partie inférieure élargie va produire l'ovaire; la partie supérieure donnera le style et le stigmate. En grandissant, tantôt la région inférieure demeure légèrement concave et les bords se renflent sur place pour produire les ovules; le carpelle est ouvert et la placentation pariétale (Violette, Passiflore, etc.) Tantôt au contraire, les bords se replient rapidement vers l'intérieur, se rencontrent, se soudent dans toute leur longueur, puis se gonflent pour porter les ovules; le carpelle est fermé et la placentation axile (Haricot, Ancolie, Spirée, etc.).

Dans un carpelle clos, l'ovaire peut se former d'une manière un peu différente. Si les bords du mamelon, de très bonne heure repliés et soudés en forme de bourrelet, sont frappés d'une croissance intercalaire à la base, il y aura conerescence, l'ovaire apparaîtra comme un sac clos dès l'origine, surmonté par le style et le stigmate (Berbérifées, Tétragonifées, etc.). Entre la production d'un ovaire clos par soudure des bords carpellaires et sa formation par conerescence de ces mêmes bords, différence qui est due simplement à une localisation différente de la croissance intercalaire, il y a bien des intermédiaires. Parfois, en effet, l'ovaire est formé, dans sa région supérieure par le rapprochement et la soudure des deux bords capellaires d'abord distincts, et dans sa région inférieure par un sac résultant de la conerescence de ces bords (Rutacées, etc.).



Fig. 245.

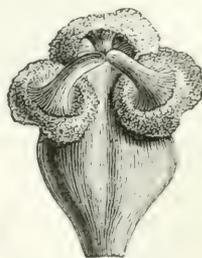


Fig. 244.

Quand la croissance intercalaire qui donne aux carpelles leur dimension définitive et qui s'y localise différemment suivant les cas, comme il vient d'être dit, s'opère séparément dans chacun d'eux, ils demeurent distincts; le pistil est *dialycarpelle*. Si chaque carpelle est ouvert, les ovules ne sont abrités dans

est *dialycarpelle*. Si chaque carpelle est ouvert, les ovules ne sont abrités dans

aucune cavité close ; après l'épanouissement de la fleur ils sont exposés au contact direct de l'air extérieur (Conifères, fig. 259, Cycadées). Si chaque carpelle est fermé, les ovules sont protégés par une cavité close produite par la feuille même qui les porte (Pivoine, Spirée, Haricot (fig. 255), Saxifrage (fig. 256), Jonc-fleuri (fig. 258, etc.).

Mais si l'on réfléchit que les carpelles sont des feuilles à base élargie, insérées autour du sommet du réceptacle sur une circonférence très étroite, on comprend que cette grande proximité favorise singulièrement chez eux la communauté de croissance intercalaire. Aussi la concrescence des feuilles est-elle plus fréquente dans le pistil que dans n'importe quel autre verticille floral. Quand elle a lieu, le pistil est *gamocarpelle* (Liliacées, Solanées, etc.). Étudions les divers degrés de cette concrescence et les divers aspects qui en résultent pour le pistil.

Divers degrés de concrescence des carpelles. — Suivant l'époque du développement où elle s'introduit, l'union des carpelles se manifeste à des degrés divers. Quelquefois c'est

seulement dans la partie inférieure des régions ovariennes, comme dans le Colchique et certains Saxifrages (fig. 256), mais ordinairement c'est au moins dans toute l'étendue des ovaires. Il en résulte un ovaire composé, au sommet duquel se détachent autant de styles qu'il entre d'ovaires simples dans sa constitution (Caryophyllées, Ricin, Passiflore, Lin (fig. 245), Rhubarbe (fig. 244), etc.). Souvent l'union envahit aussi la partie inférieure des styles, et

l'ovaire composé se prolonge en un style également composé, qui se divise plus haut en autant de branches qu'il y a de carpelles au pistil (Iris, Capucine, Sa-

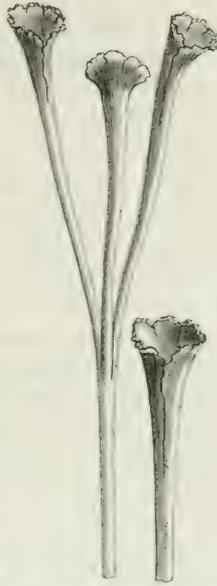


Fig. 245. — Les trois styles du Safran (*Crocus sativus*), enroulés en cylindre, libres en haut, concrescents en bas.



Fig. 246. — Pistil du *Polmonium caruleum*.



Fig. 247. — Pistil de Liliacée.

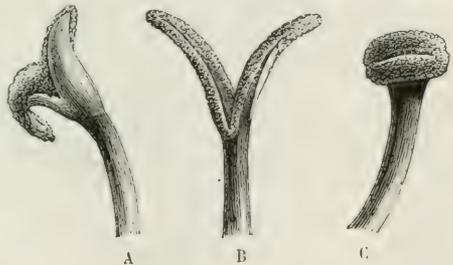


Fig. 248.

fran, fig. 245, etc.). Dans l'Iris les trois styles, une fois séparés, s'étalent en lames

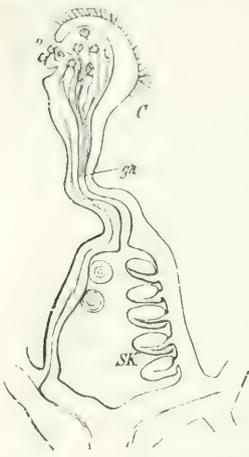


Fig. 249. — Section longitudinale du pistil de la Pensée (*Viola tricolor*). C, le stigmate composé, renflé en tête; gk, le canal du style ouvert en o; sk, les ovules en placentation pariétale (Sachs).

pétaloïdes. Ailleurs l'union a lieu jusqu'au sommet des styles, et le style composé (fig. 248, B) est terminé par autant de stigmates qu'il y a de carpelles (Composées, Polémoine, fig. 246, etc.). Ailleurs les stigmates eux-mêmes sont unis à leur base et forment un stigmate composé, en forme d'étoile (fig. 247), ou bilobé (fig. 248, A) dont les lobes sont les extrémités libres d'autant de carpelles. Enfin si les stigmates sont complètement unis en un stigmate composé en forme de tête, de disque ou d'entonnoir (fig. 248, C), la concrescence des carpelles est aussi complète que possible, et c'est seulement à l'inspection des nervures médianes qui traversent la paroi de l'ovaire composé que l'on pourra du dehors déterminer le nombre des feuilles carpellaires qui constituent le pistil (Primevère, Violette, fig. 249, etc.).

Concrescence entre carpelles ouverts. — Si les carpelles concrescents sont ouverts, l'union a lieu dans les ovaires par les bords ovulifères un peu recourbés vers l'intérieur. L'ovaire ainsi composé circonscrit une seule loge

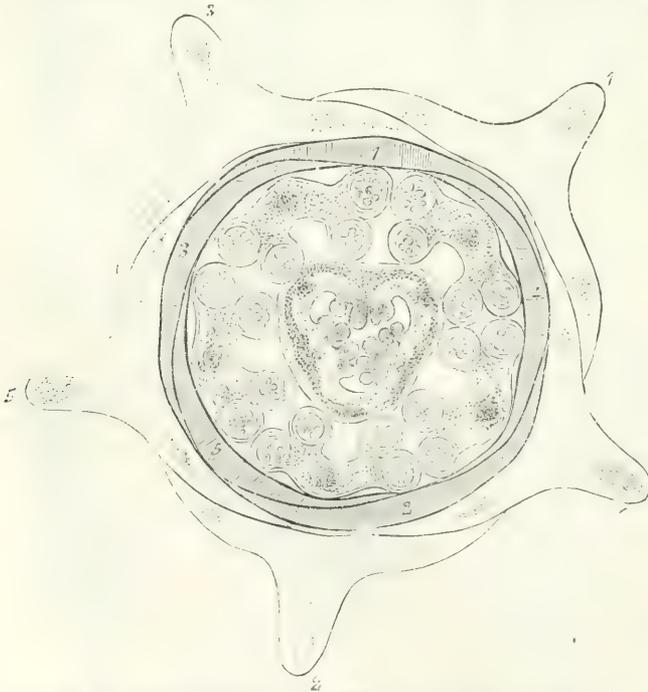


Fig. 250. — Section transversale d'un bouton de Passiflore (Reinke).

traversée en son milieu par l'axe de la fleur, et c'est sur la paroi commune de cette loge que s'étendent les placentas. Chaque placenta est formé par l'union des deux bords rentrants de deux carpelles voisins, et par conséquent les styles et les stigmates, qui correspondent normalement aux nervures médianes, alternent avec les placentas. Un pareil ovaire composé est dit *uniloculaire à placentation pariétale* (Réséda, Violette, fig. 249, Passiflore, fig. 250, etc.). Chez les Crucifères, qui se rattachent

au même type, chacun des deux placentas pariétaux produit entre ses deux rangées d'ovules et projette vers le centre une lame, qui en rejoignant sa congénère et se soudant avec elle, forme une cloison complète qui divise l'ovaire dans sa longueur en deux compartiments.

L'union des styles a lieu, dans un pareil pistil, soit, comme celle des ovaires qu'ils prolongent, par les bords seulement, en laissant au milieu un canal commun qui vient s'ouvrir au sommet entre les stigmates (Violette, fig. 249), soit à la fois par les bords et par les faces internes, de manière à former une colonne pleine sans aucun canal stylaire (beaucoup de Composées).

Parmi ces ovaires composés uniloculaires à placentation pariétale, il en est qui méritent une mention spéciale. Il arrive parfois, en effet, comme on l'a dit plus haut, que chaque carpelle ouvert ne porte d'ovules que sur la base renflée de chacun de ses bords. Ces bases renflées et confluentes forment à chaque carpelle une sorte de talon, et d'un carpelle à l'autre ces talons s'unissent en une proéminence commune qui forme à l'ovaire un plancher bombé. C'est sur ce plancher que sont portés tous les ovules dressés. Le reste de la paroi interne de l'ovaire est lisse et stérile (Arum, Tamaris, etc.). Cette placentation, dite *basilaire*, n'est évidemment qu'un cas particulier de la placentation pariétale. Il n'est même pas rare, comme on le voit dans la Rhubarbe (fig. 251), l'Oseille, l'Ortie, le Chanvre, les Composées, etc., qu'un seul des bords carpellaires porte à sa base un ovule dressé; tous les autres bords confluentes ne s'épaississent pas et demeurent stériles. L'ovule unique paraît alors continuer, entre les bases des carpelles, le pédicelle floral lui-même, ou du moins être attaché directement au sommet du réceptacle; mais ce n'est là qu'une trompeuse apparence. Une étude attentive montre que l'ovule est en réalité latéral et non terminal, que son attache a lieu non sur le pédicelle, mais sur l'un des carpelles à sa base.

Reprenons le cas où la placentation est basilaire avec ovules nombreux et supposons que la proéminence issue de l'union des talons ovulifères des divers carpelles subisse à sa base un notable allongement intercalaire. Il en résultera une sorte de colonne terminée par un renflement en forme de chapeau, qui portera les ovules à sa surface. Ceux-ci se trouveront ainsi soulevés jusqu'au centre de la cavité ovarienne. Telle est précisément la disposition des choses dans les Primulacées (fig. 252) et les Théophrastées, disposition que l'on qualifie de *placentation centrale*. C'est une simple variété de la placentation basilaire, et par conséquent aussi de la placentation pariétale. En d'autres termes, la production des



Fig. 251. — Section longitudinale de la fleur du *Rheum undulatum*. *s*, sépales; *p*, pétales; *aa*, étamines; *f*, ovaire; *n*, stigmates; *lk*, l'unique ovule basilaire, muni de deux téguments; *dr*, nectaire (Sachs).

ovules est ici localisée sur une dépendance ligulaire de la base du limbe, qui lui-même ne produit rien. La concrescence qui unit latéralement les limbes, unit aussi au centre ces dépendances ligulaires en une colonne renflée. Nous aurons à revenir plus loin sur ce fait, qui est, au fond, le résultat d'une ramification du carpelle.

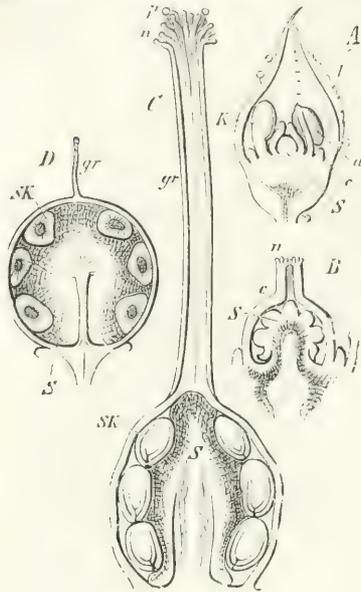


Fig. 252. — *Anagallis arvensis*. A, jeune bouton en section longitudinale: l, calice; c, corolle; a, étamines; k, pistil; s, le placenta basilaire. — B, pistil plus développé, après la formation du stigmate n et l'apparition des premiers ovules sur le placenta s. — C, pistil complètement développé; p, grains de pollen sur le stigmate n; s, placenta; sk ovules. — D, fruit non mûr (Sachs).

Cette colonne placentaire est située dans la direction prolongée du pédicelle floral, dont elle semble au premier abord n'être que la continuation pure et simple entre les bases des carpelles. Mais c'est là une illusion et la chose est en réalité tout autre. Nous verrons plus tard que la structure de cette colonne est différente de celle du pédicelle floral et incompatible avec la structure de la tige en général.

Concrescence entre carpelles fermés.

— Entre carpelles fermés, l'union des ovaires a lieu par les faces latérales et ordinairement par toute l'étendue de ces faces. Il en résulte un ovaire composé où l'on distingue autant de cavités ou de loges qu'il y entre d'ovaires simples concrescents (fig. 257). Ces loges sont séparées par des cloisons rayonnantes, issues de la concrescence des faces latérales des ovaires voisins. Elles peuvent d'ailleurs, comme il a été dit plus haut, se former de trois manières différentes : par rapprochement

au centre et soudure plus ou moins complète des bords concrescents des carpelles voisins (Hypericinéés, Aristolochiées, Liliacées, Amaryllidées, etc.); par concrescence interne de tous ces bords, déjà concrescents latéralement deux par deux, auquel cas les loges paraissent se creuser comme autant de puits à la base du pistil (Solanées, Scrophularinées, Aroïdées, etc.); par soudure en haut et par concrescence en bas (Aurantiacées, Œnothéracées, etc.).

Si la disposition des ovules est marginale, comme c'est le cas habituel, le placenta, formé des deux bords distincts ou concrescents du même carpelle, occupe l'angle interne de chaque loge, vis-à-vis de la nervure médiane. Les styles et les stigmates correspondent donc ici aux placentas. On dit alors que l'ovaire composé est pluriloculaire à placentation axile. Si leur disposition est réticulée, les ovules occupent toute l'étendue des cloisons, comme dans le *Nymphaea*, etc.; l'ovaire pluriloculaire est à placentation septale. Si la disposition des ovules est médiane, comme dans la Ficoïde, l'ovaire pluriloculaire est à placentation pariétale.

Quand les styles sont repleyés en tube dans toute leur étendue, leur union pro-

duit un style composé, creusé d'autant de canaux parallèles qui viennent déboucher chacun à la base d'un stigmate (*Philodendron*, etc.). S'ils ne sont repleyés que dans leur partie inférieure, le style composé a d'abord plusieurs canaux distincts, qui se réunissent plus haut en un canal unique (Liliacées diverses, *Agave*, *Fourcroya*, etc.). Enfin s'ils ne sont pas repleyés du tout, ils peuvent s'unir seulement par leurs bords, pour donner un style composé à canal unique (Iridées, Borraginées), ou confluer à la fois latéralement et en dedans, pour donner un style composé plein (Labiées).

Dans les Caryophyllées, le pistil est gamocarpelle à carpelles fermés et à placentation axile. Mais pendant qu'il se développe, les faces latérales unies des carpelles, que ne traverse aucune nervure, se détruisent peu à peu, rompant toute continuité entre la face externe de l'ovaire et l'ensemble des bords placentaires réunis dans l'axe du pistil.

Il arrive fréquemment chez les Monocotylédones que l'union des carpelles clos ne s'opère pas dans toute l'étendue des faces latérales en contact. Dans une certaine plage, variable d'étendue et de position d'un genre à l'autre, la concrescence n'a pas lieu et les deux surfaces en regard y demeurent libres. Là, les cellules périphériques déversent un liquide sucré dans l'intervalle qui les sépare et ce liquide, qui est du nectar, vient perler au dehors en certains points à la surface de l'ovaire composé. On trouve de ces interstices nectarifères, nommés souvent *glandes septales*, dans les cloisons de l'ovaire chez un grand nombre de Liliacées (voir plus loin fig. 264. A), Amaryllidées, Iridées, Broméliacées, Musacées, Zingibéracées, Cannées, etc.

Si la concrescence a lieu entre carpelles clos à styles gynobasiques, comme

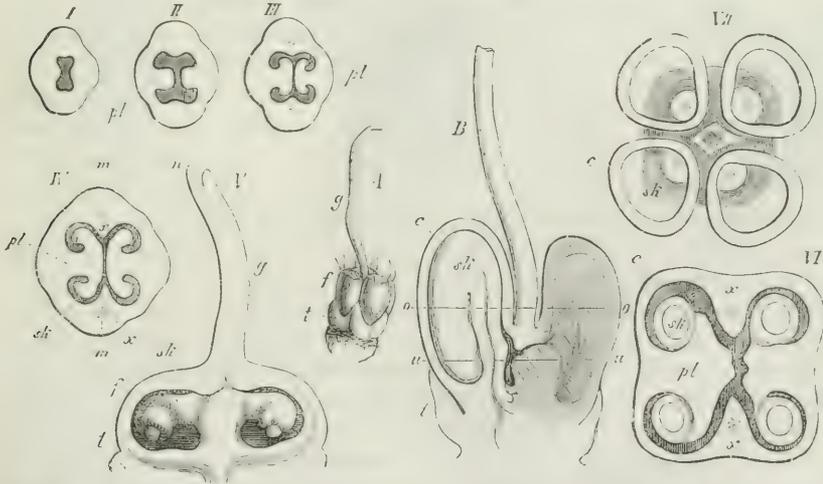


Fig. 255. — Développement de l'ovaire d'une Labiée, le *Phlomis pungens*. I-VII, série des états; V est une section longitudinale, les autres des sections transversales. — A, est un pistil complètement développé vu du dehors; B, un autre en section longitudinale. Les lignes o et u de B correspondent aux sections transversales VII et VI; pl, placenta; x, fausses cloisons; f, ovaire; sk, ovules; n, stigmate; t, nectaire (Sachs).

dans les Ochnacées, Simaroubées, etc., le style composé paraîtra implanté par sa base au fond d'une cavité creusée au centre de l'ovaire composé. Dans les

Labiées et les Borraginées il en est de même, à une différence près (fig. 255). Le pistil gamocarpelle résulte ici de l'union de deux carpelles clos biovulés. Mais les ovules, en grandissant plus vite que l'ovaire, y ont déterminé quatre bosses; en même temps chaque loge s'est séparée en deux logettes par une fausse cloison. Il semble donc au premier abord, qu'il y ait quatre ovaires simples et uniovulés, verticillés autour de la base du style.

Adhérence et soudure des carpelles. — Les carpelles d'un pistil dialycarpelle rapprochent quelquefois assez intimement certaines de leurs parties pour y contracter adhérence, et même pour s'y souder complètement, toute limite disparaissant entre leurs deux corps fusionnés. Les exemples d'une pareille soudure sont assez rares. C'est ainsi que les deux carpelles distincts des Apocynées se soudent par leurs stigmates renflés en tête, et que les cinq carpelles séparés des Rutacées se soudent dans toute la longueur de leurs styles en gardant leurs ovaires distincts.

Ramification du carpelle. — Comme le sépale, le pétale et l'étamine, le carpelle peut se ramifier, et nous distinguerons ici, comme pour l'étamine, deux sortes de ramification : l'une incomplète, développant sur le carpelle des appendices qui peuvent quelquefois jouer un rôle important, mais qui n'ont pas la constitution du carpelle lui-même; l'autre complète, amenant la formation sur le carpelle primaire de carpelles secondaires entièrement semblables à lui.

Ramification hétérogène. Carpelles appendiculés. — Le carpelle peut ne se ramifier que dans le stigmate. Ainsi le stigmate se divise parfois en deux branches ou, ce qui revient au même, en trois branches dont la médiane avorte. C'est ce qui paraît arriver dans les Crucifères; les deux branches stigmatiques des deux carpelles voisins s'y unissent entre elles; il en résulte que les deux corps stigmatiques ainsi formés sont superposés aux placentas pariétaux, et non, comme c'est la règle, aux nervures médianes qui les séparent. Dans l'*Escholtzia*, la branche médiane se développe, d'où résulte l'apparence d'un nombre de stigmates double de celui des carpelles. Il paraît en être de même dans les Graminées, dont l'unique carpelle porte, comme on sait, deux stigmates plumeux. Dans le Bambou, la branche médiane se développe, et il y a trois stigmates plumeux.

Ailleurs, la ramification porte sur le style. Ainsi dans les Euphorbes et dans le *Datisca*, l'ovaire composé porte trois styles libres, qui se bifurquent plus haut pour terminer chacune de leurs branches par un stigmate.

Enfin l'ovaire se ramifie toutes les fois qu'il est fertile. Les ovules qu'il produit et porte ne sont pas autre chose en effet que des dents, des lobes ou des segments de la feuille carpellaire. Si les ovules ne forment qu'une seule rangée marginale, la ramification qui les produit a lieu dans le plan du carpelle, comme pour former les dents et les lobes d'une feuille ordinaire. S'il y en a plusieurs rangées, s'ils sont éparpillés sur toute la surface, ou concentrés sur la nervure médiane, la ramification a lieu perpendiculairement au plan du limbe, comme pour former les segments de la feuille du Rossolis, par exemple, ou du Houx-Hérisson. Quand la formation des ovules est localisée à la base de la feuille, l'excroissance sessile (*Arum*, *Ortie*, etc.) ou pédicellée (*Primulacées*, *Théophrastées*) qui les porte est déjà le résultat d'une première ramification de la feuille, analogue à celle qui produit une ligule.

Ce segment ligulaire à son tour se ramifie à son sommet pour former les ovules.

Ramification homogène. Carpelles composés. — Dans certaines Malvacées (*Hibiscus*, etc.), le pistil gamocarpelle comprend cinq grands carpelles multiovulés. Dans d'autres (*Malva*, *Athaea*, *Malope*, etc.), chaque grand carpelle est remplacé par un certain nombre de petits carpelles uniovulés, disposés en arc ou en fer à cheval à droite et à gauche d'un carpelle médian. Ces carpelles proviennent de la ramification du premier. Tous ensemble sont au premier ce qu'est une feuille composée palmée à une feuille simple, et il n'entre en définitive dans la plan de la fleur que cinq carpelles composés.

Concréscence du pistil avec l'androcée, la corolle et le calice. — La communauté de croissance intercalaire, qui unit si fréquemment les carpelles dans le pistil, peut aussi unir le pistil à l'androcée, et par l'androcée à la corolle et au calice.

Le pistil s'unit à la fois à l'androcée, à la corolle et au calice dans les Pomacées, Amaryllidées, etc. Nous avons vu (fig. 221 et 222) que dans les Spiréacées et

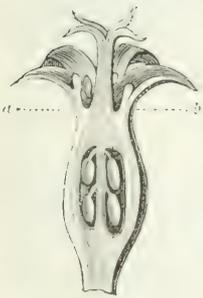


Fig. 234. — Section longitudinale de la fleur du Tamier (*Tamus communis*); *ab*, base apparente de la fleur.



Fig. 235. — Section longitudinale de la fleur d'une Rubiacée; *b*, base apparente; *c*, nectaire.

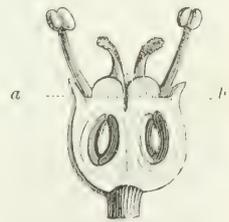


Fig. 236. — Section longitudinale de la fleur d'une Ombellifère (*Hydrocotyle vulgaris*) *ab*, base apparente de la fleur.

les Amygdalées, les trois formations externes de la fleur : calice, corolle et androcée, sont réunies dans leur partie inférieure en une coupe au bord de laquelle elles paraissent insérées; le pistil seul est libre au fond de cette coupe. Que cette union atteigne aussi le pistil dans toute sa région ovarienne, et la fleur d'une Spirée deviendra celle d'un Poirier ou d'un Coignassier. Nous avons vu aussi que dans la Jacinthe, l'Asperge, etc., les trois formations externes : calice, corolle, androcée, sont unies en un tube au milieu duquel le pistil est libre. Que le pistil unisse son ovaire au tube qui l'enveloppe, et la fleur de la Jacinthe deviendra celle du Perce-neige, du Narcisse ou d'une autre Amaryllidée quelconque. Les choses se passent de même dans un grand nombre

d'autres plantes. Citons, par exemple, parmi les Monocotylédones : les Dioscoracées (fig. 254), Iridées, Cannées, Orchidées; parmi les Dicotylédones : les

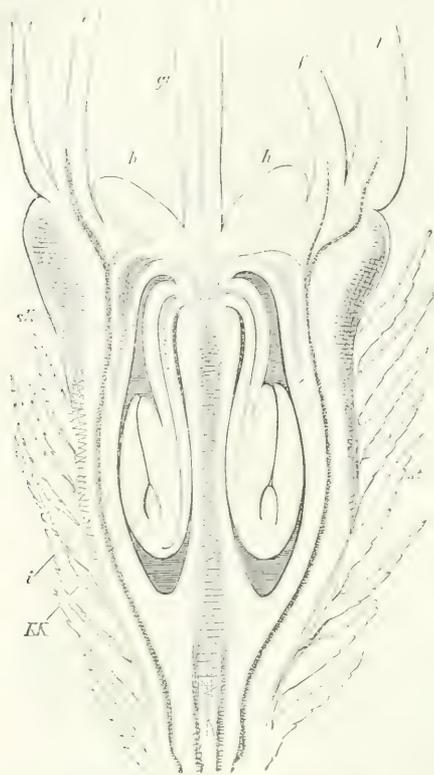


Fig. 257. — Section longitudinale de l'ovaire infère du Panicaut (*Eryngium campestre*). *l*, sépales; *c*, pétales; *f*, étamines; *gr*, style; *h*, nectaire; *sk*, funicule de l'unique ovule renversé dans chaque loge; *kh*, nucelle; *i*, tégument (Sachs).

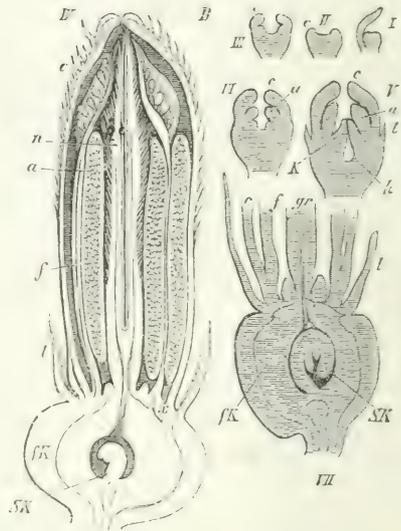


Fig. 258. — Développement de la fleur du Grand-Soleil (*Helianthus annuus*). I-VII, succession des états (IV doit être marqué VI et réciproquement) : *l*, calice; *c*, corolle; *f*, filet des étamines; *a*, anthères; *x*, portion basilaire, formant plus tard la région inférieure du tube de la corolle qui porte les étamines; *fk*, ovaire infère; *gr*, style; *sh*, l'unique ovule (Sachs).

Rubiacées (fig. 255). Umbellifères (fig. 256 et 257). Composées (fig. 258). Campanulacées, Cucurbitacées.

Quand la concrescence, atteignant son maximum, s'étend ainsi à toutes les parties de la fleur, il en résulte la formation d'un corps massif, à l'intérieur duquel se trouve l'ovaire, et au-dessus duquel se détachent et se séparent la partie supérieure des sépales, des pétales, des étamines et la partie supérieure des carpelles, c'est-à-dire les styles. Le calice, la corolle, l'androcée, paraissent alors insérés au niveau où ils se séparent et qui semble être la base de la fleur. L'ovaire se trouvant situé tout entier au-dessous de l'insertion apparente des parties externes, au-dessous de la base apparente de la fleur, est dit *infère*; comme, en même temps, il fait corps avec l'ensemble des parties externes y compris le calice, on le dit aussi *adhérent*. Nous le disons *supère* ou *libre*, toutes les fois qu'il n'en est pas ainsi, c'est-à-dire toutes les fois que, dans la fleur complète,

les quatre formations sont ou bien toutes séparées, ou bien unies seulement deux par deux, ou trois par trois.

Ce caractère, d'avoir le pistil libre ou adhérent, offre une constance assez grande pour qu'on ait pu l'appliquer utilement à la détermination des affinités et à la délimitation des groupes. C'est ainsi que chez les Dicotylédones, on a subdivisé chacun des trois groupes principaux : Gamopétales, Dialypétales et Apétales, en supérovariées et inférovariées. Il est pourtant sujet à bien des difficultés, à bien des exceptions. Ainsi les deux états extrêmes, reliés ou non par de nombreux intermédiaires, se rencontrent parfois dans des plantes très voisines, qu'il est impossible de séparer. Les Broméliacées en sont un remarquable exemple ; à côté de plantes à ovaire infère comme l'Ananas, on y trouve, en effet, des plantes à ovaire supère comme le *Tillandsia*. Même dans les familles les mieux caractérisées sous ce rapport, on rencontre çà et là un genre faisant exception. Chez les Ombellifères par exemple, l'ovaire est libre dans le *Raspailia* ; chez les Primulacées, il est adhérent dans le *Samolus*. D'ailleurs si l'on remarque combien est légère la modification de croissance dont procède ce caractère, on s'étonnera bien moins de sa variabilité dans certains groupes, que de sa constance dans la plupart des autres.

La conerescence des quatre formations florales, qui rend l'ovaire infère, peut ne s'opérer que dans le parenchyme des feuilles, toutes les nervures demeurant distinctes dans la région commune, comme on le voit chez certaines Amaryllidées (*Alstroemeria*, etc.). Mais bien plus souvent elle porte aussi sur les nervures superposées et adjacentes des diverses feuilles qu'elle réunit. Ces nervures se réduisent alors dans la région commune à un nombre beaucoup moindre, et c'est seulement dans la partie supérieure qu'elles se divisent pour envoyer dans chaque feuille les nervures qui lui appartiennent (fig. 257). Ainsi, bien qu'il entre dans sa composition quatre verticilles quinaires, la fleur du *Campanula Medium* n'a dans son ovaire infère que cinq nervures principales. Cette communauté de nervation a été déjà signalée dans les diverses conerescences que nous avons eu à étudier dans la fleur ; mais nulle part elle ne s'étend aussi loin que dans les fleurs inférovariées.

Quand l'ovaire est infère, il peut arriver que les quatre formations se séparent toutes ensemble au-dessus de la masse commune, comme dans la Campanule, par exemple, et dans le Perce-neige (*Galanthus nivalis*). Mais il arrive souvent que la conerescence se prolonge ensuite entre les verticilles, deux par deux, ou trois par trois. Ainsi dans le Poirier, le Fuchsia, l'Iris, le Narcisse, etc., une fois le style devenu libre, le calice, la corolle et l'androcée demeurent unis dans un tube commun, pendant une certaine longueur. De même, dans les Composées, les Rubiacées, etc., après que la partie supérieure des sépales en dehors et le style en dedans sont devenus libres en même temps, la corolle et l'androcée demeurent unis encore assez longtemps en un tube commun. De même encore, dans les Orchidées, après que les parties supérieures des sépales et des pétales sont devenues libres, l'androcée et le style demeurent unis en une colonne épaisse, appelée *gynostème*. Dans les Orchidées ordinaires, au sommet de cette colonne se détache l'unique anthère et à côté d'elle, à droite et à gauche, se voit une corne, qui est le sommet stérile de deux des étamines avortées. Dans le *Cypri-*

pedium (fig. 259), il y a sur le gynostème deux anthères *a* et entre elles, du côté postérieur, une large pièce échancrée en forme de bouclier *s*, qui est la terminaison élargie en staminode de l'étamine postérieure avortée.

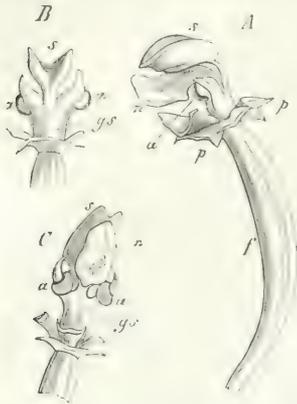


Fig. 259. — Fleur de *Cypripedium Calceolus*, après l'enlèvement du péricarpe *p*. *A*, de côté, *B*, d'arrière, *C*, d'avant. *f*, ovaire infère; *gs*, gynostème; *n*, stigmate; *aa*, les deux anthères fertiles; *s*, sommet de l'étamine stérile, élargi en staminode.



Fig. 260. — Fleur d'*Aristolochia rotunda*, dont on a enlevé le calice. *a*, ovaire infère; *b*, base apparente de la fleur; *c*, anthères soudées par leurs connectifs qui se développent au-dessus des sacs polliniques et se couvrent de papilles en *d*.

Avortement des carpelles.

— Les carpelles du pistil se développent tous d'ordinaire complètement et également. Pourtant dans l'*Aristolochie*, les styles et les stigmates avortent et les six carpelles se réduisent à leurs ovaires. Ce sont alors les connectifs des anthères, épaissis, soudés latéralement en tube, développés et couverts de papilles vers le haut qui jouent le rôle des stigmates et du style (fig. 260). On pourrait croire le style et le stig-

mate concrets avec l'androcée, comme on vient de le voir dans les Orchidées.

Ailleurs, c'est au contraire l'ovaire qui s'atrophie et le style qui demeure seul pour représenter le carpelle. Ainsi dans les Anacardiées, un seul carpelle développe son ovaire et y produit un ovule, les deux autres avortent et se réduisent au style et au stigmate. Il en est de même dans la Viorne et la Valériane. Ailleurs encore, les carpelles disparaissent sans laisser aucune trace de leur présence; bien plus, ils ne paraissent pas même s'être formés et la place vide qu'ils laissent dans le plan de la fleur permet seule d'admettre leur avortement, qui est complet. Ainsi des cinq carpelles que comporte la fleur des Légumineuses, l'anterieur se développe seul, les quatre autres avortent. Seuls dans cette famille, les *Affonsea* offrent leurs cinq carpelles également développés. De même dans les Amygdalées un seul carpelle se développe sur cinq.

Absence du pistil. — Chez certaines plantes l'avortement porte à la fois sur tout le pistil. Dans la fleur, complète à l'origine, tous les carpelles s'arrêtent de bonne heure dans leur croissance et avortent en laissant d'eux quelque trace reconnaissable. La fleur devient mâle par avortement, comme dans les Cucurbitacées, par exemple. Enfin il existe des végétaux où les carpelles n'ont jamais apparu dans la fleur mâle, où après avoir formé les étamines le pédicelle a terminé sa croissance. Ces fleurs-là sont mâles par essence, et rien n'autorise à y supposer un avortement du pistil. Il en est ainsi dans le Chêne, le Peuplier, le Noyer, etc.

Prolongement du pédicelle au-dessus des carpelles. — Le pédicelle floral, avons-nous dit, forme quelquefois un entre-nœud assez long entre le calice et

la corolle (fig. 190). Ailleurs, c'est entre la corolle et l'androcée qu'il s'allonge; ailleurs encore, c'est entre l'androcée et le pistil, comme dans les Capparidées (fig. 261). Le pistil est alors porté au sommet d'un long pédicelle appelé souvent *gynophore*. Il en est de même chez la Passiflore et le *Sterculia* (fig. 262), où l'androcée concrescent enveloppe le gynophore jusque vers la base de l'ovaire.

Quoi qu'il en soit, le pédicelle cesse ordinairement de croître après avoir formé le pistil. Pourtant dans certains cas, il se prolonge, pour ainsi dire, normalement au-dessus des carpelles et entre eux, pour se terminer à une certaine hauteur au-dessous de la base des styles par un petit



Fig. 261. — Pistil du Caprier (*Capparis spinosa*) porté sur un gynophore.

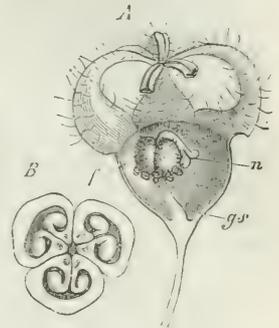


Fig. 262. — A, fleur de *Sterculia Balanphas*. *gs.* le gynophore enveloppé par les filets concrescents des étamines; *f*, ovaire; *n* stigmate. B, section transversale de l'ovaire (Sachs).

bourgeon. Si le pistil est gamocarpelle, les carpelles s'unissent aussi au centre avec le prolongement du pédicelle et il faut les arracher pour l'apercevoir. Il en est assez fréquemment ainsi dans certaines Caryophyllées (*Agrostemma*, etc.), Éricacées (*Rhododendron*) et quelques autres plantes. Dans les Primulacées aussi, on voit parfois le pédicelle se prolonger au centre de la colonne placentaire et se terminer au-dessus des ovules par un bourgeon qui s'épanouit en une petite fleur. Il est facile de s'assurer dans ces divers cas que les ovules n'ont rien à faire avec ce prolongement interne du pédicelle, qui demeure indépendant de toute relation avec les carpelles qui l'entourent.

Dans certains cas anormaux, ce pédicelle prolongé prend un grand développement, sépare les carpelles et s'allonge en une branche feuillée, qui se termine ou non par une fleur. La fleur est alors traversée de part en part par la branche. Elle se trouve placée sur son trajet ou à sa base, au lieu de la terminer.

Ovules. — Rappelons-nous qu'un ovule complet se compose de trois parties : le funicule qui l'attache au carpelle sur le placenta, le tégument inséré sur le funicule au hile et ouvert au micropyle, et le nucelle attaché par sa base au tégument à la chalaze et présentant son sommet au micropyle. Rappelons-nous encore que le funicule est le pétiole et le tégument le limbe d'un segment ou d'une foliole de la feuille carpellaire; tandis que le nucelle est une émergence de ce petit limbe, qui se replie autour d'elle pour la protéger. Dans les Angiospermes ce paraît être toujours sur la face supérieure du segment que le nucelle est attaché : la chalaze y est ventrale. Dans les Gymnospermes c'est au contraire sur la face inférieure du segment que se développe le nucelle : la chalaze y est dorsale.

Un carpelle ovulifère est donc toujours une feuille ramifiée, et nous avons vu en quel nombre variable et de quelle manière diverse cette feuille découpe ses segments ovulaires. Ceux-ci s'attachent tantôt sur l'extrême bord de la feuille et

dans son plan comme dans le *Cycas*, les Liliacées, les Légumineuses, etc.; tantôt sur sa face supérieure, comme c'est le cas ordinaire chez les Angiospermes, ou sur sa face inférieure, comme dans les Conifères.

Reprenons maintenant l'ovule pour l'étudier de plus près.

Formes diverses de l'ovule. — Quand le nucelle est droit et que le corps de l'ovule est situé dans le prolongement du funicule, le micropyle est opposé à la chalaze qui, elle-même, est superposée au hile dont elle n'est séparée que par l'épaisseur du tégument. L'ovule est dit alors *droit* ou *orthotrope* (fig. 165, C et 251). Au premier abord il paraît être symétrique par rapport à son axe de figure; mais en réalité il n'est symétrique que par rapport à un plan, comme l'atteste notamment la disposition des nervures dans le tégument. Cette forme droite est assez rare; on la rencontre dans l'Ortie, l'Oseille, le Noyer, le Sarrasin, le Ciste, le Poivre, etc., ainsi que dans toutes les Gymnospermes.

Ailleurs le corps de l'ovule s'accroissant plus fortement d'un côté que de l'autre se courbe tout entier, nucelle et tégument, en forme d'arc ou de fer à cheval. Le micropyle se trouve alors rapproché du hile et de la chalaze. L'ovule est dit *courbé* ou *campylotrope*. Son plan de symétrie est indiqué ici immédiatement par le plan de courbure. Cette forme arquée n'est pas non plus très fréquente; on la trouve, par exemple : chez les Dicotylédones, dans les Crucifères, les Caryophyllées, les Chénopodées, les Solanées; chez les Monocotylédones, dans les Alismacées, certaines Cannées, certaines Graminées.

La forme la plus ordinaire est celle où le corps de l'ovule demeurant droit se réfléchit autour du hile comme charnière pour venir s'appliquer contre le funicule et s'unir à lui dans toute sa longueur. Le point où cesse cette union et où la partie libre du funicule s'attache à l'ovule s'appelle encore le hile, et ce hile est voisin du micropyle. Mais ce n'est là qu'un hile apparent; le hile vrai, c'est-à-dire le point où la nervure du funicule pénètre et s'épanouit dans le tégument est demeuré à sa place, sous la chalaze et en opposition avec le micropyle. Du hile apparent au hile vrai, la portion soudée du funicule dessine sur le flanc de l'ovule une côte saillante qu'on appelle le *raphé*. Un pareil ovule est dit *réfléchi* ou *anatrophe* (fig. 258, E et 257). Son plan de symétrie est donné immédiatement par la position du raphé. Cette forme réfléchie appartient à la grande majorité des Angiospermes.

Entre ces trois formes typiques, il y a quelques intermédiaires. Ainsi la courbure de l'ovule peut ne se faire qu'à un moindre degré; l'ovule n'est qu'à demi campylotrope. De même le funicule peut ne s'unir à l'ovule que sur une partie de sa longueur; l'ovule n'est qu'à demi anatrophe. Enfin un ovule demi-anatrophe peut se courber, de manière à devenir plus ou moins campylotrope, comme on le voit dans beaucoup de Papilionacées (Haricot, Fève, etc.).

On remarquera que cette courbure, et surtout cette réflexion de l'ovule, a pour résultat de rapprocher le plus possible du placenta le micropyle et le sommet du nucelle auquel il donne accès. On verra plus tard que ce rapprochement est une condition des plus favorables à la formation de l'œuf. Aussi la forme anatrophe doit-elle être regardée comme la plus perfectionnée et la forme orthotrope comme la plus imparfaite.

Quant au funicule, il est quelquefois très long, comme dans l'*Opuntia*, l'*Acacia*,

les Plombaginées, etc. Parfois, au contraire, il est très court, presque nul, comme dans le Noyer, l'Ortie, les Graminées, etc.; l'ovule est dit alors *sessile*.

Ovules plus simples. — C'est déjà une simplification quand le funicule manque, comme on vient de le voir. Il y a quelques plantes où l'ovule est dépourvu de tégument, où le funicule, sans s'épanouir tout autour, porte directement le nucelle à son sommet. Le hile et la chalazé se confondent alors, et il n'y a pas de micropyle. L'ovule est *nu*. Il en est ainsi dans les Santalacées et les Balanophorées. D'ovule dépourvu à la fois de funicule et de tégument, réduit à un nucelle inséré directement par sa base sur le carpelle, on n'en connaît pas d'exemple certain. Un pareil nucelle, qui serait une émergence directe de la feuille carpellaire, ne mériterait d'ailleurs pas le nom d'ovule au sens étroit du mot.

Ovules plus compliqués. — Nous avons supposé jusqu'ici que l'ovule ne possède qu'un seul tégument. Il en est ainsi dans toutes les Gymnospermes, et parmi les Dicotylédones chez presque toutes les Gamopétales ainsi que chez certaines Dialypétales (Ombellifères, etc.). Ce tégument unique est ordinairement très épais, massif, dépasse de beaucoup le sommet du nucelle et constitue la masse principale de l'ovule, comme on le voit dans les Ombellifères (fig. 257), les Composées (fig. 258), etc.

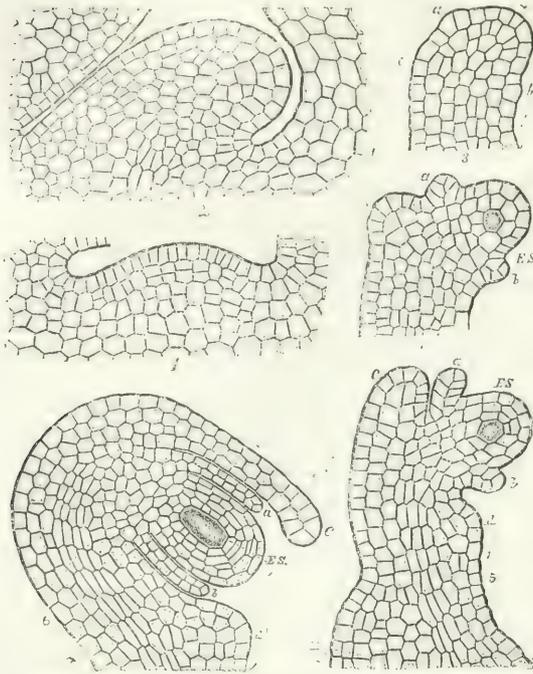
Mais souvent l'ovule a deux téguments, emboîtés l'un dans l'autre. L'externe est habituellement le plus développé et contient tout le système des nervures. La plupart des Monocotylédones (fig. 258, *E*), chez les Dicotylédones la plupart des Dialypétales (fig. 255, 251) et des Apétales (fig. 224), ont des ovules à deux téguments. Le micropyle est alors plus profond et devient un canal. Ce canal est formé, tantôt par la superposition de l'ouverture du tégument interne, appelée *endostome*, et de celle du tégument externe, nommée *exostome*, comme dans beaucoup de Dicotylédones; tantôt par l'ouverture du tégument interne seule qui se prolonge à travers l'exostome élargi, comme dans beaucoup de Monocotylédones (fig. 258, *E*).

La même famille, bien mieux le même genre, peut d'ailleurs offrir des ovules à un et à deux téguments. Ainsi chez les Renonculacées, la Clématite, l'Ancolie, la Pivoine, etc., en ont deux, tandis que la Renoncule et l'Anémone n'en ont qu'un seul. On en trouve deux dans les *Delphinium Ajacis*, *Consolida, elatum*, un seul dans les *Delphinium tricorné* et *chilense*.

L'ovule entièrement développé présente quelquefois sur le funicule ou sur le tégument divers appendices qui en compliquent la forme. Ainsi l'ovule anatrope du *Bilbergia* a son hile vrai muni d'une corne recourbée. Celui de la Passiflore a sur le funicule autour du hile une petite collerette rabattue qui se développera plus tard en coiffant le micropyle. Celui de l'*Opuntia* s'enroule dans son long funicule, qui produit en même temps deux ailes latérales pour l'envelopper entièrement. Celui du *Clusia* développe son exostome et le réfléchit vers le bas en une double manchette dentée. Tous ces appendices sont dépourvus de nervures et ont la valeur de simples émergences.

Origine et croissance de l'ovule. — L'ovule apparaît sur le placenta comme une excroissance périphérique, qui s'allonge sans s'épaissir et forme le funicule.

Si c'est un ovule anatrophe, qu'il soit d'une Dicotylédone, d'une Enothéracée, par exemple (fig. 265),



ou d'une Monocotylédone, d'une Liliacée, par exemple (fig. 264), on voit poindre ensuite, au-dessous du sommet du funicule et latéralement, un mamelon conique qui est le nucelle, et en même temps le funicule se développe en bourrelet tout autour de la base de ce mamelon, pour former le tégument. En grandissant, le tégument s'accroît plus fortement du côté du sommet du funicule et renverse par conséquent le nucelle qu'il recouvre peu à peu complètement, en s'unissant latéralement au raphé. Si l'ovule doit avoir deux téguments, l'interne naît d'abord comme il vient d'être dit, l'externe apparaît ensuite sur le funicule immédiatement au-dessous du premier, comme un second

bourrelet qui s'allonge rapidement de manière à envelopper le premier.

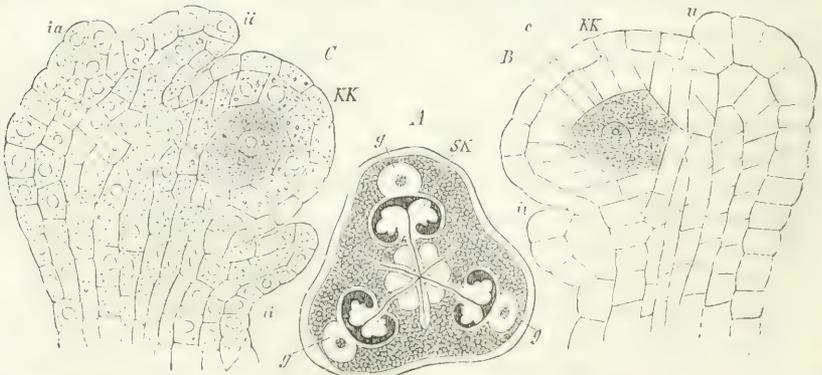


Fig. 264. — Développement de l'ovule anatrophe à deux téguments d'une Liliacée (*Funkia cordata*). A, section transversale du jeune ovaire, avec ses ovules *sk* en voie de développement, et ses glandes septales. B et C, deux états jeunes successifs de l'ovule, en coupe longitudinale optique: *kk*, nucelle; *ii*, tégument interne; *ia*, tégument externe; *e*, cellule-mère du sac embryonnaire (Sachs).

Si l'on s'agit d'un ovule orthotrophe, c'est au sommet même du funicule que se

forme le cône nucellaire, en même temps que le funicule développe autour de la base de ce cône un ou deux bourrelets dont la croissance, égale de tous les côtés, recouvre peu à peu le cône terminal d'un ou de deux téguments.

Si c'est un ovule campylotrope, le développement a lieu comme pour un ovule orthotrope, excepté que le jeune ovule tout entier, nucelle et tégument, s'accroît davantage d'un côté et se recourbe par conséquent vers son milieu en forme d'arc ou de fer à cheval.

Ordre de développement des ovules sur le placenta. — Quand les ovules sont portés en grand nombre sur un long placenta marginal, la marche de leur évolution s'opère, suivant les cas, d'après l'un des quatre types que nous avons distingués dans le développement des lobes d'une feuille simple ou des folioles d'une feuille composée (p. 521). Cette marche n'est aucunement influencée par la position pariétale ou axile du placenta. Elle ne l'est pas davantage, dans le second cas, par le mode d'union consécutif ou originel des bords placentaires, résultat de leur soudure ou de leur conerescence.

Parfois simultanée, l'apparition des ovules est le plus souvent successive, et cette succession s'établit de trois manières différentes : elle est basifuge, basipète ou mixte. Les ovules naissent de bas en haut dans les Crucifères, Rutacées, Liliacées, etc.; de haut en bas dans les Caryophyllées, Solanées, Berbéridées, Cannées, etc.; à mi-hauteur en progressant à la fois vers le haut et vers le bas dans les Passiflorées, Aurantiacées, Primulacées, Amaryllidées, etc. Comme on le voit par ces quelques exemples, des pistils de composition différente peuvent développer leurs ovules de la même manière, et des pistils de même composition peuvent les former suivant des modes différents. Le mode est basifuge, par exemple, dans les Liliacées, basipète dans les Cannées, mixte dans les Amaryllidées. Bien plus, l'évolution varie assez souvent dans la même famille. Ainsi chez les Papavéracées, les ovules naissent de bas en haut dans les *Papaver*, à mi-hauteur dans les *Glaucium*, *Chelidonium*, *Escholtzia*, de haut en bas dans le *Macleaya*.

Conerescence du nucelle avec le tégument. — Dans l'ovule anatrophe, c'est déjà une communauté de croissance intercalaire qui a uni le funicule latéralement au tégument pour constituer le raphé. Une pareille conerescence peut aussi se manifester entre le tégument et le nucelle.

Le fait est général dans l'ovule orthotrope des Gymnospermes. Le tégument unique y fait corps avec le nucelle dans sa région inférieure et ne s'en sépare que vers les deux tiers de la hauteur à partir de la base. Il en est de même dans l'ovule anatrophe à deux téguments du Ricin. Ici le tégument externe est libre comme à l'ordinaire; le tégument interne seul est uni au nucelle jusque vers les deux tiers de sa hauteur. Une pareille union du tégument au nucelle s'observe encore chez diverses Scrophularinées, Solanées, Borraginées, etc.

Dans ces divers cas, la chalaze, c'est-à-dire la surface d'insertion du nucelle sur le tégument unique, ou sur le tégument interne quand il y en a deux, a la forme d'une coupe très profonde.

Conerescence de l'ovule avec l'ovaire. — L'ovule, s'il se couche dès le début à la surface de l'ovaire, peut être entraîné avec lui dans une communauté de croissance qui l'unit intimement au carpelle. Une pareille union a lieu chez plu-

sieurs Conifères. Ainsi les deux ovules orthotropes descendants du Pin, du Sapin (fig. 259), etc., sont unis au carpelle par leur face inférieure. De même, dans l'*Araucaria* et le *Podocarpus*, le carpelle couvre d'un repli l'unique ovule descendant couché à sa surface, et ce repli est uni au tégument comme le tégument lui-même est uni au nucelle.

Structure sommaire du nucelle. — Pratiqons maintenant dans l'ovule une section longitudinale suivant le plan de symétrie, afin de connaître la structure du nucelle au moment où il a acquis son plein développement.

1° *Nucelle des Angiospermes.* — Considérons d'abord l'ovule des Angiospermes. Qu'il soit droit (fig. 265), courbé (fig. 266) ou réfléchi (fig. 267), son nu-

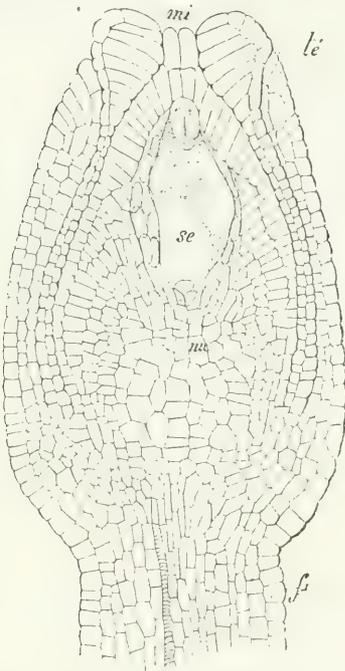


Fig. 265. — Section longitudinale de l'ovule orthotrope du *Polygonum divaricatum*. *fu*, funicule; *te*, les deux téguments; *nu*, le nucelle dont le sommet s'allonge à travers le micropyle *mi*; *se*, le sac embryonnaire (d'après Strasbùrger).

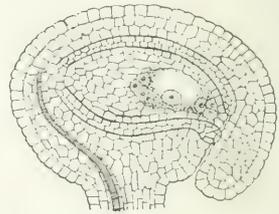


Fig. 266. — Section longitudinale de l'ovule semi-anatrope et courbé du *Baptisia australis*.

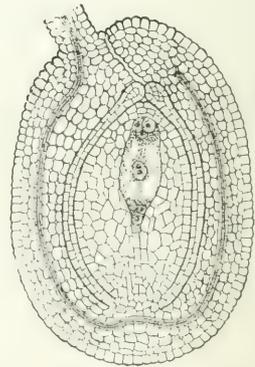


Fig. 267. — Section longitudinale de l'ovule anatrophe de la Sensitive (*Mimosa pudica*).

celle contient toujours vers le haut, allongée suivant l'axe, une cellule beaucoup plus grande que les autres, droite si l'ovule est orthotrope ou anatrophe, courbée en arc s'il est campylotrope, pourvue d'un protoplasma abondant et d'un noyau volumineux. Cette cellule, dans laquelle s'accomplira plus tard le développement de l'œuf en embryon, est le *sac embryonnaire*. En haut, ce sac renferme, appendus côte à côte sous la voûte de sa membrane, trois corps protoplasmiques nus, de forme ovale allongée, pourvus chacun d'un noyau. Deux d'entre eux, attachés directement à la membrane au-dessous du sommet, n'ont à jouer qu'un

rôle éphémère et disparaîtront plus tard ; ce sont les *synergides*. Le troisième, inséré un peu plus bas sur les synergides, est destiné à recevoir le protoplasma mâle et à constituer avec lui l'œuf, c'est l'*oosphère*. En bas, reposant côte à côte sur le plancher du sac, on aperçoit trois cellules munies d'un noyau et ordinairement d'une mince membrane ; ce sont les *antipodes*. Il arrive quelquefois que les cellules du sommet du nucelle sont résorbées quand l'ovule a acquis son plein développement ; le sac embryonnaire vient alors s'appuyer directement contre le tégument au fond du micropyle.

2^o *Nucelle des Gymnospermes*. — Dans l'ovule des Gymnospermes, toujours orthotrope et pourvu d'un seul tégument souvent prolongé en tube, le nucelle offre une structure plus compliquée (fig. 268). Il renferme bien aussi une cellule beaucoup plus volumineuse que les autres : le sac embryonnaire. Mais de bonne heure ce sac s'est rempli de cellules dont la masse compacte constitue l'*endosperme*. Certaines des cellules supérieures de cet endosperme, épar- sées (Pin, Sapin, Épicéa, etc.), ou groupées en faisceau (Cyprés, Thuia, Genévrier, etc.), sont beaucoup plus grandes que les autres, étendues dans le sens de la longueur, et séparées chacune de la membrane du sac par une rosette de quatre petites cellules. Chaque grande cellule, avec sa rosette, est ce qu'on appelle un *corpuscule*. Le protoplasma y demeure homogène autour du noyau ; il n'y forme ni oosphère, ni synergides, ni antipodes ; il constitue tout entier une oosphère. En s'accroissant dans sa région supérieure, l'endosperme se relève en bourrelet autour des corpuscules dont les rosettes se trouvent refoulées au fond de dépressions en forme d'entonnoir. Si les corpuscules sont isolés, chacun d'eux est surmonté d'un entonnoir étroit ; s'ils sont groupés, leurs rosettes s'étalent au fond d'un large entonnoir commun (fig. 268). De son côté, le sommet du nucelle, en dissociant ses cellules, se creuse souvent d'une cavité plus ou moins irrégulière, destinée à recevoir le pollen et qu'on appelle la *chambre pollinique*.

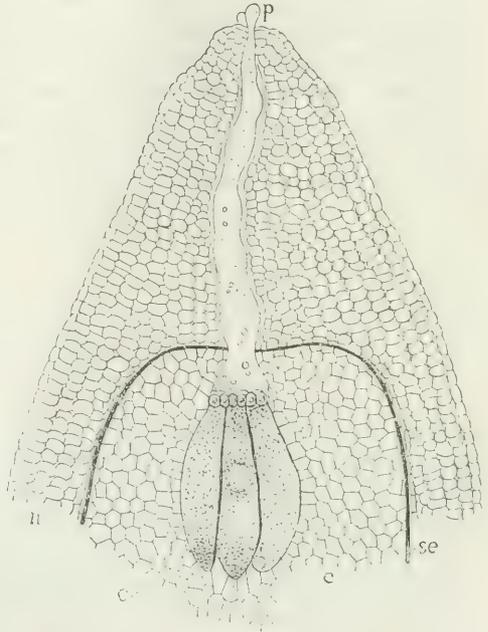


Fig. 268. — Section longitudinale du nucelle de l'ovule du Genévrier (*Juniperus virginiana*) ; n, nucelle ; se, membrane du sac embryonnaire ; e, endosperme ; c, corpuscules ; p, un grain de pollen ayant envoyé son long tube jusqu'au contact des rosettes au fond de l'entonnoir de l'endosperme ; il n'y a pas à s'occuper pour le moment de ce tube pollinique (d'après Strasburger).

Avortement des ovules. — On a vu qu'il entre parfois dans la composition du pistil un certain nombre de carpelles qui ne portent pas d'ovules, qui sont stériles. Sur les carpelles fertiles, tous les ovules ne sont pas non plus toujours

également bien conformés; il en est qui s'arrêtent bientôt dans leur croissance et se réduisent à quelque rudiment, qui avorte. Ainsi dans les Géraniacées, chacun des cinq carpelles produit deux ovules dont un seul atteint son développement complet; l'autre avorte. De même, sur les deux ovules que produit chacun des deux carpelles de la fleur femelle du Goudrier et du Charme, de l'Aulne et du Bouleau, il en avorte régulièrement un.

Plantes dépourvues d'ovules. — La saillie que font les sacs polliniques à la surface du limbe staminal offre, suivant les plantes, des degrés très inégaux; parfois même les sacs sont tout entiers nichés dans l'épaisseur du parenchyme. On ne s'étonnera pas que la même chose puisse arriver pour le nucelle. Dans le Gui, le sac embryonnaire se forme et demeure plongé dans le parenchyme général de la face supérieure du carpelle, au lieu de faire partie comme d'ordinaire d'une proéminence conique de cette face. Non seulement il n'y a ici ni funicule, ni tégument, mais il n'y a même pas de nucelle individualisé. L'ovule se confond avec le carpelle, en d'autres termes il n'y a pas d'ovule. Il n'y a pas non plus de cavité ovarienne. Les deux carpelles qui composent le pistil sont concrescents par toute l'étendue de leurs faces supérieures en contact et forment au centre de la fleur une masse pleine dans laquelle sont nichés les sacs embryonnaires.

§ 7

Nectaires floraux.

On a vu (p. 561) que les feuilles ordinaires accumulent quelquefois en certains points des réserves de saccharose, constituant ainsi des nectaires dont la surface exsude le plus souvent, sous l'influence d'une transpiration ralentie, un liquide sucré, le nectar. Les diverses feuilles florales et, entre elles, le réceptacle même de la fleur, sont très fréquemment le siège de pareilles accumulations locales de sucres, de pareils nectaires.

Rien n'est plus variable que la place occupée dans la fleur par les nectaires. On peut cependant les grouper en deux catégories, suivant qu'ils appartiennent aux diverses feuilles florales ou qu'ils procèdent directement du réceptacle.

Nectaires dépendant des feuilles florales. — Dans un grand nombre de plantes on trouve des nectaires sur les feuilles de l'une ou de l'autre des quatre formations florales :

1° Sur les sépales : à la face externe (*Hibiscus*, *Tecoma*), à la face interne (Genêt, Coronille, Trèfle et autres Papilionacées, Tilleul), ou dans un éperon au fond duquel s'accumule le nectar (Capucine);

2° Sur les pétales : à la base, dans la fossette située entre la languette ligulaire et le limbe chez la Renoncule, au fond du cornet qui constitue le pétale rudimentaire chez l'Hellébore, au fond de l'éperon chez l'Aconit et l'Ancolie;

3° A la fois sur les sépales et les pétales, à leur base, dans une large fossette incolore chez la Fritillaire;

4° Sur les étamines : dans un appendice spécial provenant de la ramification

externe du filet soit à sa base (*Xanthoceras*), soit à son sommet, à l'insertion du connectif (*Viola*); dans un éperon du filet (*Corydallis*); dans le filet lui-même, épaissi à sa base (*Mirabilis*), ou dans toute sa longueur, auquel cas l'anthère avorte (étamine postérieure du *Collinsia*);

5° Sur les carpelles : à la base même de l'ovaire (Orobanchées, la plupart des Solanées); dans un appendice renflé qui provient d'une ramification du carpelle à sa base (*Pulmonaria* et autres Borraginées), ou dans une sorte d'éperon basilaire du carpelle (*Rhinanthus*); dans la partie supérieure des carpelles, formant un bourrelet plus ou moins proéminent autour de la base du style, chez un grand nombre de plantes à ovaire infère (Rubiacées, fig. 255, Ombellifères, fig. 257), Campanulacées, Cornées, etc.); dans la partie latérale des carpelles concrescents, le long de l'espace où la concrescence n'a pas eu lieu, espace qui vient s'ouvrir à l'extérieur par en bas, par le milieu, ou par en haut, pour faire sortir le trop-plein du nectar (beaucoup de Monocotylédones) (fig. 264, A). Enfin le stigmate lui-même peut contenir des sucres en abondance, devenir un vrai nectaire, tandis que le liquide stigmatique prend toutes les qualités du nectar (*Populus*, *Arum*).

Nectaires dépendant du réceptacle floral. Disque. — Le réceptacle de la fleur développe quelquefois, entre les insertions du calice, de la corolle, de l'androcée et du pistil, certaines parties accessoires de forme variée qui sont des nectaires. Ces pièces ne sont pas des feuilles, mais seulement des protubérances, des émergences du réceptacle, qui n'apparaissent que peu de temps avant l'épanouissement. Pour les distinguer des nectaires de la première catégorie, qui sont foliaires, on en désigne l'ensemble sous le nom de *disque*. Il est d'ailleurs quelquefois difficile de décider si un nectaire donné appartient au disque ou s'il est une dépendance de la base des carpelles, des étamines ou des pétales.

Le plus souvent c'est entre l'androcée et le pistil que le disque est situé. Tantôt il est composé d'un certain nombre de tubercules indépendants, disposés en verticille autour de la base du pistil, en même nombre que les sépales et les pétales et superposés, ici aux pétales (*Sedum*, *Sempervivum*, *Cobaea*, *Apocynum*), là aux sépales (Vigne), ou bien en même nombre que les carpelles et alternes avec eux (*Vinca*). Tantôt ces tubercules sont concrescents en un bourrelet à bord uni (*Ruta*), ou en une coupe à bord festonné qui entoure la base du pistil (*Diosma*, *Tamarix*). Dans les fleurs irrégulières, le disque aussi est irrégulier, développant davantage et prolongeant en forme d'écaille, tantôt son côté postérieur (*Réséda*), tantôt son côté antérieur (Labiées, Papilionacées).

Le disque est parfois situé entre la corolle et l'androcée (*Astrocarpus*, *Hippocratea*), ou bien entre le calice et la corolle (*Chironia*). Il s'étend même quelquefois dans toute la partie du réceptacle comprise entre le calice et le pistil et y forme un renflement épais dans lequel sont enchâssés les pétales et les étamines (*Cleome*, *Cardiospermum*).

La position et le nombre des pièces du disque peuvent changer d'un genre à l'autre dans une même famille, comme on le voit par exemple chez les Crucifères. On y observe tantôt seulement deux tubercules latéraux, situés entre les étamines courtes et l'ovaire (*Lunaria*); tantôt quatre tubercules, deux entre les étamines courtes et l'ovaire, et deux entre les sépales antéro-postérieurs et les deux paires d'étamines longues superposées (*Brassica*); tantôt quatre tubercules

encore, mais disposés entre les étamines longues et les étamines courtes (*Æthionema*). Ailleurs toutes les proéminences se rejoignent en un bourrelet qui laisse les étamines courtes en dehors et les étamines longues en dedans (*Sisymbrium*).

Il arrive quelquefois que le réceptacle, sans produire d'émergences spéciales, accumule des sucres dans toute l'étendue de sa couche superficielle et exsude du nectar par toute sa surface; il n'y a pas alors de nectaires localisés, mais seulement un nectaire diffus (*Anemone nemorosa*, *Caltha palustris*). Enfin dans les fleurs dites sans nectaires et sans nectar, on n'en constate pas moins une accumulation de sucres plus ou moins marquée à la base de toutes les feuilles florales et à la périphérie du réceptacle; il y a encore un nectaire diffus, mais sans exsudation (Millepertuis, Pavot, Pomme de terre, Tulipe, Blé, Avoine, etc.)

Si diverses qu'en soient l'origine et la nature morphologique, le nectaire floral existe donc toujours et possède partout la même valeur physiologique. C'est toujours une réserve sucrée destinée à alimenter la croissance des organes voisins et surtout, comme il sera dit plus tard, le développement de l'ovaire en fruit.

§ 8

Symétrie et plan de la fleur.

Symétrie de la fleur. — Quand la fleur est verticillée, si tous les verticilles qui la composent sont réguliers, la fleur tout entière est symétrique par rapport à son axe; elle est *régulière*, ou *actinomorphe* (Lychnis, Tulipe, etc.). Mais il suffit déjà qu'un seul verticille floral soit irrégulier, pour que la fleur tout entière ne soit plus symétrique que par rapport au plan de symétrie de ce verticille, pour qu'elle soit *irrégulière*, ou *zygomorphe*. Ainsi la fleur de l'Heraclee (*Heracleum barbatum*) est zygomorphe, parce que sa corolle est irrégulière, bien qu'elle ait un calice, un androcée et un pistil réguliers (fig. 179). De même la fleur du Prunier est zygomorphe, parce qu'avec un calice, une corolle et un androcée réguliers, elle a un pistil irrégulier.

Si deux des verticilles sont irréguliers, leurs plans de symétrie se confondent et ce plan unique partage la fleur en deux moitiés symétriques. Avec un calice et un pistil réguliers, les Labiées et les Orchidées, par exemple, ont la corolle et l'androcée irréguliers et symétriques par rapport au même plan.

S'il y a trois verticilles irréguliers, leur plan commun de symétrie est aussi celui de la fleur tout entière, comme dans les Scrophularinées, qui ont les trois verticilles externes irréguliers, avec un pistil régulier, ou certaines Papilionacées (Cytise, Genêt, Lupin, Sophora, etc.), qui ont le calice, la corolle et le pistil irréguliers avec un androcée régulier.

Enfin la zygomorphie atteint son plus haut degré, quand les verticilles qui composent la fleur sont tous à la fois irréguliers et symétriques par rapport au même plan. Il en est ainsi, par exemple, dans un grand nombre de Papilionacées (Haricot, Pois, Trèfle, etc.).

Le plus souvent, comme dans tous les exemples qui viennent d'être cités, le plan de symétrie est médian, ou antéro-postérieur; il partage la fleur en une moitié droite et une moitié gauche, qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir. Quelquefois cependant il affecte une position différente. Il est transversal dans le *Corydallis* et partage la fleur en une moitié antérieure et une moitié postérieure symétriques, parce que la corolle, seule verticille irrégulier, prolonge en éperon l'un de ses pétales latéraux. Il est oblique dans le Marronnier, le Sumac, etc. Enfin il est des fleurs qui sont dépourvues d'un plan de symétrie; on les dit *asymétriques* (Valériane, Canna, etc.)

Dans ce qui précède, il s'agit à la fois d'une symétrie de position et d'une symétrie de forme. Quand la fleur est spiralee, ou mi-partie verticillée et spiralee, il ne peut plus être question d'une pareille symétrie de position, puisque les feuilles y sont en tout ou en partie insérées à des hauteurs diverses. Mais la symétrie de forme pourra encore s'y manifester de deux manières différentes. Si toutes les feuilles d'un même cycle, ou d'une même formation, sont égales entre elles dans toutes les formations, tous les cycles qui la constituent étant réguliers, la fleur elle-même sera régulière. Mais si les feuilles de certains cycles sont inégales et de telle manière que le cycle, considéré comme un verticille, soit symétrique par rapport à un plan, qui est commun à tous les cycles irréguliers, la fleur tout entière sera irrégulière et pourra être regardée comme symétrique par rapport à ce même plan. C'est ainsi par exemple que les fleurs de l'Aconit et de la Dauphinelle, qui ont un calice et une corolle irréguliers, sont zygomorphes, partagées en deux moitiés symétriques par le plan médian, qui est le plan commun de symétrie du calice et de la corolle.

Plan de la fleur. — Ceci posé, il est nécessaire pour faciliter l'étude de la fleur, pour se représenter à chaque instant les rapports de nombre, de position et de symétrie des diverses parties qui la constituent, et surtout pour rendre possible la comparaison de l'organisation florale dans les plantes les plus différentes, d'en tracer le plan, au moyen de signes conventionnels. Ce plan peut être dessiné: c'est un *diagramme* floral: il peut être écrit: c'est alors une *formule* florale.

Diagrammes floraux. — La fleur étant un ensemble de feuilles insérées sur le même rameau, son diagramme s'établira conformément aux principes posés plus haut (p. 50 et p. 552), et on l'orientera toujours comme il a été dit à la p. 581 entre la bractée mère en bas et la branche mère en haut.

Pour en simplifier le tracé, on se bornera à marquer dans le diagramme le nombre et la position des diverses parties, en négligeant à dessein les caractères secondaires de grandeur, de forme, de préfloraison, de concrescence, etc. De cette manière, on pourra comparer facilement entre elles un grand nombre d'organisations florales différentes, en y saisissant d'un coup d'œil les ressemblances et les différences de nombre et de position.

Un point placé au-dessus du diagramme marque toujours la situation de la branche mère; la feuille ou la bractée mère étant au-dessous du diagramme, il est inutile de la représenter. La partie inférieure du diagramme correspond donc au côté antérieur de la fleur. De simples points suffiraient aussi à la rigueur pour indiquer le nombre et la disposition des feuilles florales; mais afin de faciliter aux yeux la vue rapide des choses, on a fait choix de signes conventionnels

différents pour marquer les diverses formations. Les feuilles du périanthe sont représentées par des arcs de cercle et, pour distinguer à première vue les sépales des pétales, on marque les premiers d'une petite proéminence qui figure

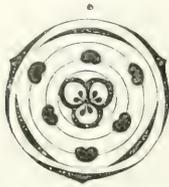


Fig. 270. — Diagramme de la fleur des Liliacées.



Fig. 271. — Diagramme de la fleur des Muscées.



Fig. 272. — Diagramme de la fleur des Iridées.

une côte médiane. Le signe employé pour les étamines ressemble à une coupe transversale simplifiée de l'anthère; on n'y tient pas compte de la disposition des sacs polliniques, ni de leur mode de déhiscence vers l'intérieur ou vers l'ex-

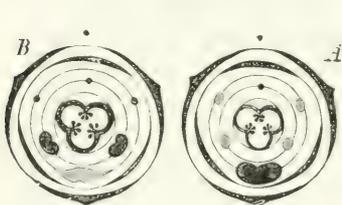


Fig. 275. — Diagramme de la fleur des Orchidées. A, Orchidées ordinaires. B, *Cypripedium*.

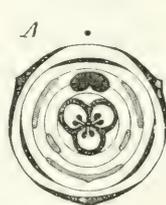


Fig. 274. — Diagramme de la fleur des Zingibéracées (*He-dychium*).

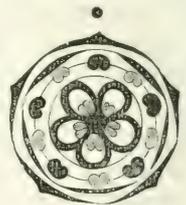


Fig. 273. — Diagramme de la fleur de la Fraxinelle (*Dictamnus Fraxinella*).

térieur. Si les étamines sont ramifiées, on l'indique en massant les signes staminaux en autant de groupes serrés, comme le montre la fig. 277 où les cinq groupes de signes correspondent à cinq étamines composées. Le pistil est figuré

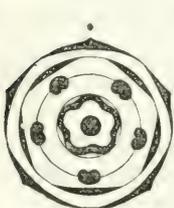


Fig. 276. — Diagramme de la fleur des Primulacées.



Fig. 277. — Diagramme de la fleur de l'*Androsæmion calycinum*.



Fig. 278. — Diagramme de la fleur du *Celas-trus*.

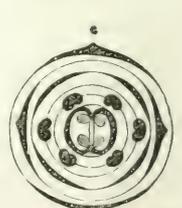


Fig. 279. — Diagramme de la fleur des Crucifères.

par une section transversale simplifiée de l'ovaire; c'est ainsi qu'il se distingue le mieux de toutes les autres parties. Les ovules y sont représentés par autant de petits ronds, qui indiquent leur situation et par conséquent celle des placentas.

S'il y a dans l'une ou l'autre des formations florales quelques feuilles avortées, mais nettement représentées pourtant, on les marque par de simples points.

Quand les étaminées sont réduites à des staminodes pétaloïdes, on les marque par des arcs de cercle.

C'est ainsi qu'ont été construits les diagrammes ci-joints, qui représentent l'organisation florale de quelques familles prises tant parmi les Monocotylédones (fig. 270-274) que parmi les Dicotylédones (fig. 275-280).

La séparation ou la conerescence des carpelles se trouvent déjà indiquées. Si l'on voulait marquer aussi, quand elle a lieu, la conerescence des autres parties soit dans le verticille qu'elles forment, soit d'un verticille à l'autre, il suffirait de relier les signes latéralement ou radialement par des traits minces.



Fig. 280. — Diagramme théorique de la fleur des Fumariacées (d'après Eichler).

Diagramme empirique et diagramme théorique. — Si l'on se borne à indiquer dans le diagramme les rapports de nombre et de position, tels qu'une recherche attentive les fait découvrir dans la fleur épanouie, on obtient un *diagramme empirique*. Mais si l'on fait entrer aussi dans le plan de la fleur le nombre et la position de parties qui ont complètement avorté et dont l'existence ne peut être constatée que par l'étude du développement, par celle de la structure, ou par la comparaison avec les plantes voisines, en un mot et d'une façon générale, si pour le construire on fait appel à des considérations théoriques, le diagramme ainsi établi sera un *diagramme théorique* (fig. 280).

Diagramme type. — Quand un certain nombre de diagrammes empiriques différents donnent tous le même diagramme théorique, le diagramme théorique commun est le *diagramme type* du système de fleurs considéré. L'établissement rigoureux de ces diagrammes types est un problème important, et dont la solution peut faire faire de grands progrès à la morphologie spéciale et par suite à l'étude des affinités des Phanérogames.

Une fois ce type floral obtenu, on peut considérer tous les diagrammes empiriques qui lui correspondent, comme autant de formes dérivées, dans lesquelles certaines feuilles ont disparu, ou bien au contraire se sont ramifiées et ont été remplacées par plusieurs autres.

Formules florales. — La composition de la fleur peut être résumée aussi dans une expression formée de lettres et de chiffres, c'est-à-dire dans une formule. Une pareille formule a sur un diagramme l'avantage de se prêter à la généralisation; il suffit d'y remplacer les coefficients numériques par des lettres.

Dans l'établissement des formules florales, on part de ce fait préalablement démontré que la fleur ne renferme pas autre chose que des feuilles, simples ou ramifiées, et que le pédicelle borne toujours son rôle à être la commune origine et le support commun de ces feuilles. Dès lors il est permis de faire abstraction du pédicelle, de ne considérer que les feuilles et d'écrire que la fleur F se compose de l'ensemble, de la somme de toutes ces feuilles f , en posant $F = \Sigma f$.

On développe ensuite cette somme de feuilles, Σf , en autant de termes que la fleur contient de verticilles différents, en quatre termes par exemple, si la fleur est complète et si chacune des quatre formations ne renferme qu'un seul verticille. Ces termes se trouvant séparés par le signe $+$, la formule est très facile

à lire. Chaque verticille ou formation s'écrit en fonction des feuilles qui le composent; il suffit pour cela d'affecter la lettre capitale qui désigne une de ces feuilles : S un sépale, P un pétale, E une étamine, C un carpelle, d'un coefficient numérique déterminé indiquant leur nombre, ou d'un coefficient indéterminé m, n, p, q , si l'on veut obtenir une formule générale.

Quand une formation contient plus d'un verticille, on répète l'expression du verticille autant de fois qu'il est nécessaire, en marquant d'un accent les éléments du second verticille, de deux accents ceux du troisième, etc.

Quand plusieurs feuilles sont unies entre elles, soit latéralement dans le même verticille, soit radialement d'un verticille à l'autre, par suite d'une communauté de croissance intercalaire à leur base commune, on les met entre crochets [. Si l'ovaire est infère, la formule sera tout entière entre crochets.

Si les verticilles successifs alternent, comme c'est la règle, le fait n'a pas besoin d'indication spéciale. Si deux verticilles successifs ont leurs éléments superposés, comme il arrive quelquefois, on en fait mention en mettant la lettre du premier verticille en indice au bas de la lettre du second; ainsi, par exemple, E_p désigne une étamine superposée au pétale.

Il est aisé de voir que cette notation se prête plus ou moins facilement à toutes les combinaisons. Aussi, sans y insister davantage, suffira-t-il de citer ici quelques exemples particuliers de ces formules.

MONOCOTYLÉDONES.

<i>Colchicum</i> . . .	$F = 5S + 5P + 5E + 5E' + 5C.$
<i>Butomus</i> . . .	$F = 5S + 5P + 5.2E + 5E' + 5.2C.$
<i>Tulipa</i>	$F = 5S + 5P + 5E + 5E' + 5C.$
<i>Agaphis</i>	$F = 5[S + E] + 5[P + E'] + [5C].$
<i>Hyacinthus</i> . .	$F = [5S + 5P + 5E + 5E'] + [5C].$
<i>Alstrœmeria</i> . .	$F = 5S + 5P + 5E + 5E' + 5C.$
<i>Iris</i>	$F = [5S + 5P + 5E + 5C].$
<i>Eriocaulon</i> . .	$\{F_m = 2S + 2P + 2E + 2E'.$
	$\{F_f = 2S + 2P + [2C].$

DICOTYLÉDONES.

<i>Sedum</i>	$F = 5S + 5P + 5E + 5E' + 5C.$
<i>Agrostemma</i> . .	$F = [5S] + 5P + 5E + 5E' + [5C].$
<i>Erica</i>	$F = 4S + [4P] + 4E + 4E' + [4C].$
<i>Solanum</i>	$F = [5S] + [5P + 5E] + [2C].$
<i>Primula</i>	$F = [5S] + [5P + 5E_p] + [5C].$
<i>Spirœa</i>	$F = [5S + 5P + 5E + 5E' + 5.2E_p] + 5C.$
<i>Pyrus</i>	$F = [5S + 5P + 5E + 5E' + 5.2E_p + 5C].$
<i>Juglans</i>	$F_f = [2S + 2P + 2P' + 2C].$

On voit déjà, par ces quelques exemples pris au hasard, que la formule générale : $F = mS + nP + pE + p'E' + qC$, avec des concrescences diverses, exprime une organisation florale très fréquente.

§ 9

Polymorphisme de la fleur.

On sait déjà que la même plante peut porter, aux divers points de son corps, des fleurs de plusieurs sortes. Les végétaux monoïques (voir p. 579) offrent, en effet, les exemples les plus frappants d'un pareil dimorphisme floral. On sait aussi, par l'exemple des végétaux dioïques, que deux plantes de la même espèce peuvent produire des fleurs très différentes. Mais ce polymorphisme des fleurs, tant sur la même plante que sur des plantes différentes de la même espèce, s'exprime suivant les cas de plusieurs autres manières et il est nécessaire, tant pour la morphologie elle-même qu'en vue des applications physiologiques ultérieures, de fixer par quelques exemples les principaux aspects de cette question.

Polymorphisme des fleurs sur la même plante. — 1^o Fleurs unisexuées.

— Le polymorphisme se présente souvent comme un résultat de l'unisexualité des fleurs et se manifeste alors de quatre manières différentes. Le plus ordinairement la plante est monoïque, elle a des fleurs mâles et des fleurs femelles (Pin, Maïs, Arum, Chêne, Melon, etc.). Parfois elle porte des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles (certains *Galium*, *Veratrum*, etc.), ou bien des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles (certains *Atriplex*). Enfin quelquefois elle produit en même temps trois sortes de fleurs : hermaphrodites, mâles et femelles : il y a trimorphisme, comme dans l'Érable (*Acer campestre*), et la plante est dite *polygame*. Dans les Orchidées du genre *Catasetum*, ces trois formes de fleurs sont tellement différentes que, les ayant rencontrées d'abord sur autant de plantes distinctes, on n'a pas hésité à en faire trois genres : *Catasetum tridentatum* pour les fleurs mâles, *Monacanthus viridis* pour les fleurs femelles, *Myanthus barbatus* pour les fleurs hermaphrodites, jusqu'au jour où l'on a rencontré ces trois formes réunies sur la même plante.

Les fleurs mâles et femelles ne s'épanouissent pas toujours simultanément. Si les premières s'ouvrent et disséminent leur pollen pendant que les secondes sont encore fermées, la plante est dite *protandre*. Si, au contraire, les fleurs femelles s'épanouissent avant que les fleurs mâles n'aient achevé leur développement, la plante est dite *protogyne*. Des cas semblables ont été observés dans le Noyer et le Noisetier.

2^o Fleurs cléistogames (1). — Certaines plantes produisent, outre les fleurs ordinaires qui s'épanouissent régulièrement, d'autres fleurs plus petites et toujours closes : ces dernières sont dites *cléistogames*. Elles gardent l'apparence de boutons : leurs pétales sont rudimentaires ou complètement avortés ; leurs étamines, souvent réduites en nombre, portent des anthères très petites contenant un petit nombre de grains de pollen. Ceux-ci, munis d'une membrane très mince et très transparente, émettent souvent leurs tubes pendant qu'ils sont encore renfermés dans les sacs polliniques. Enfin, le pistil, très réduit dans ses dimensions, porte un stigmate qui, dans certains cas, est à peine développé et se trouve remplacé par une simple ouverture au sommet de l'ovaire. Ces fleurs ne sécrètent pas de nectar et n'émettent aucune odeur. Elles produisent néanmoins des fruits bien conformés, des graines en abondance et même, sur une plante donnée, elles fournissent une beaucoup plus grande quantité de graines que les fleurs parfaites. Quelquefois elles s'enfoncent dans la terre et c'est dans le sol que les graines parviennent à maturité (*Oxalis*, *Linaria*), ou bien elles sont portées sur des rameaux souterrains (*Vicia*).

Elles se développent avant les fleurs parfaites (*Ononis*), ou après (*Viola*, *Oxalis*), ou en même temps. Leur formation est d'ailleurs largement influencée par les conditions de milieu extérieures, car pendant certaines saisons et dans certaines localités il ne se forme sur la plante que des fleurs cléistogames, ou que des fleurs parfaites (2). Elles accompagnent quelquefois les fleurs ordinaires dans la

(1) Mohl : *Einige Bemerkungen über dimorphe Blüten* (Botanische Zeitung, 1865). — Darwin : *Des différentes formes de fleurs*, ch. viii, p. 517. Trad. française, Paris, 1878.

(2) Dans certaines plantes aquatiques (*Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Menyanthes*, *Euryale*, etc.), toutes les fleurs situées dans l'air s'ouvrent comme à l'ordinaire ; mais celles qui se trouvent submergées demeurent closes, sans doute pour protéger leurs parties internes contre le

même inflorescence. Ainsi dans certaines Acanthacées, les fleurs centrales de chaque inflorescence sont cléistogames.

On connaît aujourd'hui une cinquantaine de genres doués de fleurs cléistogames : une quarantaine parmi les Dicotylédones, où elles sont surtout fréquentes chez les Papilionacées (*Ononis*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Glycine*, etc.), les Acanthacées, les Malpighiacées, ainsi que dans les genres *Viola*, *Ocalis*, *Lamium*, etc. : une dizaine parmi les Monocotylédones (*Juncus*, *Hordeum*, *Cattleya*, etc.).

Tout est disposé dans les fleurs cléistogames pour produire, avec la moindre dépense de matière nutritive, la plus grande quantité possible de graines et pour placer celles-ci dans les conditions où leur développement ultérieur est le mieux assuré.

5° Forme diverse des fleurs dans la même inflorescence. — Chez un grand nombre de plantes à fleurs hermaphrodites, les fleurs qui occupent la région inférieure ou externe de l'inflorescence diffèrent de celles qui se forment dans la partie supérieure ou interne.

Le plus souvent les fleurs de la périphérie sont plus grandes et plus remarquables que celles du centre. On sait que chez un grand nombre de Composées, la corolle est irrégulière et grande dans les fleurs qui occupent la périphérie du capitule, régulière et petite dans celles de la région centrale. Certaines Umbellifères, quelques Crucifères, plusieurs *Hydrangea* et *Viburnum*, ont aussi les fleurs de la périphérie plus grandes et autrement développées que les autres. Chez certaines Acanthacées, les fleurs de la circonférence sont grandes, celles de la zone intermédiaire ont une grandeur moyenne, celles du centre sont cléistogames; de sorte que l'inflorescence renferme ici trois sortes de fleurs. Ces fleurs périphériques plus grandes ont leurs parties internes plus ou moins avortées. Ainsi dans l'Hortensia et la Viorne, la corolle, les étamines et le pistil y avortent; le calice seul s'y développe. Dans certaines Composées, l'androcée et le pistil avortent dans les fleurs à grande corolle de la périphérie du capitule; chez d'autres, les étamines seules disparaissent et les fleurs périphériques sont femelles.

Ailleurs, ce sont au contraire les fleurs supérieures ou centrales de l'inflorescence qui avortent plus ou moins et se colorent plus vivement que les fleurs ordinaires. Ainsi dans les *Muscari* et *Bellevalia*, les fleurs supérieures demeurent à l'état de boutons sans s'épanouir, mais ces boutons et les pédicelles très allongés qui les portent prennent une brillante coloration. De même chez certaines Sauges (*Salvia Horminum*, etc.), les bractées des fleurs supérieures sont larges et vivement colorées, tandis que les fleurs elles-mêmes avortent à leur aisselle.

Ailleurs encore, la fleur centrale seule diffère par quelque caractère de toutes les autres fleurs de l'inflorescence. Dans la Carotte et certaines Umbellifères voisines, ses pétales agrandis sont colorés en rouge pourpre. Dans les *Ruta* et *Adoca*, elle est pentamère, pendant que toutes les autres sont tétramères. Dans les Euphorbes elle est régulière, tandis que toutes les autres sont irrégulières.

Polymorphisme des fleurs sur des plantes différentes de même espèce.

1° Plantes unisexuées et polygames. — Entre plantes distinctes de la même

contact de l'eau. Ce ne sont pas là de vraies fleurs cléistogames. De même, chez certaines plantes, les fleurs qui sont ou trop précoces, ou trop tardives, s'épanouissent mal ou demeurent closes, sans pour cela revêtir l'ensemble des caractères des vraies fleurs cléistogames.

espèce. le polymorphisme floral peut résulter de l'unisexualité des fleurs; il s'exprime alors de trois manières différentes. Le plus souvent certaines plantes, dites mâles, ne portent que des fleurs staminées, d'autres, dites femelles, que des fleurs pistillées; l'espèce est dioïque (Saule, Chanvre, Dattier, etc.). Chez quelques espèces dioïques, dont les Restiacées de l'Australie et du Cap offrent les plus frappants exemples, la différenciation des fleurs est liée à une différenciation très profonde de la plante entière. Parfois, à côté de plantes hermaphrodites, l'espèce renferme des plantes femelles, comme on le voit dans le Thym et quelques autres Labiées (Origan, Menthe, Brunelle, etc.), dans la Scabieuse, la Vipérine et le Plantain. Enfin quelquefois l'espèce présente à la fois des plantes hermaphrodites, des plantes mâles et des plantes femelles; elle est trioïque, comme le Frêne, le Fraisier, le Fusain, la Bourdaine, l'Asperge en offrent des exemples. Dans ces deux derniers cas, l'espèce est dite polygame.

2^o **Plantes hétérostylées.** — Quand l'espèce ne produit que des fleurs hermaphrodites, on rencontre assez souvent sur les diverses plantes qui la composent des fleurs de deux ou même de trois formes différentes.

La Primevère officinale, par exemple, se présente sous deux formes, à peu près égales en nombre, qui diffèrent l'une de l'autre par la longueur du pistil et des étamines (fig. 281). Dans l'une (A) le style, aussi long que le tube de la corolle, amène le stigmate au niveau du bord ou même un peu au-dessus en le faisant proéminer

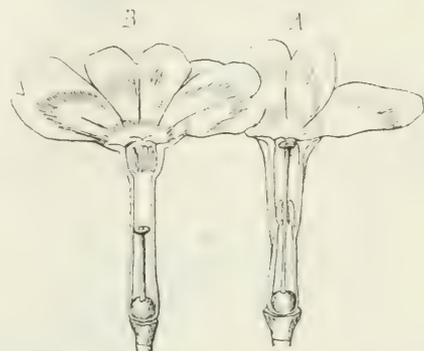


Fig. 281. — Fleurs de Primevère (*Primula officinalis*) coupée en long. A, forme à style long; B, forme à style court (d'après Darwin).

au dehors; les étamines ont leurs filets courts et leurs anthères attachées au milieu du tube de la corolle. Dans l'autre (B), le style est court et le stigmate n'arrive que vers le milieu du tube de la corolle; les étamines, au contraire, ont leurs filets plus longs et leurs anthères attachées près de l'ouverture du tube. Dans la forme à long style les pétales sont plus grands, les grains de pollen plus petits (fig. 282), le stigmate plus renflé et ses papilles plus longues, la floraison plus précoce et les graines moins nombreuses que dans la forme à style court. La Primevère officinale est donc hétérostylée dimorphe. Il en est de même des autres Primevères

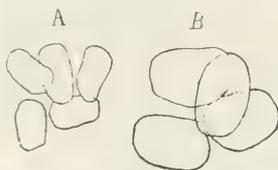


Fig. 282. — Grains de pollen de Primevère (*Primula grandiflora*). A, contour des grains dans la forme à style long; B, dans la forme à style court (d'après Darwin).



Fig. 283. — Fleurs de Lin (*Linum grandiflorum*), périanthe détaché. A, forme à styles longs; B, forme à styles courts (d'après Darwin).

(*Primula elatior*, *grandiflora*, *sinensis*, *Auricula*, etc.), et de quelques autres Primulacées (*Hottonia*, *Androsace*, etc.).

Le même dimorphisme se présente dans plusieurs autres plantes, dans le Lin

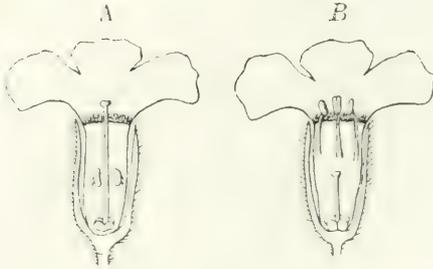


Fig. 284. — Fleurs de Pulmonaire (*Pulmonaria angustifolia*), coupée en long. A, forme à style long; B, forme à style court (d'après Darwin)

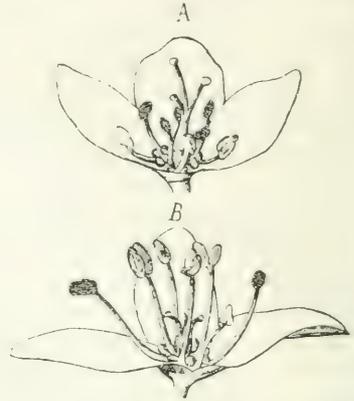


Fig. 285. — Fleurs de Sarrasin (*Polygonum Fagopyrum*), coupée en long. A, forme à styles longs; B, forme à styles courts (d'après Darwin).

(*Linum grandiflorum*, *perenne*, *flavum*, etc.) (fig. 285), la Pulmonaire (*Pulmo-*

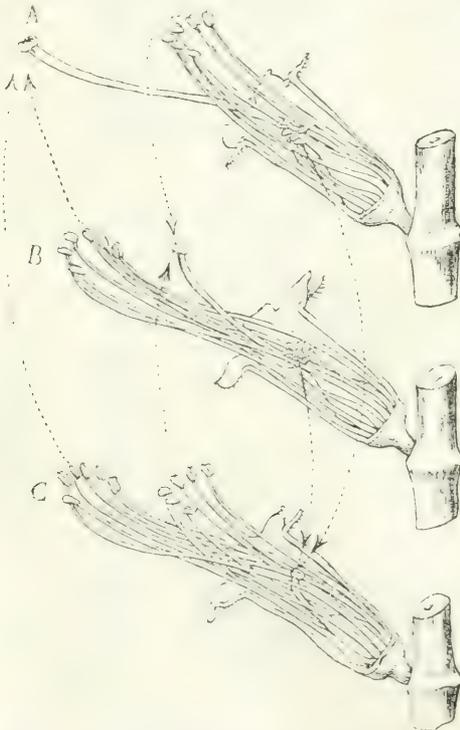


Fig. 286. — Fleurs de la Salicaire (*Lythrum Salicaria*), périanthe enlevé en avant. A, forme à style long; B, forme à style moyen; C, forme à style court (d'après Darwin).

narria officinalis, *angustifolia*) (fig. 284), le Sarrasin (*Polygonum Fagopyrum*) (fig. 285), beaucoup de Rubiacées (*Mitchella*, *Borreria*, *Faramea*, *Cinchona*, etc.).

Quelques autres espèces se présentent sous trois formes différentes. La Salicaire (*Lythrum Salicaria*) possède une forme à style court, une forme à style trois fois plus long que la première, et une forme à style de longueur moyenne entre les deux précédentes (fig. 286). Dans la forme à style court (C), les deux verticilles d'étamines dépassent la corolle; les moins longues ont leurs filets blancs et leur pollen jaune; les plus longues ont leurs filets roses et leur pollen vert. Dans la forme à style long (A), l'un des verticilles d'étamines demeure inclus dans la corolle, l'autre atteint la longueur des étamines les plus courtes de la forme à style court; elles

atteint la longueur des étamines les plus courtes de la forme à style court; elles

ont toutes le pollen jaune. Dans la forme à style moyen (B), l'un des verticilles d'étamines est aussi inclus dans la corolle, l'autre acquiert la longueur des plus longues étamines de la forme à style court; les premières ont les filets blancs et le pollen jaune, les secondes ont les filets roses et le pollen vert. Le stigmate de la forme à style court se trouve à la même hauteur que les anthères des courtes étamines des deux autres formes. Le stigmate de la forme à style long correspond aussi aux anthères des plus longues étamines des deux autres formes. Enfin le stigmate de la forme à style moyen est à la même hauteur que les anthères des courtes étamines de la forme à style court et des longues étamines de la forme à style long.

Le même trimorphisme s'observe dans certains *Oxalis* (*O. speciosa*, *valdiviana*, *Regnelli*, *rosea*, etc.), tandis que d'autres espèces du même genre sont homostylées (*O. acetosella*, etc.). On le retrouve encore dans certains *Pontederia*.

§ 10

Anomalies de la fleur.

On observe quelquefois dans la nature, et beaucoup plus souvent dans les plantes cultivées, des fleurs déviées de quelque façon de leur organisation normale. Les anomalies qu'elles présentent sont quelquefois utiles à l'homme qui a intérêt à les fixer, ce qu'il fait par les moyens habituels de conservation que nous avons déjà indiqués sommairement : marcotte, bouture, greffe, et sur lesquels nous reviendrons plus tard. Elles ont parfois aussi une grande valeur scientifique parce qu'elles viennent mettre en pleine évidence la véritable nature morphologique des feuilles florales les plus différenciées, comme les étamines et les carpelles, en les ramenant par d'insensibles transitions à l'état de feuilles ordinaires. C'est à ce dernier point de vue seulement que nous considérerons ici ces anomalies. Sans en entreprendre l'histoire complète, nous nous bornerons à signaler les principales et surtout celles qui ont un intérêt direct au point de vue de la démonstration de la vraie nature de la fleur (1).

Anomalies de l'inflorescence. Inflorescences doubles. — On trouve parfois, comme il a été dit plus haut, dans les inflorescences à fleurs nombreuses, certaines fleurs plus grandes et plus éclatantes que les autres, mais aussi plus ou moins complètement avortées.

Ainsi dans l'inflorescence de l'Hortensia, les fleurs de la circonférence ont un calice très grand et dans lequel toutes les autres parties ont avorté; celles du centre ont un calice très court et une organisation normale. Par la culture on est arrivé à rendre toutes les fleurs du centre pareilles à celles de la circonférence, c'est-à-dire à exagérer le développement du calice coloré aux dépens des trois autres verticilles qui avortent. On a transformé ainsi, comme disent les jardiniers, les Hortensias *simples* en Hortensias *doubles*. En faisant de même pour la

(1) Consulter : Moquin-Tandon : *Éléments de tératologie végétale*, 1844. — Masters : *Vegetable Teratology*, Londres, 1869. — Frank : *Die Krankheiten der Pflanzen*, p. 248, 1880.

Viorne (*Viburnum Opulus*), on a obtenu cette variété stérile appelée vulgairement Boule-de-neige.

Dans les Dahlias, les Reines-Marguerites et en général dans les Composées dont le capitule a deux sortes de fleurs, les fleurs du centre sont tubuleuses régulières, à corolles petites, mais à organisation complète, celles de la périphérie sont irrégulières, à corolle grande,

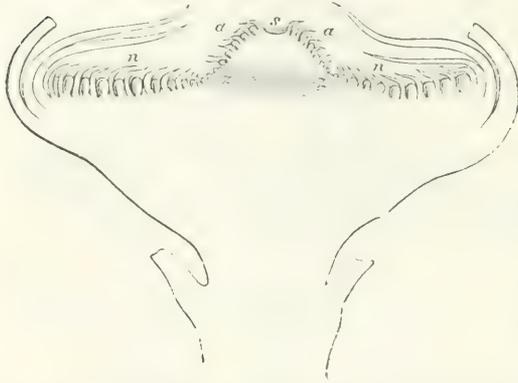


Fig. 287. — Section longitudinale d'un jeune capitule de Grand-Soleil (*Helianthus annuus*) dont le large réceptacle a été blessé au sommet *s*. La croissance s'est continuée sur une zone intercalaire *zz*, en produisant un cône qui forme sur ses flancs, de haut en bas, des bractées renversées *aa*, et des fleurs à leurs aisselles inférieures (Sachs).

mais à pistil avorté. La culture arrive à rendre les fleurs du centre pareilles à celles de la périphérie, c'est-à-dire à y exagérer le développement de la corolle aux dépens du pistil qui avorte. L'inflorescence acquiert ainsi plus d'éclat, plus de durée, et l'on a transformé le Dahlia simple, la Reine-Marguerite simple, etc., en Dahlia double, en Reine-Marguerite double, etc.

La fleur avorte parfois complètement en se réduisant à un petit bouton terminant le pédicelle. Ainsi dans la grappe

du *Muscari comosum*, les fleurs supérieures se réduisent à leurs pédicelles colorés, qui forment une touffe terminale. Ainsi encore dans la variété du Chou qu'on appelle Chou-fleur, la ramification des pédicelles de l'inflorescence a été fort exagérée, mais au sommet de chaque pédicelle la fleur avorte.

Dans le jeune capitule des Composées, notamment du Grand-Soleil, il arrive quelquefois que le réceptacle, arrêté par quelque blessure dans sa croissance terminale, subit une croissance intercalaire le long d'une zone annulaire située à peu de distance du sommet. Celui-ci est alors soulevé de plus en plus et forme un cône sur les flancs duquel se forment, du sommet à la base, de nouvelles bractées et à leurs aisselles de nouvelles fleurs (fig. 287).

Anomalies de la fleur. Fleurs doubles, fleurs vertes, etc. — Dans la fleur elle-même, il arrive souvent que les feuilles d'un verticille revêtent en tout ou en partie les caractères des feuilles du verticille qui suit ou de celui qui précède : il y a *métamorphose*, et la métamorphose est dite ascendante ou progressive dans le premier cas, descendante ou régressive dans le second. Citons quelques exemples de ces deux manières d'être.

Métamorphose progressive. — On voit des bractées de l'involucre devenir pétales dans l'Anémone ; des sépales se transformer en pétales dans la Primevère, la Roncée, la Renoncule ; des sépales et souvent des pétales se métamorphoser en étamines en développant à leur surface des sacs polliniques ; fréquemment aussi des sépales, des pétales et surtout des étamines passer à l'état de carpelles en produisant des ovules sur leurs bords. Ce dernier cas, particulièrement instructif, se présente notamment dans le Pavot, le Rosier, la Joubarbe des

foits, etc. On y voit souvent les étamines intérieures de l'androcée transformées, soit en carpelles tout semblables aux carpelles normaux et qui s'ajoutent à ceux du pistil (fig. 288), soit en feuilles mixtes qui portent des ovules sans cesser de porter du pollen, qui sont déjà devenues des carpelles sans avoir perdu encore leur caractère d'étamines; ce sont des stamino-carpelles.

Dans ces feuilles mixtes (fig. 289), tantôt l'anthère n'a subi aucune altération et porte, comme à l'ordinaire, quatre sacs polliniques; seul le filet s'est élargi, s'est creusé en gouttière et a produit sur chaque bord un rang d'ovules (a). Tantôt un des sacs polliniques externes a disparu et le bord correspondant porte un rang d'ovules (b et d). Tantôt les deux sacs externes ont été remplacés par deux rangs d'ovules et la feuille est étamine en dedans, carpelle en dehors (c et e).

Métamorphose régressive. — On a observé un retour à l'état des feuilles végétatives dans la spathe de l'Arum, dans les bractées de l'involucre du Pyrèthre, de la Centaurée, etc., dans les bractées isolées de l'épi du Plantain, du Bugle, de la Valériane, etc. On voit souvent les sépales et les pétales redevenir feuilles ordinaires (Crucifères, Renonculacées, Alsinées, Primulacées, Composées, etc.). S'il est rare de voir les étamines se transformer en feuilles vertes, il est très fréquent de leur voir prendre le caractère de pétales. On sait, en effet, que dans certaines plantes (*Lopezia*, *Alpinia*, *Canna*, etc.), quelques-unes des étamines, sans développer leurs sacs polliniques, s'élargissent en autant de staminodes pétaloïdes parfois vivement colorés et dont l'éclat s'ajoute à celui de la corolle. Ce qui se produit constamment dans ces plantes, se produit accidentellement chez d'autres. Ainsi il y a des Anémones, des Cerisiers, etc., dont les fleurs ont une partie de leurs étamines, et parfois même toutes leurs étamines transformées ainsi en lames pétaloïdes. Ce sont, comme on dit, des Anémones doubles, des Cerisiers doubles.

On est arrivé par la culture à faire doubler de la sorte un grand nombre de fleurs, en pétalisant leurs étamines. Le nombre des pétales surnuméraires ainsi ajoutés aux pétales normaux est d'autant plus considérable que la fleur renferme un plus grand nombre d'étamines; il atteint son maximum dans le Rosier, la Renoncule, la Pivoine, le Pavot, etc.

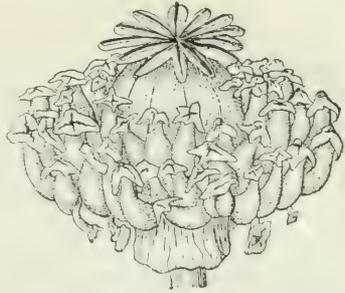


Fig. 288. — Étamines transformées en carpelles dans une fleur anormale de Pavot (d'après Frank).

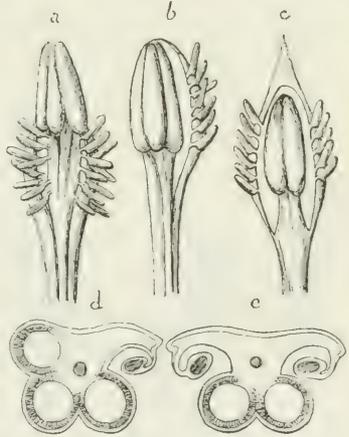


Fig. 289. — Stamino-carpelles pris dans une fleur anormale de Joubarbe (*Sempervivum tectorum*). a, l'anthère est complète, le filet seul porte des ovules; b, l'un des sacs polliniques est remplacé par une rangée d'ovules; d, la même coupée transversalement; c, les deux sacs polliniques externes sont remplacés par deux rangs d'ovules; e, la même coupée transversalement (d'après Engler).

Ces fleurs doubles sont très instructives pour la morphologie par les nombreuses transitions qu'on y observe entre les étamines normales et les pétales (la fig. 290 en montre un exemple).

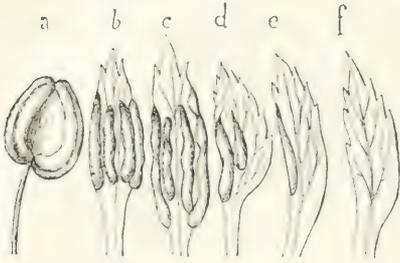


Fig. 290. — Transformation progressive de l'étamine en pétale dans une fleur double de Rosier (*Rosa sinensis*). a, étamine ordinaire; b et c, les quatre sacs polliniques se sont allongés davantage sur la face supérieure du limbe élargi; d, deux des sacs ont disparu; e, il n'en reste plus qu'un seul; pétale coloré dépourvu de pollen, (d'après Celakowsky).

Enfin dans les fleurs doubles les carpelles se transforment souvent en étamines, en pétales ou en feuilles vertes; cette transformation offre un grand intérêt parce qu'elle entraîne à des degrés divers celle des ovules et qu'elle nous éclaire sur la véritable constitution de ces corps. Ainsi, quand le carpelle du Trèfle décolle ses bords et s'étale en une feuille, chaque ovule déploie en même temps son tégument en un segment de feuille, sur lequel le nucelle proémine comme une simple émergence (fig. 291).

Quand le pistil est gamocarpelle, ses

diverses feuilles se séparent en même temps qu'elles s'ouvrent; s'il est concrescent avec les parties externes, il s'en dégage et d'infère redevient supère, comme on le voit

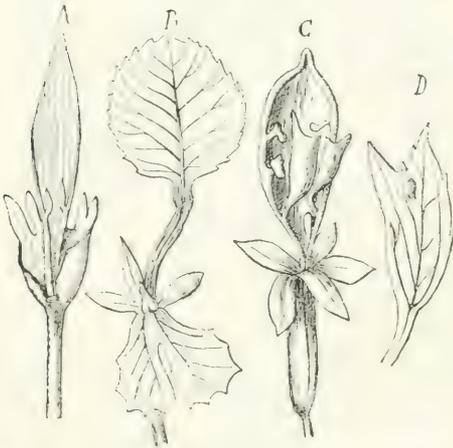


Fig. 291. — Transformation en feuille du carpelle du Trèfle (*Trifolium repens*). A, carpelle foliacé ouvert portant deux ovules rudimentaires. B, le carpelle est remplacé par une feuille pétiolée à limbe stérile. C, le carpelle ouvert porte sur ses bords des ovules à divers degrés de transformation en lobes de feuilles. D, l'un de ces ovules dont le tégument étalé en feuille porte le nucelle à sa face supérieure (A, d'après Cramer; B, C, D, d'après Caspari).

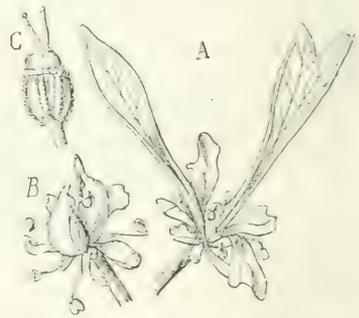


Fig. 292. — Transformation en feuilles du pistil gamocarpelle de la Carotte. A, l'ovaire infère a disparu et les deux carpelles sont devenus des feuilles pétiolées. B, les deux carpelles, devenus supères, ont encore leur ovaire repleaté avec un ovule sur chaque bord. C, la fleur normale, après écartement du périnthe et de l'androécie (d'après Cramer).

dans la Carotte (fig. 292). Cette virescence du pistil et des ovules a été étudiée avec beaucoup de soin dans un grand nombre de plantes, notamment dans les Renonculacées, Crucifères, Rosacées, Énothéracées, Composées, etc. (1).

(1) Voir sur ce sujet, très important pour éclairer la nature morphologique des diverses parties de l'ovule: Brongniart: Ann. des sc. nat. 2^e série, p. 508, 1, 1854 et 5^e série II, p. 20, 1844. — Cramer: *Bildungsabweichungen bei einigen Pflanzenfamilien*. Zurich, 1864. — Celakowsky: *Botanische Zeitung*, 1875.

Quelquefois toutes les feuilles florales passent ensemble à l'état de petites feuilles munies de chlorophylle, et l'on obtient une fleur verte, une Rose verte, par exemple.

C'est encore une anomalie, mais d'une nature toute différente, quand la fleur, normalement unisexuée, développe à la fois un androcée et un pistil, comme on le voit quelquefois dans le Charme, le Saule, le Peuplier (fig. 295); ou quand, normalement irrégulière, elle devient régulière par un retour qu'on appelle une *pélorie*; ou quand le pédicelle continue à croître au-dessus du pistil en formant un rameau qui traverse la fleur de part en part; ou quand, à l'aisselle des sépales ou des pétales, se développent des bourgeons qui s'allongent en rameaux floraux en rendant la fleur *prolifère*. Il suffit de signaler ces divers cas, sans y insister.

En dehors des transformations par virescence des carpelles dont il a été question plus haut, les ovules présentent aussi parfois des anomalies d'organisation. Ainsi l'on observe quelquefois deux nucelles dans le même tégument interne (*Morus alba*), ou encore deux nucelles munis chacun d'un tégument interne propre, et enveloppés ensemble par un tégument externe (*Orchis Morio*, *Gymnadenia conopsea*, *Iris sibirica*, etc.).

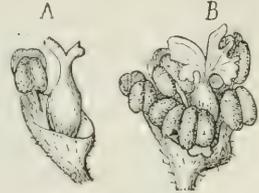


Fig. 295. — Deux fleurs femelles de Tremble (*Populus tremula*), l'une A avec une seule, l'autre B avec plusieurs étamines, qui la rendent hermaphrodite (d'après Frank).

SECTION II

PHYSIOLOGIE DE LA FLEUR

La fleur, on l'a vu, est une pousse ou une portion de pousse différenciée en vue de la formation des œufs. Aussi est-elle douée de deux sortes de fonctions. Comme pousse ou portion de pousse, elle participe aux fonctions générales dévolues à la tige et surtout aux feuilles dans tout le reste du corps. Comme organe de la formation des œufs, elle est le siège d'une série de phénomènes particuliers dont le dernier terme produit l'œuf. Nous avons donc à étudier, d'abord ces fonctions générales dont la fleur jouit comme partie constitutive du corps vivant, puis ces fonctions spéciales qu'elle accomplit comme fleur.

§ 11

Fonctions générales de la fleur.

La fleur absorbe et dégage des radiations dans le milieu extérieur, elle y absorbe et y dégage des gaz, elle y émet souvent des liquides, enfin sous l'influence de causes externes elle y accomplit des mouvements. Examinons tour à tour ces divers points.

Géotropisme de la fleur. — Les pédicelles qui portent les fleurs ou les groupes de fleurs se montrent souvent doués, à des degrés divers, de géotropisme négatif et tendent à se placer verticalement (*Aconitum*, *Antirrhinum*, *Eschulus*, etc.). Les feuilles du périanthe elles-mêmes sont parfois nettement géotropiques et le tube qu'elles forment se redresse sous l'influence de la pesanteur, comme on le voit par exemple dans le Colchique et le Safran.

La formation des fleurs est indépendante de la radiation. — Le développement des feuilles florales est indépendant de l'influence directe des radiations lumineuses. Pourvu qu'une nourriture suffisante ne cesse pas de lui parvenir, la fleur naît et se développe à l'obscurité comme en pleine lumière (1). Elle y prend la même forme, la même couleur, la même dimension; elle y produit du pollen et des ovules bien conformés. La seule différence, et elle est sans importance, c'est que les sépales et les carpelles, s'ils sont normalement verts, demeurent alors incolores ou jaunâtres.

La condition de nutrition dont on vient de parler peut être remplie de deux manières différentes. Si la plante s'est constituée au préalable une réserve nutritive suffisante pour le développement de ses fleurs, elle pourra être placée tout entière à l'obscurité. Il est indifférent d'ailleurs que la réserve soit accumulée dans une tige tuberculeuse (*Iris*, *Safran*), dans une racine tuberculeuse (*Orchis*), ou dans les feuilles épaissies d'un bulbe (*Tulipe*, *Jacinthe*). Si au contraire le végétal, au moment où il se dispose à fleurir, ne possède pas une pareille réserve, il faut pour obtenir le plein développement de ses fleurs à l'obscurité, laisser à la lumière toute sa région feuillée et n'introduire dans la chambre obscure que le sommet de la tige ou des branches. A cet effet on dispose la plante, un Haricot par exemple, comme l'indique la figure 294. Le sommet de la tige pénètre dans une boîte *ab* en carton noirci, par une petite ouverture pratiquée dans le fond. Les fleurs acquièrent ainsi à l'obscurité leur développement normal, tout le reste de la plante étant à la lumière.

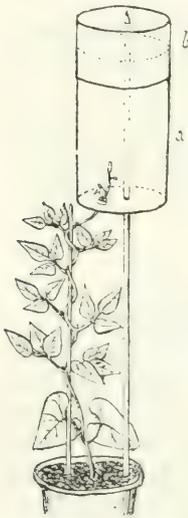


Fig. 294. — Développement des fleurs à l'obscurité (d'après Sachs).

Héliotropisme de la fleur. — Mais si la lumière n'est pas nécessaire au développement des fleurs, elle agit cependant avec plus ou moins de force sur la croissance du pédicelle et parfois même sur celle des feuilles qu'il porte. Son action est habituellement retardatrice: il en résulte, si l'éclairage est unilatéral, une flexion vers la source, un héliotropisme positif.

La tendance des fleurs vers la lumière est bien connue. On a remarqué depuis longtemps que certaines fleurs, solitaires ou groupées, n'occupent pas la même position aux différentes heures de la journée. Tournées le matin vers l'orient, elles se dirigent peu à peu vers l'occident en passant par le sud, suivant ainsi la marche du soleil. C'est même chez elles qu'a été aperçue pour la première fois l'action générale que la radiation exerce sur la croissance du corps de la

(1) Sachs : *Physiologie végétale*, p. 26, 1868.

plante. Néanmoins c'est tout récemment que nos connaissances sur l'héliotropisme des fleurs se sont généralisées et précisées (1).

Le plus souvent, c'est le pédicelle qui est héliotropique et qui déplace passivement la fleur ou le groupe de fleurs qui le termine ; quelquefois pourtant les diverses feuilles florales s'infléchissent directement sous l'influence de la lumière.

Héliotropisme du pédicelle. — Ordinairement le pédicelle s'infléchit vers la lumière, mais c'est tantôt pour prendre une situation invariable, tantôt au contraire pour se déplacer continuellement avec le soleil. La première manière d'être se rencontre dans la grande majorité des fleurs, mais, suivant les plantes, la flexion exige pour se produire une plus ou moins grande intensité lumineuse. Les unes courbent leurs fleurs en plein soleil (*Helianthus*) ; les autres les conservent verticales dans les lieux ensoleillés et les penchent au contraire dans les endroits ombragés (*Chrysanthemum*, *Achillea*, *Anthriscus*, *Geranium*, etc.). Les fleurs de Scabieuse s'inclinent vers une lumière d'intensité moyenne, où les fleurs de Gentiane demeurent verticales.

Il est à remarquer que le Grand-Soleil, regardé par tout le monde comme le type des fleurs qui se déplacent avec le soleil, appartient au contraire à la catégorie des fleurs à position fixe. Les capitules du Salsifis (*Tragopogon orientalis*, *major*, etc.) et ceux de plusieurs autres Composées (*Sonchus arvensis*, *Leontodon hastilis*, *Hieracium Pilosella*, etc.), les fleurs de Coquelicot (*Papaver Rhœas*) et de Renoncule (*Ranunculus arvensis*), s'inclinent vers la lumière et suivent plus ou moins complètement la marche du soleil. Dressées verticalement pendant la nuit sous l'influence de leur géotropisme négatif, ces fleurs se penchent au matin vers l'orient, passent au sud à midi, à l'ouest le soir, et se relèvent de nouveau pendant la nuit.

Quelques fleurs, douées au début d'héliotropisme positif, deviennent négativement héliotropiques après la formation des œufs (*Helianthemum vulgare*, *Linaria Cymbalaria*, etc.). On ne connaît jusqu'ici qu'un seul exemple de fleur fuyant la lumière au moment de son épanouissement (*Salvia verticillata*).

Enfin il n'est pas rare de rencontrer des fleurs ou des groupes de fleurs complètement insensibles à l'action de la lumière, même dans une intensité faible (*Dipsacus*, beaucoup de *Verbascum*, beaucoup de *Gentiana*, *Aconitum*, *Antirrhinum*, *Chenopodium*, *Amaranthus*, etc.).

Héliotropisme des feuilles florales. — Dans quelques plantes, l'inclinaison de la fleur vers la lumière a lieu non par la courbure du pédicelle, mais par la flexion directe soit du périanthe (calice et corolle) comme dans le Colchique et le Safran, soit de la corolle seule comme dans le Mélanpyre. Les étamines ne sont ordinairement pas héliotropiques ; celles du Plantain (*Plantago media*) font pourtant exception. Les ovaires allongés, soit supères (*Arabis*), soit infères (*Epilobium*) se montrent doués d'héliotropisme positif.

Mouvements provoqués par la lumière et la chaleur dans les fleurs épanouies. — Nous avons vu (p. 584 et p. 591) que les feuilles du périanthe, sépales et pétales, se montrent assez souvent pourvues, après leur premier épanouissement, de mouvements spontanés qui ferment et rouvrent alternativement la fleur.

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen*, II. Theil (*loc. cit.*, p. 62, 1880).

Les radiations lumineuses et surtout calorifiques provoquent dans les mêmes parties des déplacements analogues, qui tantôt coïncident avec les mouvements spontanés, tantôt vont à l'encontre de ces mouvements (1).

Pour manifester l'influence des radiations lumineuses, on fait choix de fleurs où le mouvement périodique spontané est très faible, comme la Tulipe, le Safran, etc., et on les soumet à une température constante. On voit alors la fleur se fermer à l'obscurité et se rouvrir à une lumière intense. Toute diminution dans l'intensité lumineuse tend à fermer la fleur, toute augmentation tend à l'ouvrir.

Pour manifester l'influence des radiations calorifiques, on expose ces mêmes fleurs douées d'une faible motricité spontanée à une intensité lumineuse constante, par exemple à l'obscurité complète, et on fait varier la température. On voit alors, avec le Safran (*Crocus vernus*), par exemple, et la Tulipe (*Tulipa Gesneriana*), qu'il suffit d'une faible variation de température pour produire dans la fleur des mouvements remarquables. Toute élévation de température ouvre la fleur, tout abaissement la ferme. Une variation de 0°,5 se fait déjà sentir nettement sur le Safran. On peut ainsi à volonté et à de courts intervalles ouvrir ou fermer la fleur autant de fois qu'on le veut. Ici, comme nous l'avons vu pour tous les autres phénomènes qui dépendent de la température, il y a deux limites et entre les deux un optimum. Le Safran, par exemple, n'ouvre sa fleur que si la température s'élève au-dessus de 8°, et la referme au delà de 28°.

L'action de la température est beaucoup plus énergique que celle de la lumière, dont elle triomphe aisément. Ainsi, dans le Safran et la Tulipe, il suffit d'une élévation de température de quelques degrés pour rouvrir une fleur que l'obscurité a fermée.

Quand la fleur est pourvue de mouvements spontanés très énergiques, il arrive souvent que la chaleur, agissant à l'encontre du mouvement spontané, le surmonte facilement. Ainsi dans les *Ornithogalum umbellatum*, *Anemone nemorosa* et *ranunculoides*, *Ficaria ranunculoides*, *Malope trifida*, etc., on peut à toute heure du jour et de la nuit amener les fleurs à se fermer ou à s'ouvrir, au moyen de variations de température. Mais parfois le mouvement spontané est tellement énergique que la chaleur n'en peut pas triompher. Il en est ainsi, par exemple, dans le *Taraxacum* et autres Composées, dans l'*Oxalis rosea*, etc. La fleur une fois fermée le soir, il est impossible de la rouvrir, même par une élévation de température de 9° à 50°. Le matin au contraire, une élévation de température favorise et hâte l'épanouissement spontané. Chez ces fleurs-là, la lumière est plus impuissante encore que la chaleur. Ainsi une fleur de *Taraxacum*, mise brusquement à l'obscurité au milieu du jour, n'y subit qu'un très faible mouvement dans le sens de la fermeture. En combinant l'effet de la lumière et celui de la chaleur, on peut arriver pourtant à y vaincre le mouvement spontané. Ainsi le *Taraxacum* maintenu tout le jour à l'obscurité et à une température inférieure à 10° n'ouvre pas ses fleurs.

Les flexions provoquées ainsi dans les sépales et les pétales par la lumière et la chaleur sont localisées à la base de l'organe. Les mesures montrent que la face interne de la feuille s'allonge pendant que la face externe ne change pas sensiblement de dimension.

(1) Pfeffer : *Physiologische Untersuchungen*, Leipzig, 1875.

Le mécanisme de ce changement de volume est encore inconnu. On sait seulement que l'humidité extérieure n'a aucune influence sur le phénomène, puisque les fleurs s'ouvrent et se ferment tout aussi bien sous l'eau.

Dégagement de chaleur par la fleur. — La fleur dégage de la chaleur pendant et après son épanouissement. Avec une seule fleur, la quantité de chaleur est déjà fort appréciable au thermomètre. Ainsi une fleur mâle de Courge donne un excès de température de 4° à 5°, et parfois de 8° à 10°; la fleur femelle de la même plante s'échauffe moins. Dans la fleur du *Tecoma radicans*, la différence est seulement de 0°,5; dans celle du *Polyanthes tuberosa*, de 0°,5. La fleur du *Victoria regia* donne vers midi un excès de température qui, dans la région des étamines, peut atteindre 10° à 15°.

L'émission de chaleur est plus considérable et plus facile à constater quand un grand nombre de petites fleurs sont serrées côte à côte en épi sur un pédicelle commun, surtout si l'épi est enveloppé d'une spathe. Ces diverses conditions sont réalisées dans l'inflorescence des Aroïdées. Aussi est-ce là que la production de chaleur a été observée pour la première fois dans les plantes, il y a plus d'un siècle (1), et qu'on l'a bien souvent étudiée depuis. L'échauffement commence avec l'épanouissement de la spathe et continue ensuite plusieurs jours durant. Dans les *Arum*, *Colocasia*, *Catadium*, etc., l'inflorescence comprend trois régions : en bas les pistils ou fleurs femelles; au milieu les étamines ou fleurs mâles; en haut un prolongement stérile du pédicelle commun (voir fig. 159, p. 572). C'est dans ce prolongement terminal que le dégagement de chaleur est le plus actif; c'est à la base, dans les pistils, qu'il est le plus faible; il a une valeur moyenne dans les étamines. Ainsi dans l'*Arum maculatum*, les plus grands excès de température ont été : au sommet, 10°,4; dans les étamines, 4°,9; dans les pistils, 1°,7. En groupant 12 inflorescences de *Colocasia odora* autour de la boule d'un thermomètre, on a obtenu une différence de température de 50°.

Le dégagement de chaleur varie dans le même sens que la température extérieure. Dans le cours d'une journée, on le trouve d'autant plus grand que celle-ci est plus élevée et les deux maximums coïncident (2).

Mouvements provoqués dans les fleurs par un choc ou un ébranlement.

— Les sépales et les pétales ne possèdent en général que les mouvements périodiques spontanés et ceux qu'y provoquent, comme on vient de le voir, les variations d'intensité des radiations lumineuses et calorifiques. Les étamines et les carpelles se montrent parfois capables d'accomplir une troisième sorte de mouvements, excités en eux par le contact d'un corps dur ou par un ébranlement quelconque.

Mouvements des étamines. — Parmi les étamines irritables, il faut citer tout d'abord celles de diverses espèces d'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*, *emarginata*, *aristata*, *cretica*) et de *Mahonia*. Ces étamines sont rabattues en dehors à l'état de repos, mais il suffit de toucher légèrement la base de la face interne du filet pour les voir s'infléchir aussitôt vers l'intérieur jusqu'à ce que l'anthère arrive au contact du stigmate.

(1) Par Lamarck en 1777.

(2) Outre les mémoires cités p. 184, voir : Vrolik et de Vriese : Ann. des sc. nat., série. V, p. 159, 1856.

Chez certaines Cynarées (*Centaurea*, *Onopordon*, *Cnicus*, *Carduus*, *Cynara*) et Chicoracées (*Cichorium*, *Hieracium*), un faible choc ou un léger frottement exercé en un endroit quelconque du filet de l'étamine, y amène des phénomènes assez compliqués. Les cinq filets attachés au tube de la corolle portent en haut les cinq anthères accolées fortement l'une à l'autre (voir fig. 225), mais non soudées. Ces anthères forment un tube par où le style passe en s'allongeant, en même temps que le pollen est mis en liberté. C'est à ce moment que les filets sont sensibles. A l'état de repos, ils sont infléchis, la convexité en dehors, autant que le leur permet la largeur de la corolle. Quand on les touche ou qu'on les ébranle, ils se raccourcissent aussitôt, deviennent droits et s'appliquent le long du style qu'ils entourent, pour s'allonger de nouveau quelques minutes après et reprendre leur forme arquée. Comme chaque filet est sensible pour son propre compte, si l'on n'en touche qu'un, ou si le choc imprimé au capitule ne porte que d'un côté, un seul filet se raccourcit, ou quelquefois deux ou trois ensemble. Par ce raccourcissement unilatéral, l'appareil sexué se trouve tout entier courbé dans une certaine direction. Mais bientôt, à la suite de la traction ainsi opérée, ou de la pression qui est exercée alors par la corolle sur les autres filets, ceux-ci entrent en mouvement et se raccourcissent à leur tour. Il résulte de là dans l'appareil sexué de chaque fleur un mouvement oscillatoire ou tournant assez irrégulier.

Si l'on secoue le capitule tout entier, ou si l'on souffle dessus, ses nombreuses fleurs entrent toutes à la fois en mouvement et c'est comme un fourmillement qui agite toute l'inflorescence.

Le phénomène n'a lieu que pendant le temps où le style traverse, en s'allongeant, le tube formé par les anthères et où le pollen est mis en liberté dans ce tube. Chaque fois qu'il se produit, il a pour effet de tirer le tube vers le bas, et par suite de mettre à nu vers le haut une partie du pollen, qui adhère au style. C'est un procédé de dissémination du pollen, qui sans cela resterait enfermé entre le tube des anthères et le style.

Mouvements des carpelles. — Pour ce qui est des carpelles, on connaît la sensibilité du stigmate des *Minulus*, *Martynia*, *Goldfussia anisophylla*, etc. Touchés légèrement, les lobes stigmatiques de ces plantes rapprochent aussitôt leurs faces internes jusqu'au contact. Si l'ébranlement est produit par l'apport du pollen, ce mouvement a pour effet de retenir solidement les grains sur la surface humide du stigmate.

Mouvements simultanés des étamines et des carpelles. — Dans les Orchidées, les étamines sont, comme on sait, concrecentes avec le style et constituent avec lui la colonne centrale appelée gynostème. Le gynostème du *Stylidium* (*St. adnatum*, *graminifolium*), genre d'Orchidées d'Australie, jouit d'une sensibilité remarquable. A l'état de repos, il est fortement rabattu vers le bas. Une excitation y détermine un relèvement brusque, à la suite duquel il vient même se rejeter contre les autres côtés de la fleur.

Mécanisme de ces divers mouvements. — On ne sait rien encore sur le mécanisme des mouvements dans les étamines de l'Épine-vinette, dans les stigmates du *Minulus* et dans le gynostème du *Stylidium*. Les étamines des Cynarées ont été l'objet de recherches plus précises.

Le filet de l'étamine n'est pas cylindrique; dans le sens du rayon, son dia-

mètre est notablement plus petit que dans le sens de la tangente. Par l'excitation, il se raccourcit d'environ $\frac{1}{4}$ de sa longueur. En même temps le diamètre radial augmente; mais cette augmentation ne paraît pas suffire à compenser la diminution de volume qui résulte du raccourcissement. Il y a donc contraction des cellules, phénomène accompagné sans doute d'une expulsion d'eau dans les interstices du parenchyme; le filet se trouve, en effet, plus lâche après l'excitation qu'avant.

Action de la fleur sur les gaz. — La fleur agit sur les gaz de l'atmosphère où elle est située : elle en absorbe l'oxygène; elle y dégage de l'acide carbonique et de la vapeur d'eau. En outre, elle assimile du carbone à l'aide de ses parties vertes sous l'influence de la radiation solaire.

Absorption d'oxygène par la fleur. — La fleur absorbe énergiquement l'oxygène de l'air (1). Les étamines et les carpelles en consomment plus dans le même temps que le calice et la corolle. Ainsi des fleurs complètes de Giroflée (*Cheiranthus incanus*) absorbent en 24 heures 11 fois leur volume d'oxygène; l'androcée et le pistil seuls, 18 fois leur volume; et des fleurs doubles de la même espèce, 7,7 fois leur volume. Des fleurs entières de Capucine absorbent 8,5; l'androcée et le pistil seuls 16,5. Des fleurs mâles entières de Courge absorbent en 10 heures 7,6; l'androcée seul 16. Les fleurs mâles absorbent plus d'oxygène que les femelles. Ainsi pendant que les fleurs mâles de Courge absorbent 7,6, les fleurs femelles n'absorbent que 5,5. L'absorption des anthères seules est de 11,7, celle des pistils seuls de 4,7. Les fleurs mâles de Massette (*Typha latifolia*) absorbent 15 fois leur volume d'oxygène, les femelles seulement 6,2.

L'absorption d'oxygène est plus considérable après l'épanouissement que pendant qu'il s'opère et que pendant le déclin de la fleur. Ainsi, avant l'épanouissement, les fleurs de Passiflore absorbent 6 fois leur volume d'oxygène; après l'épanouissement 12 fois, et quand la fleur se fane 7 fois. Des fleurs de Courge consomment, avant l'épanouissement, 7,4 fois leur volume, après, 12, et sur le déclin, 10.

Cette absorption d'oxygène est nécessaire à la vie de la fleur. Dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène, la fleur s'arrête dans son développement. Le dégagement de chaleur constaté plus haut ne s'accomplit pas non plus en l'absence d'oxygène.

Si l'on compare le dégagement de chaleur à l'absorption de l'oxygène, on n'y trouve pas toujours un rapport direct. Ainsi une inflorescence d'*Arum maculatum* absorbait en 24 heures 50 fois environ son volume d'oxygène. Une pareille inflorescence divisée en deux parties : la région terminale stérile, et la région inférieure portant à la fois pistils et étamines, donne : pour la région terminale 50 fois son volume, pour les étamines et pistils 152 fois. Une inflorescence de *Dracunculus vulgaris*, divisée en trois parties : le sommet, la partie moyenne avec les étamines, la base avec les pistils, donne : pour le sommet 26 fois son volume, pour les étamines 55 fois, pour les pistils 10 fois. On a vu plus haut que c'est la région terminale qui dégage le plus de chaleur; on voit ici que c'est la région moyenne qui absorbe le plus d'oxygène.

(1) Th. de Saussure : *De l'action des fleurs sur l'air* (Ann. de Chimie et de Physique, XXI, p. 279-302, 1822). — Garreau : Ann. des sc. nat. 3^e série, XVI, p. 250, 1851.

Dégagement d'acide carbonique par la fleur. — Les fleurs dégagent constamment de l'acide carbonique. Ce gaz est en volume sensiblement égal à celui de l'oxygène absorbé. Dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène, le dégagement d'acide carbonique se poursuit sans discontinuité. La production d'acide carbonique n'est donc pas nécessairement liée à la consommation d'oxygène, et il n'est pas exact de parler d'une *respiration* des fleurs.

Transpiration de la fleur. — En même temps, les fleurs exhalent dans l'atmosphère une grande quantité de vapeur d'eau. Cette eau se condense en abondance sur les parois du récipient qui renferme une inflorescence de Colocase ou d'Arum, par exemple.

Assimilation du carbone par la fleur. — Les sépales et les carpelles contiennent souvent de la chlorophylle: les pétales eux-mêmes en ont quelquefois. Sous l'influence de la radiation, ces feuilles décomposent de l'acide carbonique, dégagent de l'oxygène et assimilent du carbone. Cette assimilation est faible et ne suffit pas à compenser la perte de carbone provenant du dégagement incessant d'acide carbonique, puisque des fleurs complètes, placées en pleine lumière, absorbent, on l'a vu, de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique. En d'autres termes, de l'acide carbonique exhalé par toutes les parties de la fleur, une petite portion seulement est décomposée à la lumière par les parties vertes qu'elle renferme. Cette assimilation peut s'opérer jusque dans les stigmates, quand ils renferment de la chlorophylle (*Petunia*, etc.).

De l'extrémité de la racine jusqu'au sommet du stigmate, on voit qu'il n'y a pas un point du corps de la plante où la chlorophylle ne puisse se développer et qui, à la lumière, ne puisse devenir le siège d'une assimilation correspondante de carbone.

Émission de liquides par la fleur. — Certaines parties de la fleur émettent au dehors des liquides de diverse nature. Le plus souvent le liquide est sucré, c'est du nectar; le corps chargé de sucres à travers lequel il exsude est un nectaire. On a vu (p. 450) que des nectaires peuvent se produire sur les parties de la fleur les plus différentes et que, s'ils émettent habituellement du nectar, il en est qui dans les circonstances ordinaires n'en produisent pas.

Le stigmate transsude aussi par ses papilles un liquide visqueux ou mucilagineux, le *liquide stigmatique*.

Nectar des fleurs (1). — Ordinairement le nectaire floral a sa surface percée de nombreux stomates et c'est par ces stomates que s'opère l'expulsion du liquide sucré (Pêcher, Fenouil, Vesce, etc.). Quand le nectaire est dépourvu de stomates, le nectar s'échappe simplement à travers les membranes amincies des cellules périphériques (Hellébore, Fritillaire, etc.) ou le plus souvent au sommet des papilles et des poils qui hérissent la surface (Violette, Potentille, Mauve, etc.).

Le volume du nectar émis dans une plante donnée, par un nectaire de même âge, varie aux diverses heures de la journée. Par un beau temps fixe, il diminue le matin, et augmente le soir; le minimum a lieu dans l'après-midi, le maximum au commencement de la matinée. Pendant une série ininterrompue de belles

(1) Bonnier : *Les Nectaires* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. VIII, 1879).

jours succédant à des jours de pluie, le volume de nectar récolté à la même heure dans une plante donnée, sur des nectaires floraux de même âge, augmente d'abord assez rapidement, puis diminue peu à peu; le maximum a lieu le plus souvent vers le second ou le troisième jour.

Dans les mêmes conditions, le volume du nectar émis varie aussi avec la latitude et l'altitude du lieu. Il augmente avec la latitude; certaines plantes (*Potentilla Tormentilla*, *Geum urbanum*) émettent abondamment du nectar en Norvège, par exemple, tandis qu'aux environs de Paris elles en sont presque complètement dépourvues. Il augmente aussi régulièrement avec l'altitude.

Si l'on cherche à isoler l'influence des diverses conditions externes: humidité du sol, état hygrométrique de l'air, on s'assure que, toutes choses égales d'ailleurs, la quantité de liquide émise par les nectaires floraux augmente avec la quantité d'eau absorbée par les racines, et que le volume de nectar qui demeure au-dessus du nectaire augmente avec l'état hygrométrique de l'air. En faisant agir à la fois sur la plante ces deux causes d'accélération, on peut obtenir une émission de liquide sucré par des nectaires qui n'en fournissent pas dans les conditions naturelles, rendre nectarifères des végétaux qui ne le sont pas (Jacinthe, Tulipe, Muguet, Rue, etc).

Les variations que subit le volume du nectar des fleurs sous l'influence des conditions extérieures que nous venons de signaler, suivent absolument celles qu'éprouvent, dans les mêmes circonstances, les gouttes liquides formées sur les feuilles, et sont dans le même rapport inverse avec la transpiration de la plante (voir p. 204, fig. 52). La différence qu'on observe entre la production des gouttes sucrées dans la fleur et celle des gouttes non sucrées sur les feuilles s'explique aisément par la présence ou l'absence même de sucres dans le tissu sous-jacent. Dans les mêmes conditions extérieures, un nectaire aura du liquide condensé à sa surface plus facilement qu'un organe sans sucres, d'abord parce que le liquide sucré s'évapore de plus en plus difficilement à mesure qu'il se concentre, et en outre parce que les cellules du nectaire renouvellent plus facilement l'eau à leur surface, à cause du grand pouvoir osmotique des substances sucrées.

Le volume du nectar produit varie aussi, toutes choses égales d'ailleurs, avec l'âge du nectaire. Le maximum de production du nectar correspond à l'époque où la fleur, prête pour la formation des œufs, s'est arrêtée dans son développement, époque où l'ovaire a achevé sa formation et où le fruit n'a pas encore commencé la sienne. C'est à cette époque aussi, que la proportion du saccharose dans le nectaire et dans le nectar atteint son maximum, et celle du glucose son minimum.

Le nectar émis se rassemble ordinairement au fond même de la fleur, mais il est quelquefois recueilli dans des réservoirs spéciaux où il s'accumule. L'éperon du labelle des Orchidées, par exemple, et celui de la Dauphinelle, sont des récipients de nectar. Dans la Violette, le nectar, sécrété par les protubérances des deux étamines antérieures, se rassemble dans l'éperon du pétale où descendent ces protubérances. Ainsi accumulé, le nectar est fréquemment réabsorbé sur place, après la formation des œufs, pour alimenter le développement de l'ovaire en fruit.

En résumé, comme il a été dit en général à la p. 204, la production du nectar dans la fleur n'est qu'un cas particulier, fort intéressant il est vrai, du phéno-

mène général de l'émission de liquide à la surface du corps de la plante, par suite d'une transpiration ralentie.

Liquide stigmatique. — Le liquide formé par les papilles du stigmate et qui en mouille la surface a des propriétés très diverses suivant les plantes, et assez peu connues. Il renferme parfois des sucres et se confond alors avec le nectar. Il est de consistance visqueuse et offre souvent une réaction acide plus ou moins énergique. Son rôle dans la fixation et surtout dans la germination du pollen est très important. Au grain de pollen amené en contact avec lui, il assure les conditions d'humidité nécessaires à son premier développement : au jeune tube pollinique, il donne les aliments dont il a besoin pour continuer sa croissance.

D'autre part, sa réaction acide le rend impropre au développement des Bactéries dont l'atmosphère dépose les germes à sa surface.

§ 12

Fonction spéciale de la fleur. Formation des œufs.

La fonction spéciale de la fleur, le but commun auquel tendent les quatre formations différenciées qui la composent, c'est la formation des œufs, points de départ d'autant de plantes nouvelles.

Rôle des diverses feuilles florales. — Bractées, sépales, pétales, étamines, carpelles, chaque groupe de feuilles différenciées prend sa part, plus ou moins grande, dans ce résultat définitif. Le rôle des bractées, surtout quand elles se développent en spathe ou quand elles se rassemblent en involucre, est de protéger les fleurs ou les groupes de fleurs qu'elles entourent. Le rôle du calice est de protéger la formation des parties internes dans le bouton. Celui de la corolle, dont les pétales ont d'ordinaire une croissance tardive et n'acquièrent leur dimension définitive qu'après l'épanouissement du calice, est de protéger l'androcée et le pistil dans la dernière phase de leur développement. Le rôle des étamines est de produire le pollen et habituellement de le mettre en liberté. Celui des carpelles est d'abord de produire et de porter les ovules ; ensuite de réaliser les conditions nécessaires pour que le pollen puisse entrer en contact avec eux. C'est en effet entre le pollen et les ovules que se passe l'acte essentiel qui donne naissance aux œufs, acte dont il nous reste à suivre pas à pas l'accomplissement d'abord chez les Angiospermes, ensuite chez les Gymnospermes.

Action du pollen sur les ovules dans les Angiospermes. — L'action du pollen sur l'ovule chez les Angiospermes comprend quatre temps successifs, qui sont : 1° le transport du pollen, du sac pollinique ouvert, sur le stigmate ; 2° la germination des grains de pollen sur le stigmate ; 3° le développement du tube pollinique à travers le style, la cavité ovarienne et le micropyle de l'ovule jusqu'à la rencontre de son sommet avec la voûte du sac embryonnaire ; 4° enfin le passage d'une partie du protoplasma qui remplit l'extrémité du tube dans l'oosphère, et par suite la constitution de l'œuf. Étudions séparément chacune de ces phases.

1^o **Transport du pollen sur le stigmate. Pollinisation.** — Le transport des grains de pollen sur le stigmate est la *pollinisation*; le stigmate saupoudré de pollen est dit *pollinisé*. Suivant la nature des fleurs, la pollinisation s'accomplit de manières différentes.

Quand la fleur est hermaphrodite, si au moment où le pollen s'échappe de l'anthère le stigmate complètement développé se trouve apte à le recevoir, la pollinisation s'opère aisément à l'intérieur de la fleur; elle est directe. Tantôt, au moment où ils s'ouvrent, les sacs polliniques se trouvent en contact même avec le stigmate et les grains de pollen passent directement de l'un à l'autre (Pois, etc.). Tantôt les étamines en s'allongeant viennent frotter leurs anthères ouvertes contre le stigmate qui en retient le pollen (*Volubilis*, etc.). Tantôt chaque étamine s'infléchit vers le pistil et vient poser son anthère sur le stigmate où elle abandonne son pollen (*Épine-vinette*, etc.). Mais le plus souvent les anthères et le stigmate demeurent écartés et c'est en tombant que le pollen dépose quelques-uns de ses grains sur la surface stigmatique.

Les choses ne se passent pas toujours ainsi: la pollinisation est loin d'être toujours directe. On observe fréquemment dans les fleurs hermaphrodites un défaut de simultanéité entre le développement de l'androcée et du pistil; la plante est dite alors *dichogame*. Tantôt les étamines devancent les carpelles, la fleur est *protandre*; tantôt c'est le contraire, la fleur est *protogyne*. Dans les fleurs protandres, qui sont aussi les plus nombreuses, les sacs polliniques s'ouvrent à une époque où les stigmates ne sont pas encore développés, ou du moins sont encore inaptes à recevoir utilement le pollen. Plus tard, quand s'épanouiront les surfaces stigmatiques, les anthères auront déjà perdu et disséminé leur pollen. La pollinisation ne pourra donc plus s'opérer ici à l'intérieur de la fleur. Le pollen de la fleur devra porter son action en dehors d'elle sur le stigmate d'une fleur plus âgée, et, par contre, son stigmate devra recevoir du dehors le pollen d'une fleur plus jeune (*Ombellifères*, *Composées*, *Campanulacées*, *Labiées*, *Digifale*, *Épilobe*, *Géranium*, *Mauve*, etc.). Dans les fleurs protogynes, au contraire, le stigmate s'épanouit à une époque où les anthères voisines ne sont pas encore mûres. Plus tard, quand elles s'ouvriront pour émettre leur pollen, le stigmate aura déjà accompli sa fonction, ou se sera flétri. La pollinisation ne pourra donc pas s'opérer non plus à l'intérieur de la fleur. Le stigmate devra recevoir du dehors le pollen d'une fleur plus âgée, et, par contre, le pollen devra porter son action au dehors sur le pistil d'une fleur plus jeune (*Plantain*, *Hellébore*, *Mandragore*, *Scrophulaire*, *Globulaire*, diverses *Graminées*, etc.). Protandre ou protogyne, une plante dichogame n'est donc hermaphrodite qu'en apparence et seulement au point de vue morphologique; en réalité, au point de vue physiologique, ses fleurs sont unisexuées et elle est monoïque. La pollinisation s'y opère d'une fleur à l'autre; elle y est indirecte.

Dans les végétaux monoïques, la pollinisation a lieu nécessairement d'une fleur à l'autre; elle est forcément indirecte. Elle l'est plus encore dans les espèces dioïques, où elle s'opère d'une plante à l'autre.

Quand la pollinisation est indirecte, le transport du pollen entre deux fleurs, séparées souvent par de grandes distances, a lieu par l'atmosphère et souvent uniquement par cette voie. Projetés dans l'air, quelquefois avec force par la

brusque détente des filets staminaux repliés dans le bouton (Ortie, Pariétaire, Mûrier). les grains de pollen sont charriés par l'atmosphère, portés par le vent à des distances souvent considérables, puis déposés çà et là à la surface des corps environnants, notamment sur les stigmates des fleurs. La majeure partie se perd en route: aussi les plantes à fleurs unisexuées produisent-elles du pollen en bien plus grande abondance que les plantes à fleurs hermaphrodites. Le sol des campagnes, ou les champs de neige des Alpes, se montrent quelquefois sur de grands espaces tout couverts du pollen enlevé aux arbres de forêts lointaines, et comme saupoudrés d'une couche de soufre. La pluie qui balaie ces nuages de pollen est connue sous le nom de *pluie de soufre*.

Les chances de pollinisation sont parfois augmentées dans les plantes monoïques par certaines dispositions spéciales, comme le rapprochement des fleurs mâles et femelles dans le même groupe (beaucoup d'Aroidées), ou la situation sur la plante des fleurs mâles au-dessus des fleurs femelles (Maïs, Carex, etc.). Parmi les plantes dioïques, la Vallisnèrie (*Vallisneria spiralis*) mérite sous ce rapport une mention spéciale. La plante est submergée et forme ses fleurs mâles et femelles sur des pieds différents au fond de l'eau. Quand elles sont mûres, les premières rompent leurs courts pédicelles, et, allégées par une bulle d'air au centre du bouton, elles montent comme de petits ballons à la surface de l'eau où elles s'épanouissent. En même temps les fleurs femelles allongent leur pédicelle jusqu'à venir au-dessus de la surface, où elles s'ouvrent au milieu des fleurs mâles qui flottent librement tout autour. Une fois la pollinisation opérée dans l'air, la fleur femelle contracte son pédicelle en une spirale à tours serrés et se trouve ainsi ramenée au fond de l'eau, où elle mûrira son fruit.

Rôle des insectes dans la pollinisation (1). — Le vent est souvent le seul moyen de transport du pollen, comme on le voit dans les arbres de nos forêts (Chêne, Bouleau, Hêtre, etc.) et dans les herbes de nos prairies (Graminées, Cypéracées, Joncées, etc.). Mais fréquemment aussi les insectes viennent jouer un rôle actif dans la pollinisation. Un grand nombre d'insectes, surtout les Abeilles, les Bourdons et les Guêpes, se nourrissent en effet du nectar et du pollen des fleurs, et y font de fréquentes et rapides visites. En une minute, par exemple, un Bourdon peut visiter 24 fleurs de Linaire, une Abeille 22 fleurs de Lobélie ou 17 fleurs de Dauphinelle. En se posant sur la fleur pour en sucer le nectar, ces insectes provoquent de diverses manières la pollinisation du stigmate, soit directement dans la même fleur, soit indirectement de fleur à fleur.

Dans les fleurs hermaphrodites et non dichogames, tantôt l'insecte en se posant sur la fleur y détermine une agitation des parties, qui à son tour projette le pollen sur le stigmate, comme on le voit dans le Haricot multiflore, par exemple; tantôt en entrant dans la fleur il frotte les anthères par une certaine partie de son corps qui se charge de pollen, puis en sortant il touche le stigmate par la même partie de son corps, et y laisse adhérer les grains. L'insecte est donc dans certains cas un agent de pollinisation directe.

(1) Darwin : *De la fécondation des Orchidées par les insectes*. Trad. franç. Paris, 1870. *Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal*. Trad. franç., Paris, 1878. — Belpino : *Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetabile* (Atti della soc. ital. sc. nat. XI, 1868, XII, 1869, XIII, 1870-75). — H. Müller : *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten*. Leipzig, 1875.

Mais bien plus souvent c'est la pollinisation indirecte de fleur à fleur et même de plante à plante qui se trouve provoquée par la visite de l'insecte. Il en est naturellement ainsi dans les fleurs dichogames et unisexuées. En entrant dans la fleur mâle, l'insecte touche par une certaine partie de son corps les anthères ouvertes et s'y charge de pollen; en pénétrant dans la fleur femelle, il touche les stigmates par cette même partie et y abandonne le pollen.

Pollinisation par les insectes dans les fleurs dichogames. — Parmi les plantes dichogames protogynes, l'Aristolochie Clématite se distingue sous ce rapport par une série de dispositions très singulières. La figure 295 A montre en coupe longitudinale une jeune fleur de cette plante; la surface stigmatique *n* vient d'y arriver à maturité, mais les anthères *y* sont encore fermées. Une petite mouche *i*, portant sur le dos un petit amas de pollen provenant d'une fleur plus âgée vient de s'introduire par la gorge étroite de la fleur et s'agit dans la portion dilatée *k* du calice; il n'est pas rare de rencontrer six à dix de ces mouches dans la même fleur. Elles y sont prisonnières désormais et tous leurs efforts pour s'échapper demeurent vains, car la gorge du périanthe est toute hérissée de longs poils *r*, mobiles comme autour d'une charnière, qui permettent bien l'entrée de l'insecte, mais l'empêchent ensuite de sortir et le tiennent enfermé comme dans une nasse.

Pendant que l'animal s'agit dans sa prison, son dos chargé de pollen effleure la surface stigmatique et y dépose ses grains, après quoi les lobes du stigmate s'incurvent vers le haut comme le montre la figure 295 B, *n*. Les anthères, jusque-là fermées, s'ouvrent ensuite; elles sont maintenant découvertes par le relèvement des lobes stigmatiques et rendues accessibles latéralement par la collabescence des poils dans le fond du calice, qui s'est en même temps élargi. Les mouches, qui ont déposé sur le stigmate le pollen qu'elles avaient apporté dans la fleur, peuvent donc venir ramper jusqu'au-dessous des anthères ouvertes, dont le pollen ne manque pas de s'attacher à leur corps. A ce moment, le tube du calice se trouve largement ouvert vers l'extérieur; à la suite de la pollinisation du stigmate, en effet, les poils feutrés qui y formaient nasse se sont flétris et desséchés, laissant la voie libre. L'insecte s'échappe donc maintenant de sa prison et bientôt, malgré l'expérience acquise, il s'introduit dans une fleur plus jeune pour y céder de nouveau son pollen au stigmate encore frais.

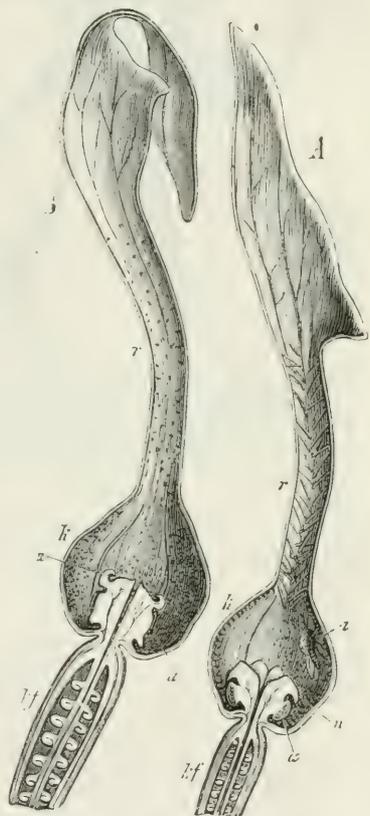


Fig. 295. — Fleur de l'Aristolochie Clématite. en coupe longitudinale grossie : A, avant, B, après la pollinisation (Sachs).

Pendant que ces changements s'opèrent dans son intérieur, la fleur change de position. Aussi longtemps que le stigmate y est vierge, le pédicelle floral est dressé, le périanthe béant vers le ciel (fig. 296, 1,1) et les mouches qui arrivent trouvent largement ouverte une porte hospitalière; mais aussitôt la pollinisation opérée, le pédicelle se recourbe brusquement vers le bas au-dessous de l'ovaire infère (fig. 296, 2,2) et quand la mouche s'est envolée avec sa nouvelle charge de pollen, le lobe en forme d'étendard se replie sur la bouche du calice et en défend l'entrée aux autres mouches qui n'ont plus rien à y faire désormais (fig. 295, B).

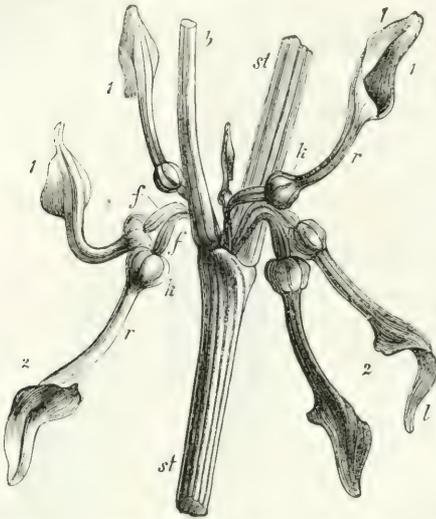


Fig. 296. — Aristolochie Glématite. Une portion de la tige *st*, avec un pétiole *b*, ayant côte à côte à son aisselle plusieurs fleurs d'âge différent. 1,1, fleurs jeunes non encore pollinisées et dressées; 2, 2, fleurs pollinisées et rejetées vers le bas; *k*, dilatation en forme de bassinnet du tube du calice *r*; *f*, ovaire infère (Sachs).

que dans les plantes dichogames. L'insecte, en effet, donnant nécessairement le pollen comme il l'a reçu, ne peut le déposer sur le stigmate d'une fleur à style

long, court ou moyen, que s'il l'a pris dans une fleur à étamines respectivement longues, courtes ou moyennes. La pollinisation s'y opère donc de plante à plante, pour la Primevère dans le sens des flèches *a* et *b* de la fig. 297, pour la Salicaire dans le sens des flèches de la figure 286, page 440, tout comme si l'espèce était dioïque.

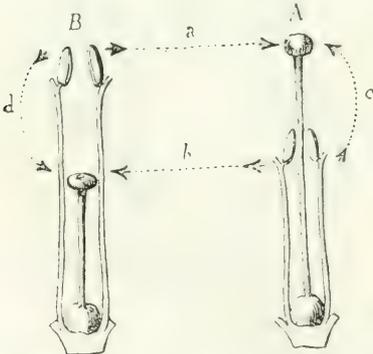


Fig. 297. — Fleur de Primevère. A, forme à style long; B, forme à style court. La pollinisation par les insectes s'opère suivant les flèches *a* et *b*; la pollinisation directe suivant les flèches *c* et *d* (d'après Darwin).

Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames homostylées. — Enfin les fleurs hermaphrodites non dichogames et homostylées elles-mêmes, sont souvent visitées par les insectes de manière à ce qu'il en résulte une pollinisation indirecte.

Il arrive même quelquefois que, dans ces sortes de fleurs, la pollinisation directe ou indirecte n'est pas possible, tant qu'elles

sont livrées à elles-mêmes hors du concours des insectes (Iris, Safran, Pédiculaire, beaucoup de Labiées, de Mélastomacées, de Passiflorées et de Papilionacées).

cées). Ce double résultat est atteint par un ensemble de dispositions souvent très remarquables, qui varient dans chaque cas particulier et dont il suffira de citer ici quelques exemples.

Considérons d'abord la Sauge des prés (*Salvia pratensis*). La figure 298 A nous montre une fleur de Sauge, vue de côté; *n* est le stigmate bilobé prêt à recevoir le pollen; à l'intérieur de la lèvre supérieure de la corolle, la position de l'une des deux étamines est indiquée par une ligne ponctuée. Si l'on enfonce une aiguille dans la gorge de la fleur, en suivant la direction de la flèche, les deux étamines se rabattent aussitôt comme en *a*. Qu'un Bourdon fasse de même avec sa trompe pour sucer le nectar au fond de la fleur, les anthères ouvertes se rabattent sur son dos et y déposent leur pollen en une place déterminée. L'insecte venant ensuite à pénétrer dans la même position au sein d'une autre corolle, effleure le stigmate avec son dos chargé de pollen et le pollinise. La cause de l'abaissement des anthères est d'ailleurs suffisamment indiquée par la figure 298 B. Cette figure montre les courts filets des deux étamines *f, f* soudés par leur base au côté de la gorge de la corolle; ils portent un long connectif en forme de fléau de balance *cx*, qui peut osciller autour du point d'attache. Seul, le bras supérieur très allongé *c* de chaque connectif porte une demi-anthère *a*; le bras inférieur fort court *x* est au contraire dépourvu d'anthère, très dilaté et accolé à celui de l'autre étamine, de manière à former avec lui une sorte de fauteuil. Les choses étant en cet état, si une trompe d'insecte cherchant le nectar vient à pénétrer dans cet appareil en suivant la direction de la flèche, les bras élargis et stériles se trouvent repoussés en arrière, et par conséquent les bras anthérifères se rabattent en avant.

C'est par une disposition mécanique toute différente que la pollinisation directe est rendue impossible, et que la pollinisation indirecte se trouve au contraire réalisée par les insectes dans la Pensée (*Viola tricolor*).

La figure 299 montre en A et B la disposition des diverses parties de la fleur de cette plante. Le fond de la fleur est complètement rempli par l'ovaire et par les étamines qui l'entourent, excepté pourtant l'éperon du pétale inférieur, dans lequel vient se rassembler le nectar sécrété par les appendices des deux étamines antérieures. L'accès vers ce récipient de nectar, ainsi caché derrière les organes sexuels, n'est possible que par un profond sillon garni de poils qui se trouve creusé dans le pétale inférieur. De leur côté, les pétales latéraux et supérieurs se rapprochent, en avant de l'ovaire et des anthères qui l'enveloppent et au-dessus de ce sillon, de telle façon que l'entrée de la fleur soit complètement bouchée par la tête stigmatique *n*. Celle-ci termine un style flexible (*gr* en C), est creuse et s'ouvre par un orifice tourné vers le sillon velu du pétale inférieur; le bord antérieur de cette ouverture est pourvu d'un petit appendice en forme de lèvre, *lp*. Les anthères s'ouvrent d'elles-mêmes et le

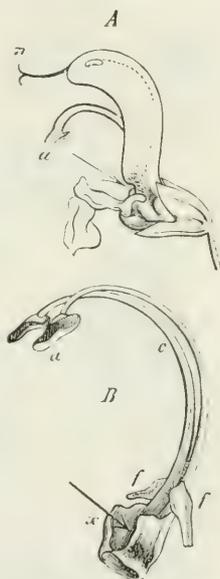


Fig. 298. — Fleur de Sauge des prés (Sachs).

pollen, s'amassant au-dessous et en arrière de la tête stigmatique, forme une poussière jaune entre les poils du sillon.

Ceci posé, un insecte, portant déjà attaché à sa trompe le pollen enlevé à une autre fleur, vient se poser sur celle-ci, et pour atteindre le nectar glisse sa trompe par le sillon sous la tête stigmatique, jusque dans l'éperon nectarifère.

Le pollen étranger appendu à la trompe est arrêté au passage et comme râclé par la languette du stigmate; il y est ensuite retenu par le suc gommeux qui remplit la cavité de la tête. D'un autre côté, pendant que l'insecte aspire le nectar, le pollen situé dans le sillon derrière le stigmate s'attache à sa trompe. Quand il la retire, les grains ne sont pas arrêtés par le stigmate, parce que la languette *lp* s'est repliée vers le haut et recouvre maintenant l'orifice stigmatique. Ainsi extrait de cette fleur, le pollen sera reporté de la même manière sur le stigmate d'une fleur différente.

Chez la plupart des Orchidées, la fleur présente aussi des arrangements très variés et très compliqués, d'où résulte à la fois l'impossibilité d'une pollinisation directe et la réalisation d'une pollinisation indirecte par les insectes. Bornons-nous à citer comme exemple une de nos Orchidées indigènes les plus communes, l'*Epipactis latifolia*, qui est visitée par la Guêpe commune.

Grâce à une torsion de son pédicelle, la fleur épanouie est disposée de manière que le pétale postérieur, ou labelle, pende en avant; à sa base, ce labelle est creusé en forme de bassinnet où se rassemble le nectar qu'il sécrète (fig. 500, *B* et *D*, *l*). L'appareil sexué, porté par le gynostème *s* (dans *C*), se dresse obliquement au-dessus de ce nectaire. Le stigmate forme un disque lobé, glutineux et creusé en son milieu, dont la surface est penchée obliquement au-dessus du bassinnet nectarifère du labelle. A droite et à gauche du stigmate, se trouvent les deux étamines avortées et glanduleuses *xx*; sur le

stigmate même proëmine en forme de toit l'unique étamine fertile, qui est elle-même recouverte par son connectif en forme de coussinet *cn*. Les parois latérales des deux moitiés d'anthere se tendent en long à droite et à gauche, de manière que les masses polliniques sont partiellement mises en liberté. Dans chaque masse les grains de pollen sont unis ensemble par une ma-



Fig. 299. — Fleur de Pensée (*Viola tricolor*). *A*, en section longitudinale. *B*, ovaire en voie de transformation en fruit, avec les anthères qui l'enveloppent, mais débarrassé des sépales et des pétales. *C*, la tête stigmatique avec son orifice *o* et sa languette *lp*; *fs*, ovaire; *gr*, style. *D*, section transversale de l'ovaire, avec ses trois placentas pariétaux *sp* et ses ovules *sk*. *E*, section transversale d'une anthere non mûre. *h*, sépales avec leurs appendices *ls*; *c*, pétales; *es*, éperon creux du pétale inférieur, formant un réservoir pour le nectar sécrété par les appendices *fs* des deux étamines inférieures (Sachs).

tière visqueuse. Immédiatement en avant de l'anthère et au-dessus de la surface stigmatique, se trouve ce qu'on appelle le *rostellum*. *h*, qui n'est autre chose que le lobe stigmatique postérieur métamorphosé (voir en *A*). Le tissu du *rostellum* est transformé en une substance gommeuse qui n'est plus revêtue que par une mince membrane.

Laissée à elle-même, la fleur de l'*Epipactis* ne se pollinise pas; les pollinies ne tombent pas d'elles-mêmes hors des anthères. Il faut qu'elles soient extraites des anthères par les insectes et portées par eux sur le stigmate d'une autre fleur. Comment ce résultat est-il atteint? On peut se l'expliquer clairement en introduisant une pointe de crayon dans la fleur, vers le fond du labelle et sous la surface stigmatique. Si l'on presse légèrement la pointe contre le *rostellum* et qu'on la retire lentement (comme en *D*), la masse gommeuse du *rostellum*, ce qu'on appelle le *rélinacle*, demeure adhérente au crayon, avec les deux pollinies qui y sont attachées. A mesure qu'on retire le crayon, ces dernières sont complètement extraites des deux demi-anthères, comme le montrent les fig. *E* et *F*. Que l'on introduise maintenant la pointe du crayon portant les pollinies dans une autre fleur en la dirigeant vers le fond du labelle, les pollinies viennent nécessairement se mettre en contact avec la partie gommeuse du stigmate et s'y attachent solidement. Si l'on retire ensuite le crayon, elles se séparent totalement ou en partie de la pointe et demeurent fixées au stigmate. Grâce à la forme et à la disposition de la fleur, un insecte posé sur la partie antérieure du labelle peut donc se glisser jusqu'au fond du nectaire sans toucher le *rostellum*; mais quand il se retire après avoir aspiré le nectar, il heurte le *rostellum* qui s'applique sur lui en entraînant les pollinies. L'insecte va se poser ensuite sur une autre fleur, sur le stigmate visqueux de laquelle les masses polliniques s'attachent et demeurent fixées.

La pollinisation n'est pas le résultat nécessaire de la visite des insectes. — Comme on le voit par ces divers exemples, les insectes, en se nourrissant du nectar des fleurs, provoquent ordinairement la pollinisation du stigmate. Il faut remarquer cependant que ce n'est pas là un effet nécessaire de la visite des insectes. Sans parler du cas où ils vont puiser le liquide sucré sur les feuilles, comme on l'a vu p. 562, fig. 145 et 146, les insectes savent extraire le nectar des fleurs sans y pénétrer et sans en amener par conséquent la pol-

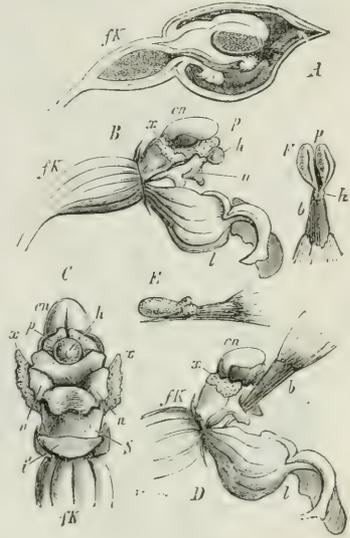


Fig. 500. — *Epipactis latifolia*. *A*, section longitudinale d'un bouton. *B*, fleur fraîchement épanouie, dont on a enlevé le péricanthe à l'exception du labelle *l*. *C*, l'appareil sexué, vu d'avant et d'en bas. *D*, comme *B*, mais après qu'on y a introduit une pointe de crayon *b* à la manière d'une trompe d'insecte. *E* et *F*, la pointe du crayon retirée, avec les pollinies adhérentes. *f*, *k*, ovaire; *l*, labelle dont l'excavation en bassinet fonctionne comme nectaire; *n*, le large stigmate; *cn*, connectif de l'anthère fertile; *p*, pollinies; *h*, rétinacle; *x*, *x'*, deux étamines latérales avortées; *i*, insertion du labelle coupé; *s*, gynostème (Sachs).

linisation. Les Bourdons, par exemple, percent souvent des trous à la base de la fleur, exactement en face du nectaire (fig. 501). Ils perforent le calice ou la corolle, quelquefois en même temps le calice et la corolle, et, passant leur trompe par ces trous, ils aspirent le liquide sucré sans exercer aucune influence sur la pollinisation. Les Abeilles aussi percent quelquefois les fleurs, mais le plus souvent elles profitent des trous percés par les Bourdons (fig. 501). Ce mode de succion est bien plus rapide que l'autre et, dans le même temps, l'insecte peut visiter de la sorte deux fois plus de fleurs.

Résumé. — En résumé, la pollinisation du stigmate s'opère, suivant les cas, de quatre manières différentes : 1° par le contact direct des anthères avec le stigmate; 2° par la dissémination exclusive des grains de pollen dans l'atmosphère; 3° par l'intermédiaire exclusif des insectes; 4° à la fois par l'action de l'air et par celle des insectes. Dans ce dernier cas, qui est le plus fréquent, le stigmate est pollinisé tout aussi bien en dehors de la présence des insectes, quand on recouvre la plante d'une gaze fine, par exemple, que sous leur influence.

Pollinisation artificielle. — Imitant les procédés naturels, l'homme intervient quelquefois pour polliniser le stigmate. C'est ainsi que, de temps immémorial, les Arabes recueillent le pollen sur le Dattier mâle et en saupoudrent les fleurs du Dattier femelle en ouvrant la spathe encore close qui les renferme. La récolte des Dattes est alors assurée. On procède de même par pollinisation artificielle, quand on veut étudier comparative-ment l'action exercée sur un pistil donné par le pollen de la même fleur,



Fig. 501. — Fleurs de Muflier (*Antirrhinum majus*), visitées par les abeilles de deux manières différentes. A droite, l'abeille à la recherche du nectar pénètre dans la fleur; elle pollinise. A gauche, l'abeille aspire le nectar par les trous que les bourdons ont percés à la base de la corolle, en face du nectaire; elle ne pollinise pas. En haut, une fleur montre les deux trous pratiqués à la base de la lèvre inférieure.

ou d'une fleur différente de la même plante, ou d'une plante différente de la même espèce, ou enfin par un pollen étranger.

Absence de pollinisation. — Chez certaines plantes le pollen ne quitte jamais le sac pollinique où il s'est formé, pour se poser sur le stigmate; la pollinisation proprement dite n'a pas lieu, bien que les œufs se forment normalement. Il en est ainsi dans la plupart des fleurs cléistogames. Il en est de même dans une Orchidée, le *Cephalanthera grandiflora*, quand on protège ses fleurs contre la visite des insectes. Nous aurons à revenir tout à l'heure sur ce sujet.

2° **Germination du pollen sur le stigmate.** — Déposé ainsi sur le stigmate soit de la même fleur, soit d'une autre fleur de la même plante, soit d'une fleur

d'une plante différente de même espèce, et retenu à la fois par ses aspérités superficielles et par le liquide gommeux sécrété par les papilles stigmatiques, le grain de pollen germe aussitôt, comme nous avons vu qu'il germe quand on le place sur une surface humide ou dans un liquide convenablement choisi.

Absorbant de l'oxygène et dégageant de l'acide carbonique, puisant dans le liquide stigmatique l'eau et les aliments dont il a besoin pour compléter ceux qu'il tient en réserve dans son protoplasma, il pousse un tube qui va s'allongeant rapidement. La poussée du tube pollinique a lieu en un de ces points où la membrane du grain est demeurée le plus molle et le plus extensible, c'est-à-dire à l'endroit d'un pore ou d'un pli. En ce point la membrane est parfois épaissie vers l'intérieur (fig. 208). Quelquefois, comme dans la Courge (fig. 502), vis-à-vis de chacun de ces épaississements internes, la zone externe de la membrane forme un couvercle arrondi, qui est soulevé par la poussée du tube.

En s'allongeant, le tube tantôt s'enfonce directement dans le stigmate, tantôt rampe d'abord à la surface des papilles en se moulant sur leurs inégalités (fig. 505) et parfois en en perforant la membrane. A mesure qu'il s'allonge, son protoplasma se creuse d'espaces occupés par le suc cellulaire et se montre animé de mouvements actifs. Le stigmate n'est donc pas seulement un appareil récepteur pour le pollen, c'est surtout un sol nutritif

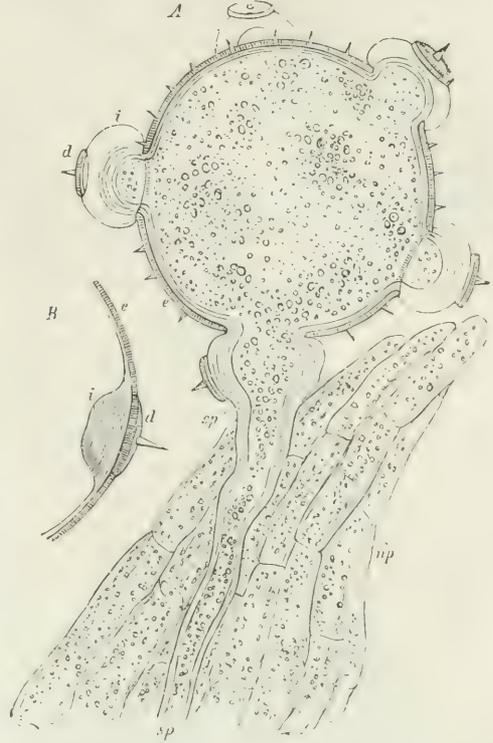


Fig. 502. — Un grain de pollen de Courge (*Cucurbita Pepo*) en voie de germination sur le stigmate *np*. *B*, la membrane du grain est formée de deux couches; l'interne présente çà et là des épaississements vers l'intérieur, *i*, en face desquels l'externe se trouve découpée en rond en forme de couvercle, *d*. *A*, quand la germination commence, les places épaissies se développent en tubes *sp*, en détachant et poussant devant elles les couvercles épineux *d* (Sachs).

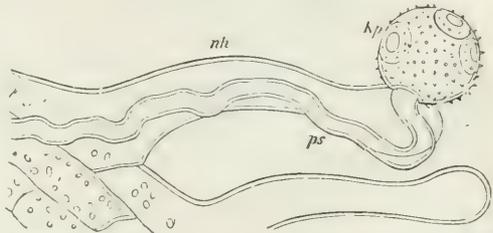


Fig. 505. — Grain de pollen de Campanule (*Campanula rapunculoides*) en voie de germination sur le stigmate. Sorti par un des pores *kp*, le tube pollinique *ps* s'applique étroitement sur le poil stigmatique *nh* (Sachs).

approprié à son développement parasitaire.

Quelquefois les grains de pollen germent à l'intérieur du sac pollinique et projettent leurs tubes au dehors tout autour de l'anthère. En s'allongeant, quelques-uns de ces tubes onduleux viennent à rencontrer le stigmate; désormais abondamment nourris, ils s'y enfoncent, et se comportent ensuite comme s'ils avaient pris naissance à sa surface. Les choses se passent ainsi dans certaines Orchidées (*Cephalanthera grandiflora*) et surtout dans la plupart des fleurs cléistogames.

5^e Développement du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sac embryonnaire. — Si le style est creusé d'un canal (voir fig. 249), le tube pollinique y pénètre et s'allonge en rampant entre les papilles mucilagineuses qui

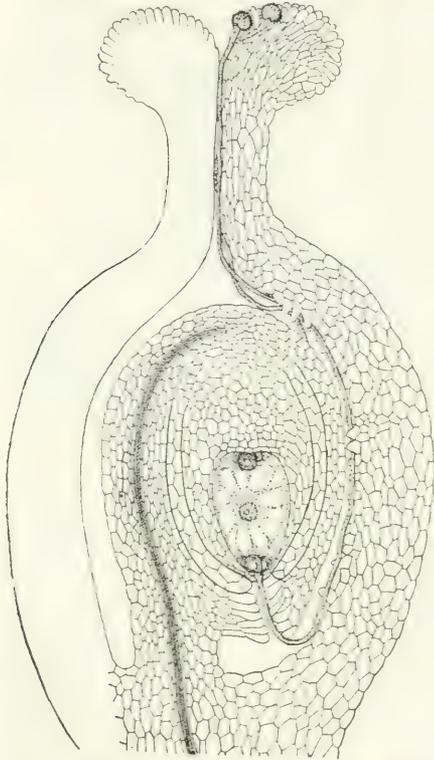


Fig. 504. — Section longitudinale théorique d'un pistil uniovulé à placentation basilaire, montrant la course du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sommet du sac embryonnaire au-dessus de l'osphère. L'ovule anatrope à deux tégments y est inséré comme dans les Composées (d'après Luerssen).

souvent revêtent la paroi de ce canal et en obstruent plus ou moins la cavité. Si le style est plein, sa partie centrale est occupée par des cellules allongées à membranes épaisses et molles, comme gélatineuses, formant ce qu'on appelle le *tissu conducteur*. Le tube pollinique s'allonge entre ces cellules dans l'épaisseur même des membranes ramollies qui les séparent; il en dissout la cellulose et s'en nourrit. En même temps, il se remplit quelquefois de grains d'amidon, et en conséquence bleuit fortement par l'iode, ce qui permet d'en suivre aisément le cours sinueux à travers le style (*Hibiscus*, etc.). D'une manière ou d'une autre, son extrémité inférieure parvient ainsi dans la cavité ovarienne.

Il arrive quelquefois que le micropyle de l'ovule est appliqué assez étroitement contre la base du style pour que le tube pollinique, en continuant sa marche descendante, y pénètre directement (fig. 251, p. 415) (Ortie, Oseille, etc.). Mais ordinairement les tubes polliniques continuent à s'accroître dans la cavité ovarienne en suivant dans chaque

cas particulier un chemin déterminé, nettement tracé par des séries de papilles ou de poils, qui les conduit fatalement, et par la voie la plus courte, aux micropyles des ovules (fig. 504). Le plus souvent c'est à la surface des placentas, toute couverte de papilles et de poils, qu'ils s'allongent en rampant; dans nos Euphorbes indigènes, un pinceau de poils les conduit depuis la base du style jusqu'au micropyle voisin; dans les Plombaginées, le tissu conducteur du style

forme une excroissance conique descendante qui introduit le tube pollinique jusque dans le micropyle. Rien n'est plus variable que ces dispositions, mais aussi rien n'est plus instructif que d'en suivre le mécanisme dans un certain nombre de cas particuliers.

Une fois parvenu au micropyle d'un ovule, le tube pollinique s'y engage, rencontre le sommet du nucelle, se fraie un passage entre ses cellules et vient enfin, en terminant sa croissance et en épaississant sa membrane, presser et aplatir son extrémité contre la voûte du sac embryonnaire sous laquelle sont appendues, comme on sait, directement les deux synergides et un peu plus bas l'oosphère. En ce point, les deux membranes ramollies du tube et du sac se soudent intimement (fig. 504). Le protoplasma du tube pollinique, qui pendant sa croissance s'est toujours accumulé au sommet, et le protoplasma de l'oosphère se trouvent maintenant placés en face l'un de l'autre et ne sont plus séparés que par cette double membrane, dans laquelle on aperçoit quelquefois des amincissements ou des canalicules (*Crocus*, *Œnothera*, etc.).

Comme chaque ovule s'approprie un tube pollinique, le nombre de ces tubes qui pénètrent dans un ovaire donné se règle, d'une façon générale, sur le nombre des ovules que cet ovaire renferme. Il s'introduit même ordinairement plus de tubes polliniques qu'il n'y a d'ovules. Quand ces derniers sont très nombreux, le nombre des tubes qui cheminent en même temps à travers le style et qui viennent ramper dans l'ovaire est donc très considérable. Dans l'ovaire des Orchidées, par exemple, ils forment un faisceau soyeux d'un blanc brillant que l'on distingue à l'œil nu.

Le temps qui s'écoule entre la pollinisation du stigmate et la rencontre du tube pollinique avec le sac embryonnaire ne dépend pas seulement de la longueur, souvent très considérable (Maïs, Safran, Colchique), du chemin à parcourir, mais aussi des propriétés spécifiques de la plante. Ainsi les tubes polliniques du Safran, pour traverser un style long de 5 à 10 centimètres, n'exigent que de un à trois jours, tandis qu'il faut cinq jours à ceux de l'Arum pour fournir une course de 2 à 5 millimètres. Les tubes polliniques des Orchidées mettent quelquefois dix jours, souvent des semaines et des mois entiers, pour arriver à l'ovaire.

4^e Fécondation. — Entre le protoplasma mâle et le protoplasma femelle amenés ainsi en regard et presque en contact, que se passe-t-il? En dehors d'une preuve directe qui jusqu'à présent n'a pas été faite, il est au moins très probable qu'une partie du protoplasma du tube pollinique passe par osmose jusque dans l'oosphère, transmise de quelque façon par les deux synergides. Unies de la sorte et combinées en une seule, les deux masses protoplasmiques ne tardent pas à se revêtir d'une membrane de cellulose : l'œuf est constitué, l'œuf, première cellule d'une plante nouvelle. En même temps les deux synergides disparaissent. L'œuf est seul désormais, appendu sous la voûte du sac embryonnaire, où nous aurons plus tard à suivre son développement.

C'est à ce passage du protoplasma mâle dans le protoplasma femelle, suivi d'une pénétration réciproque et d'une combinaison dont l'œuf est le produit, qu'il convient de limiter le mot de *fécondation*. En y introduisant une partie de son protoplasma, le tube pollinique *féconde* l'oosphère; en recevant ce protoplasma et en se combinant à lui, l'oosphère *fécondée* produit l'œuf.

Aux caractères de la plante ancienne qui lui sont transmis, puisqu'ils sont déposés à la fois dans le protoplasma de l'œosphère et dans celui du tube pollinique, s'ajoutent dans l'œuf des caractères nouveaux, acquis à l'instant même de la fécondation et par le fait seul de la combinaison des deux protoplasmas différents. Virtuellement présents, ces caractères nouveaux se manifesteront plus tard peu à peu pendant le développement de l'œuf. Pleinement épanouis dans la plante adulte, il constitueront ce qu'on appellera l'individualité de cette plante, ou sa *variation*.

Action du pollen sur les ovules chez les Gymnospermes. — Rappelons que les fleurs des Gymnospermes sont unisexuées et que les fleurs femelles, réduites chacune à un carpelle dépourvu à la fois de style et de stigmate et

formé d'un ovaire ouvert, y exposent directement à l'air les micropyles de leurs ovules dont le tégument se prolonge en tube (fig. 505).

Projetés dans l'air au moment de la déhiscence des sacs polliniques, les grains de pollen pluricellulaires de ces plantes sont donc déposés directement par l'atmosphère sur le micropyle des ovules, où les retient une gouttelette liquide. Ils parviennent ensuite facilement à travers le large canal micropylaire sur le sommet du nucelle dans la chambre pollinique.

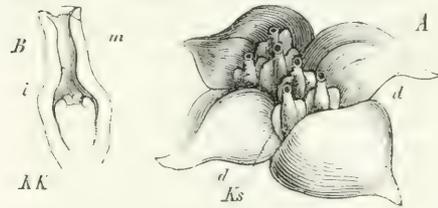


Fig. 505. — *Callitris quadrivalvis*. A, groupe de quatre fleurs femelles en deux paires croisées; chacune d'elles se compose d'un carpelle ouvert *d* conorescent avec la bractée mère, et portant à sa base deux ovules orthotropes dressés *ks*. — B, un ovule coupé en long; *k*, nucelle encore dépourvu de sac embryonnaire; *i*, tégument allongé en tube au-dessus du sommet du nucelle, avec le micropyle *m* (Sachs).

Là ils germent: leur grande cellule s'allonge en un tube pollinique qui ne s'enfonce d'abord que d'une petite longueur dans le tissu du nucelle (fig. 506); il

se fait ensuite un temps d'arrêt plus ou moins long, pendant lequel l'ovule achève son développement. Dans les Conifères qui mûrissent leurs fruits en une année, cette interruption dans la croissance du tube pollinique ne dure que quelques semaines ou quelques mois; mais dans

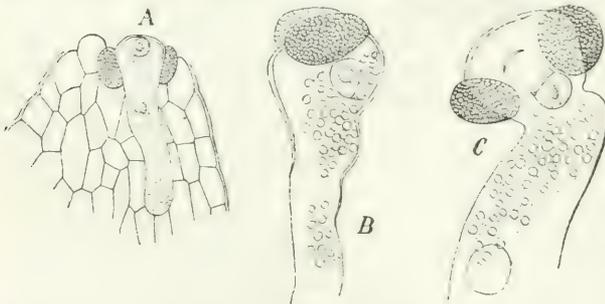


Fig. 506. — A, grain de pollen de Pin (*Pinus Pumilio*), germant sur le nucelle. B et C grains de pollen d'Épicéa (*Picea vulgaris*), en germination, montrant que les deux petites cellules demeurent sans changement (d'après Strasburger).

celles où la graine exige deux ans pour mûrir (*Juniperus communis*, *Pinus sylvestris*), elle se prolonge jusqu'au mois de juin de la seconde année. A ce moment, les tubes polliniques recommencent à s'allonger à travers le nucelle, en élargissant de plus en plus leur extrémité inférieure et en y épaississant

uniformément leur membrane. Ils atteignent enfin la membrane, maintenant ramollie, du sac embryonnaire, la traversent, pénètrent dans l'entonnoir de l'endosperme et appliquent fortement leurs sommets contre les rosettes des corpuscules.

Chez les Abiétinées et les Taxinées, chaque corpuscule, isolé de ses voisins au fond de son entonnoir spécial, exige un tube pollinique, et par conséquent plusieurs tubes polliniques pénètrent à la fois dans le sac embryonnaire (fig. 507).

Dans les Cupressinées, au contraire, un seul tube pollinique suffit à couvrir tout le faisceau de corpuscules serrés côte à côte sous le large entonnoir commun de l'endosperme comme on l'a vu fig. 269; cependant il peut aussi s'en introduire deux dans cet entonnoir (fig. 508). Dans les premières, chaque tube pollinique dissocie les cellules de la rosette correspondante, laquelle comprend parfois trois étages de cellules superposées (fig. 507) et pénètre un peu dans la grande cellule inférieure du corpuscule, dont le protoplasma tout entier constitue l'oosphère. Dans les secondes, l'unique tube pollinique remplit tout l'entonnoir, étale sa large extrémité sur toutes les rosettes et projette au centre de chacune d'elles un court et mince prolongement qui pénètre jusque dans l'oosphère. Au sommet de chaque prolongement, l'épaisse membrane du tube présente une place mince qui facilite évidemment le passage par osmose du protoplasma mâle dans l'oosphère, et la formation de l'œuf.

La formation de l'œuf s'opère donc essentiellement dans les Gymnospermes

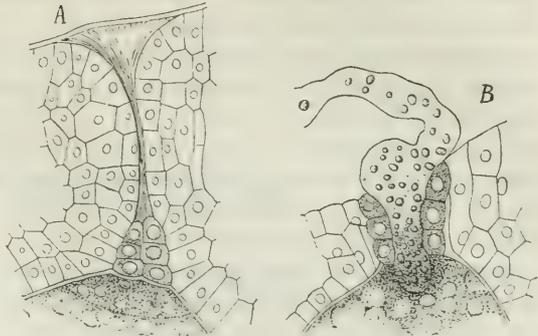


Fig. 507. — Section longitudinale de la région supérieure de l'endosperme et d'un corpuscule, dont la rosette est formée de trois étages de quatre cellules. A, dans le *Pinus Pinaster*, avant l'arrivée du tube pollinique. B, dans le *Picea vulgaris*, après la pénétration du tube jusque dans le haut de la cellule centrale (d'après Strasbürger).

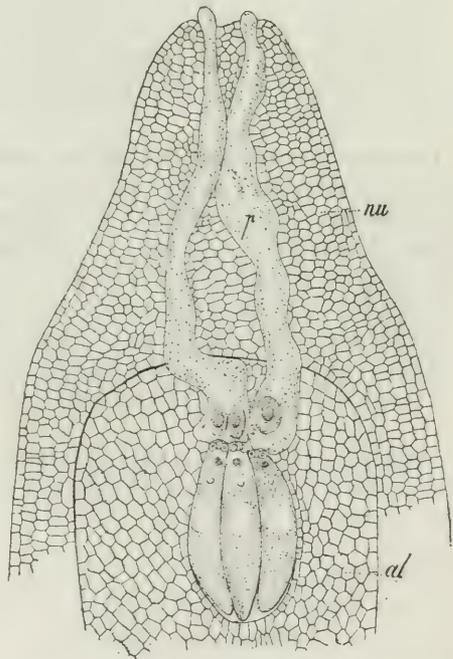


Fig. 508. — *Juniperus virginiana*. Marche des tubes polliniques *p*, à travers le nucelle *nu* et l'entonnoir de l'endosperme *al*, jusque sur les rosettes des corpuscules (d'après Strasbürger).

comme dans les Angiospermes. Seulement le chemin est plus long, qui met en regard les deux protoplasmas. Il se fait des divisions dans le grain de pollen, il se fait des divisions dans le sac embryonnaire, et c'est entre certains produits de ces divisions que l'acte fécondateur s'accomplit. Ces divisions sont supprimées chez les Angiospermes; il en résulte chez ces plantes un raccourcissement et une simplification des phénomènes.

Laissons maintenant cet œuf. C'est plus tard seulement que nous pourrons en suivre pas à pas le développement en une plante nouvelle. Bornons-nous, en terminant, à examiner quelles sont les conséquences de sa formation pour les diverses parties qui constituent la fleur.

Conséquences de la formation de l'œuf. — Les œufs formés, le rôle de la fleur est rempli. Aussi les diverses parties qui la composent, en dehors du pistil, n'attendent-elles pas l'entier accomplissement du phénomène pour se détacher ou se flétrir. Déjà la pollinisation du stigmate entraîne de grands changements dans la fleur. Le calice et la corolle tombent le plus souvent avec les étamines, et le pistil demeure seul. Dans les Orchidées, c'est même seulement à la suite et comme conséquence de la pollinisation du stigmate que les ovules se forment à la surface des placentas, ou du moins qu'ils y acquièrent leur développement complet.

Une fois les tubes polliniques parvenus dans la cavité ovarienne, le stigmate et le style, qu'ils ont épuisés sur leur parcours pour se nourrir, se flétrissent, se dessèchent, et bientôt de la fleur tout entière il ne subsiste que l'ovaire. Quand plus tard les œufs se développeront en embryons et les ovules en graines, l'ovaire deviendra le fruit.

Formation artificielle de l'œuf en dehors de la plante. — On a vu que le grain de pollen, semé dans un liquide approprié, germe et produit son tube pollinique, que l'on peut cultiver ensuite pendant un temps plus ou moins long dans le milieu nutritif. Si, dans une pareille goutte liquide renfermant un grand nombre de tubes polliniques en voie d'actif développement, on introduit quelques ovules fraîchement détachés du placenta, on voit certains tubes se diriger vers les ovules, pénétrer dans le micropyle, se souder au sac embryonnaire, et enfin y produire l'œuf, tout comme si les ovules étaient restés fixés au placenta, et comme si les grains de pollen avaient été semés sur le stigmate (1).

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur la végétation libre du pollen et de l'ovule et sur la fécondation directe des plantes* (Ann. des sc. nat. 5^e série, XII, 1870).

LIVRE SECOND

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE INTERNES

On s'est borné jusqu'ici à considérer le corps de la plante dans sa forme extérieure et dans ses fonctions externes. Il faut maintenant s'appliquer à connaître sa forme intérieure et ses fonctions internes. Cette forme intérieure est ce qu'on appelle la *structure* du corps et l'étude de la structure porte le nom d'*anatomie*. L'anatomie n'est donc pas autre chose que la Morphologie interne. On sait déjà que le corps est, à tout âge, composé de cellules (voir p. 9). Ces cellules se différencient souvent par groupes de manière à former des ensembles, de forme et de propriétés différentes, mais dans chacun desquels tous les éléments ont même forme et même propriété : ces ensembles homogènes sont des *tissus*. A leur tour, les tissus différents se groupent de manière à constituer des ensembles plus compliqués, doués chacun d'une forme et d'une propriété spéciales, dans lesquels chaque tissu apporte sa part d'action ; ces ensembles hétérogènes sont des *appareils*. Enfin les différents appareils se groupent diversement pour former les divers membres : racine, tige et feuille, qui composent le corps différencié de la plante.

C'est cette marche, du général au particulier, que nous suivrons dans notre exposition. Nous considérerons d'abord la structure générale du corps, indépendamment de toute différenciation entre ses cellules, et ses fonctions internes, indépendamment de toute division du travail entre ses éléments : en un mot, la Morphologie et la Physiologie de la cellule. Nous étudierons ensuite la différenciation progressive des cellules, qui donne naissance d'abord aux tissus, puis aux appareils, c'est-à-dire la Morphologie et la Physiologie des tissus et des appareils. Enfin nous verrons comment se groupent les appareils pour composer les quatre organes fondamentaux du corps des plantes : la racine, la tige, la feuille et la fleur.

Les six chapitres de ce second Livre correspondent donc exactement à ceux du premier, ce qui est pour faciliter les recherches de l'élève.

CHAPITRE PREMIER

LA CELLULE

On étudiera d'abord la cellule en elle-même, à l'état passif, dans sa forme et sa structure, dans son origine, son développement et sa fin : c'est la Morphologie de la cellule. On la considérera ensuite à l'état actif, pour connaître les phénomènes dont elle est le siège et ceux qui s'accomplissent entre elle et le milieu extérieur : c'est la Physiologie de la cellule.

SECTION I

MORPHOLOGIE DE LA CELLULE

On sait déjà qu'une cellule complète (fig. 509), parvenue à l'état moyen de son

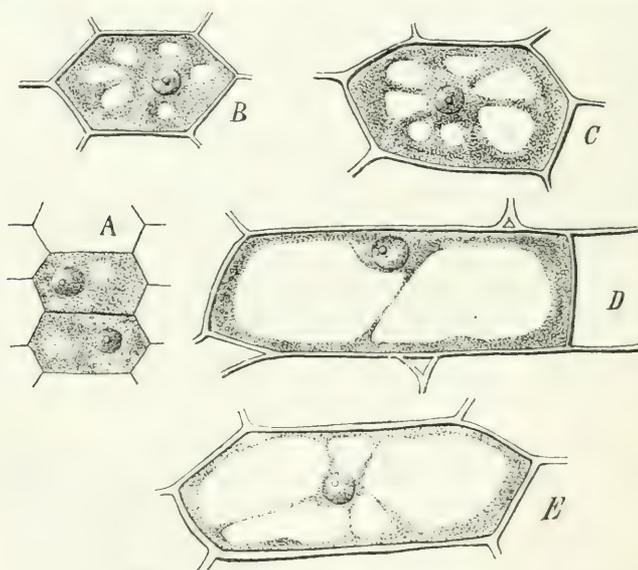


Fig. 509. — États successifs d'une cellule complète. A, avant l'introduction du suc cellulaire : membrane, protoplasma, noyau et nucléole. B, C, apparition et développement du suc cellulaire : vacuoles. D, fusion des vacuoles, commencement de rupture des bandelettes, noyau ramené dans la couche pariétale du protoplasma. A, B, C, D, sont pris dans la racine du Haricot ; E, dans la feuille de la Jacinthe.

développement, se compose de quatre parties distinctes : la membrane, le protoplasma, le noyau et le suc cellulaire (voir p. 11 et 12). On sait aussi que le pro-

toplasma, seul constant (fig. 510). seul primitif, suffisant seul à la reconstituer

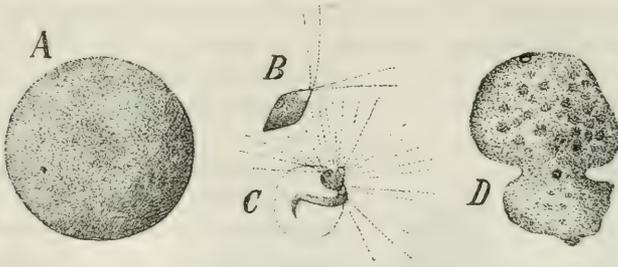


Fig. 510. — Cellules nues sans noyau. A, oosphère de *Fucus vesiculosus*; B, zoospore d'*Ulothrix rorida*; C, anthérozoïde de *Pteris aquilina*; D, myxamibe de *Didymium leucopus* en voie de reptation (A, B, C, d'après Thuret; D, d'après Cienkowski).

tout entière, est à tous ces titres l'élément fondamental de la cellule (voir p. 15 et suiv.). C'est donc par lui qu'il convient d'en commencer l'étude.

§ 1

Le protoplasma et ses dérivés inclus.

Le protoplasma est, comme on le verra tout à l'heure, un mélange, avec une certaine quantité d'eau, de plusieurs principes immédiats différents : les uns azotés et albuminoïdes, d'autres ternaires, d'autres minéraux, tous en voie de continuelle transformation chimique. Quelquefois toutes ces matières sont répandues sous une forme invisible dans la masse générale ; le protoplasma possède alors la transparence et la parfaite homogénéité du cristal. Mais souvent certaines substances, issues de l'activité chimique du protoplasma, y sont insolubles et se déposent dans la masse fondamentale hyaline sous forme de nombreux petits granules, dont la nature est difficile à apprécier. Parfois cependant ces granules atteignent peu à peu une grande dimension et en même temps acquièrent une forme, une structure, des réactions et même une couleur déterminées, qui permettent de les caractériser et de les nommer. Les grains ainsi formés sont quelquefois si abondants que la matière fondamentale, où ils sont plongés, devient difficile à distinguer.

Aussi l'étude du corps protoplasmique de la cellule comprend-elle celle du protoplasma fondamental et celle des diverses formations qui en sont dérivées et qui y demeurent incluses.

1. Le protoplasma fondamental.

Considérons d'abord les propriétés physiques du protoplasma : sa consistance, sa perméabilité et ses mouvements, puis sa composition chimique et ses réactions, enfin son mode de croissance et de division.

Consistance du protoplasma. Couche membraneuse. — La consistance du

protoplasma varie d'une cellule à l'autre, au même âge et dans la même région. Il est ordinairement mou, plastique, tenace, très extensible et non élastique. Parfois il est plus gélatineux; souvent même il prend tout l'aspect d'un liquide et ses fragments s'arrondissent en gouttelettes sphériques (fig. 511). D'autres fois au contraire il est raide et cassant, comme dans la plupart des cellules qui sont à l'état de vie latente.



Fig. 511. — Protoplasma s'écoulant d'un tube percé de *Vaucheria terrestris*; il se sépare en gouttelettes arrondies. A droite, une de ces masses sphériques s'est revêtue d'une couche membraneuse hyaline (d'après Sachs).

Elle varie aussi avec l'âge dans la même cellule et dans la même région. Plus ferme et plus compact dans la jeunesse, le protoplasma devient peu à peu plus mou et plus fluide dans le cours du développement, pour reprendre plus tard sa solidité, si la cellule traverse une période de repos.

Elle varie enfin dans une même cellule, prise à l'état adulte, avec la région considérée. Il se forme, en effet, à la périphérie du protoplasma une couche hyaline plus solide et plus réfringente que le reste, le plus souvent très mince, échappant même quelquefois aux plus forts grossissements; elle entoure la masse intérieure en demeurant avec elle en parfaite continuité, et par conséquent sans présenter de contour interne. Si le corps protoplasmique vient à se diviser ou à être

divisé, chaque portion se recouvre aussitôt d'une pareille couche transparente (fig. 511). Dans quelques cas, où elle est plus épaisse, elle se montre nettement marquée de stries radiales (zoospore de *Vaucheria*, fig. 512), et quelquefois aussi de lignes concentriques (plasmode d'*Ethalium*). Quand le protoplasma est revêtu d'une membrane, il faut pour y voir nettement cette couche le détacher de la membrane en le contractant par l'alcool, la glycérine, l'eau sucrée ou l'acide sulfurique.

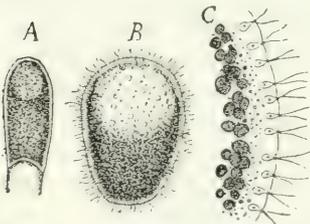


Fig. 512. — *Vaucheria sessilis*. A, cellule-mère de la zoospore. B, zoospore ciliée, avec sa couche membraneuse striée radialement. C, une portion de la couche périphérique, plus fortement grossie, montrant les nombreux noyaux et l'attache des cils deux par deux au sommet d'une petite ampoule pyriforme creusée dans l'épaisseur de la couche membraneuse (d'après Strasburger).

Cette couche périphérique membraneuse joue un rôle très important dans les phénomènes osmotiques dont la cellule est le siège. Elle appartient à la substance fondamentale du protoplasma, qui, homogène et dépourvue de granules,

s'étend dans toute la masse, mais qui se trouve masquée à partir d'une certaine profondeur par les granules qu'elle enferme; elle n'est autre chose que la bordure externe, plus solide, plus dense et plus réfringente de cette substance fondamentale. A partir de cette couche membraneuse, la densité et la réfringence du protoplasma vont ordinairement en diminuant vers le centre.

Perméabilité du protoplasma. — Ces différences de consistance dépendent essentiellement de la quantité d'eau que le protoplasma a absorbée et qu'il s'est incorporée. Il est, en effet, très perméable à l'eau. Sous une consistance assez

ferme, comme celle du plasmode de l'*Ethalium*, par exemple, il en contient déjà environ 70 p. 100 du poids total. Au delà d'une certaine limite, une partie de cette eau d'imbibition se sépare de la masse en y formant des gouttelettes appelées *vacuoles*, autour de chacune desquelles le protoplasma forme une bordure hyaline analogue à sa couche externe et qui le ferme vis-à-vis du liquide intérieur. Nous y reviendrons plus tard à propos du suc cellulaire dont elles sont la première apparition.

Aussi peut-on facilement augmenter ou diminuer à volonté la consistance du protoplasma, en diminuant ou en augmentant artificiellement la proportion d'eau d'imbibition qu'il renferme. Pour extraire du protoplasma, sans le tuer, une partie de l'eau qu'il contient, il suffit de plonger la cellule dans une dissolution saline ou sucrée. Le volume du corps protoplasmique diminue alors, en même temps que sa consistance augmente; il se contracte et, s'il est enveloppé d'une membrane, il s'en sépare et s'en écarte de plus en plus. Si l'on remplace la dissolution par de l'eau pure, il reprend de l'eau et revient peu à peu à l'état primitif; son volume augmente, en même temps que sa consistance diminue; il se dilate et vient appuyer de nouveau sa couche hyaline périphérique contre la face interne de la membrane. Très faibles si le protoplasma est plein, se réduisant par exemple à 2 ou 3 p. 100 de la valeur primitive dans les grains de pollen, ces changements de volume sont beaucoup plus marqués s'il est creusé de vacuoles, et ils résultent principalement du rétrécissement et de la dilatation de ces vacuoles. Par une simple contraction dans l'eau sucrée, le corps protoplasmique peut alors se réduire à la moitié de son volume primitif (*Spirogyra*, *Oedogonium*).

Mais si la couche membraneuse du protoplasma est très perméable à l'eau, elle l'est beaucoup moins aux diverses substances que l'eau tient en dissolution. Pour certaines d'entre elles : sucre, chlorure de sodium, nitrate de potasse et autres sels neutres, diverses matières colorantes, elle se montre même souvent tout à fait imperméable, aussi bien de dehors en dedans, que de dedans en dehors. Plongé à l'état de contraction dans une dissolution de ces substances, le protoplasma n'y prend que de l'eau; si elles se trouvent déjà dissoutes dans l'eau des vacuoles, et qu'on vienne à le contracter, il ne laisse également passer au dehors que de l'eau. La chose est directement appréciable quand la substance en dissolution est colorante. Ainsi quand le liquide des vacuoles est coloré, le protoplasma qu'il baigne demeure parfaitement incolore, et si l'on vient à le contracter par l'eau sucrée, il ne laisse sortir que de l'eau pure, tandis que la couleur se concentre dans les vacuoles rétrécies. De même quand on plonge une cellule, dont le protoplasma vient d'être contracté, dans de l'eau colorée par diverses matières colorantes végétales : safran, bois de Campêche, etc., il n'y reprend, en se dilatant, que de l'eau pure et demeure parfaitement incolore.

Au contraire, la couche membraneuse du protoplasma se laisse facilement traverser par diverses autres substances soit incolores comme les acides, les alcalis et les carbonates alcalins en solution très étendue, soit colorantes comme la fuchsine, l'éosine, le brun d'aniline, le bleu de quinoléine. Après avoir franchi la couche membraneuse, ces matières pénètrent avec l'eau dans toute l'étendue du corps protoplasmique.

Ce n'est pas seulement pour l'eau et certaines substances dissoutes que la couche membraneuse du protoplasma se montre perméable. Elle est si molle et si extensible que, sous l'influence d'une légère pression, un corps solide quelconque, un cristal, un grain d'amidon, une Bactérie, peut la traverser, aussi bien pour entrer dans le protoplasma que pour en sortir, sans y faire aucune ouverture. Mais cette propriété ne se manifeste qu'autant que le protoplasma est vivant. Dès qu'il a été tué par une cause quelconque, sa couche membraneuse devient rigide et se déchire sous le moindre effort. Tant qu'elle est sans fissure, elle conserve néanmoins ses propriétés osmotiques et ne laisse entrer dans le protoplasma mort aucune des substances qu'elle refusait d'admettre pendant la vie. Mais une fois qu'il s'y est fait la moindre déchirure, ces mêmes substances pénètrent par la fente et bientôt imprègnent tout le protoplasma. Si c'est une matière colorante, du carmin, par exemple, le protoplasma la fixe et prend alors une couleur plus vive que celle de la dissolution où il plonge. La différence entre le protoplasma vivant et le protoplasma mort ne se traduit donc pas, comme on l'a dit souvent, par un changement dans ses propriétés osmotiques, mais seulement par l'état d'extensibilité ou de rigidité de sa couche membraneuse (1).

Mouvements du protoplasma. — Si grande que puisse être la proportion d'eau qu'il renferme et par conséquent sa ressemblance avec un liquide, le protoplasma n'est cependant jamais un liquide. De même, quand il est solide ou pâteux, sa ressemblance avec les corps ordinaires à l'état solide ou pâteux est toute superficielle. Le protoplasma vivant ou capable de vivre est animé, en effet, par des forces internes, et ces forces lui impriment, quand les conditions sont favorables, des mouvements intérieurs et des déplacements extérieurs qui manquent à tous les autres corps connus. Les forces moléculaires qui résident et agissent en lui ne peuvent donc pas, sans autre explication, être assimilées à celles qui sont en jeu dans toute autre substance non vivante.

Si l'on considère la cellule à un âge convenable et dans les conditions de milieu favorables que nous déterminerons plus loin, les mouvements qui animent son protoplasma se montrent très actifs et paraissent rapides à de forts grossissements. Tantôt la disposition interne des particules et le contour externe de la masse tout entière se modifient à la fois; il y a en même temps mouvement interne et déplacement extérieur. Tantôt la disposition interne demeure sensiblement la même, le contour externe change seul; il y a seulement locomotion. Tantôt enfin c'est la disposition intérieure des particules qui se modifie seule, le contour externe ne changeant pas; le mouvement est alors tout intérieur, il n'y a pas déplacement. De là trois modes, que nous allons étudier successivement.

1° Mouvement à la fois interne et externe. — Ce double mode de mouvement se manifeste avec le plus d'évidence quand le corps protoplasmique est nu, comme il l'est par exemple chez les Myxomycètes pendant toute la période végétative. Aussi est-ce dans ces plantes que nous l'étudierons tout d'abord.

En un point de sa surface, le corps protoplasmique pousse un prolongement que la substance fondamentale hyaline forme seule tout d'abord, mais où les granules affluent à leur tour un peu plus tard, et où se rend en définitive une plus ou moins grande partie de la masse primitive (fig. 510, *D* et fig. 515, *E*). Cette

(1) Pfeffer : *Osmotische Untersuchungen*, 1877 et *Pflanzenphysiologie*, I, p. 51 et 50, 1881.

branche en produit d'autres à sa surface, celles-ci forment à leur tour des rameaux; branches et rameaux se rencontrent souvent et s'unissent en réseau. Et comme à chaque fois la masse primitive passe dans les prolongements nouveaux, l'ensemble ramifié ou réticulé, changeant incessamment de forme, rampe en coulant pour ainsi dire à la surface du support (fig. 515). Il peut accomplir ainsi de longs voyages, parcourir par exemple, même en montant, une distance de plusieurs mètres.

La vitesse du déplacement, dans les cas moyens, peut atteindre $0^{\text{mm}},5$ par minute dans un *Physarum* et $0^{\text{mm}},4$ dans le *Didymium Serpula*. Elle est d'autant plus grande que la couche membraneuse est plus mince, d'autant plus petite qu'elle est plus épaisse et plus résistante. La progression s'accomplit par une série d'oscillations; le bord avance d'une certaine quantité, recule d'une quantité moindre, avance de nouveau, pour reculer encore et ainsi de suite. Après huit oscillations, le bord d'un plasmode d'*Ethalium*, par exemple, a parcouru : en avant 21,5; en arrière 12,5: il a donc avancé réellement de 9.



Fig. 515. — Un fragment du plasmode réticulé du *Didymium leucopus*, en voie de progression vers la droite (d'après Cienkowski.)

Parfois des prolongements plus grêles se rétractent et rentrent sans laisser de trace dans la masse générale, et cela, tantôt avant d'avoir reçu les granules, tantôt après les avoir admis; les granules se retirent alors les premiers et plus tard seulement la substance hyaline se rétracte à son tour. Si tous les prolongements étaient ainsi rétractiles, le corps protoplasmique, tout en changeant sans cesse de contour, ne déplacerait pas son centre de gravité.

Parfois aussi la couche membraneuse devient assez épaisse, assez dure et assez distincte du protoplasma granuleux qui la remplit, pour ne pas le suivre dans ses mouvements et rester en place derrière lui en formant un tube vide quand il a disparu; ces tubes marquent sur le support la route suivie par le protoplasma dans sa locomotion. Quand elle est ainsi épaissie, elle offre des stries radiales et plus rarement des couches concentriques, provenant de ce qu'elle est formée de parties renfermant alternativement plus et moins d'eau de constitution.

Quand les branches issues de sa ramification sont très divergentes, la matière tendant toujours à s'accumuler vers leurs extrémités, le corps protoplasmique se divise forcément, à mesure qu'il progresse, en plusieurs masses séparées.

En même temps que le corps protoplasmique se déplace ainsi en changeant de forme, on voit s'accomplir en lui d'actifs mouvements intérieurs. Sa masse générale immobile est toute sillonnée de courants, rendus visibles par le déplacement rapide des granules qu'ils charrient. Ces courants traversent en divers sens la substance fondamentale, de manière à confluer vers le point où le mouvement a pris son origine; chemin faisant, ils se divisent, ou bien ils se réunissent, plusieurs petits en un plus gros, comme des ruisseaux pour former une rivière. Ici, le courant se creuse et s'élargit davantage en entraînant avec lui des parties voisines d'abord immobiles; là, il se comble au contraire et se rétrécit parce que

ses bords entrent en repos. C'est dans l'axe du courant que sa vitesse est la plus grande, elle va en diminuant vers les bords. Elle est de 10 millimètres par minute dans le *Didymium Serpula*, de 5^{mm},4 dans un *Physarum*; elle est beaucoup plus grande, on le voit, que la vitesse de locomotion de la même masse au même instant. Après avoir coulé quelques minutes dans une certaine direction, le courant se ralentit et cesse tout à fait. Mais bientôt un nouveau courant s'établit dans une direction différente, vers un point d'origine souvent opposé au premier, et qui ramène en définitive les granules vers le lieu d'où ils sont partis, en leur faisant suivre à peu près les mêmes sentiers.

C'est au milieu de ce flux et reflux incessant, que le corps protoplasmique change de forme et se déplace continuellement. Entre ce changement de forme et ce déplacement d'une part, et les courants internes d'autre part, il n'y a cependant pas de dépendance nécessaire. Nous avons vu déjà que la vitesse des deux mouvements est très différente, celle des courants pouvant être 25 fois plus grande que celle de la locomotion. En outre, le corps protoplasmique peut être immobile, conserver sans changement sa forme sphérique et cependant le flux et le reflux des courants internes s'y montrer aussi rapides et aussi abondants que s'il se déplaçait rapidement avec une forme ramifiée. Il peut aussi être en voie de déplacement rapide pendant que tout est en repos dans son sein.

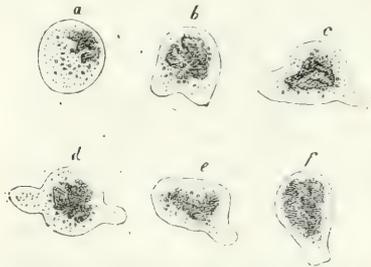


Fig. 514. — Spores de *Bangia atropurpurea* en voie de reptation (d'après Reinke).

Observé pour la première fois dans les infusoires du groupe des Amibes, ce mouvement est souvent appelé *amiboïde*. On le retrouve çà et là dans des corps protoplasmiques nus, ailleurs que chez les Myxomycètes. On l'observe par exemple dans les spores de certaines Floridiées (*Helminthora*, *Bangia*, fig. 514).

Quand le corps protoplasmique a sa couche hyaline recouverte d'une membrane, on peut y retrouver aussi le double mouvement que nous venons d'étudier chez les Myxomycètes. Il en est ainsi dans la cellule rameuse qui, chez les Algues de la famille des Siphonées et chez les Champignons appartenant aux familles des Mucorinées, Saprolégniées, Péronosporées, etc., forme tout le corps végétatif de la plante; il en est de même dans le tube pollinique des Phanérogames. Seulement, comme il doit vaincre la résistance de la membrane qu'il pousse devant lui, le protoplasma se déplace ici plus lentement, et comme la membrane subsiste en forme de tube vide à l'endroit qu'il vient de quitter, l'observateur peut croire qu'il y est encore, qu'il n'y a pas eu déplacement, mais seulement croissance. Les choses s'y passent cependant de la même manière que dans les Myxomycètes.

En un point de sa surface, le corps protoplasmique forme, en effet, une protubérance qui, poussant devant elle la membrane extensible dont elle demeure recouverte, s'allonge en une branche. Celle-ci est d'abord formée par la matière fondamentale hyaline, mais les granules y pénètrent bientôt. A son tour elle forme des rameaux et il naît ainsi peu à peu un système ramifié, dont les branches peuvent s'anastomoser aux points de contact (*Syncephalis*, etc.) en formant un

réseau. En même temps le corps protoplasmique se rend dans les branches nouvelles en quittant progressivement les anciennes; il se déplace par conséquent tout entier et réellement voyage. Mais comme la route qu'il a suivie demeure indéfiniment occupée derrière lui par le tube vide formé par la membrane, on pourrait, à voir les choses de loin, croire qu'il occupe toujours toutes les voies anciennes et qu'il s'étend seulement de plus en plus en s'accroissant. Nous avons vu que cette illusion pourrait se produire aussi chez certains Myxomycètes où la couche membraneuse du protoplasma, quand elle est suffisamment résistante, demeure en place.

Ici aussi, d'ailleurs, certaines branches, une fois formées, simples ou déjà rameuses, sont abandonnées bientôt par le protoplasma qui se retire dans le corps principal, laissant la membrane pleine d'eau; elles demeurent grêles et correspondent aux prolongements rétractiles des Myxomycètes; tandis que les autres continuent de se développer et reçoivent en elles une plus ou moins grande partie de la masse totale.

En même temps que le protoplasma s'accumule ainsi dans des directions divergentes vers le sommet des branches du système ramifié, il se partage naturellement en nombreuses portions distinctes, comme on a vu que cela s'opère dans les mêmes conditions chez les Myxomycètes.

Pendant ce déplacement et ce changement de forme, la masse est agitée aussi par des mouvements intérieurs. On voit des courants de granules la traverser dans divers sens, s'arrêter au bout d'un certain temps, pour reprendre ensuite leur route en sens contraire, par un mouvement de va-et-vient comparable en rapidité à ceux qu'on observe chez les Myxomycètes.

En résumé, qu'il soit nu ou enveloppé d'une membrane, si l'on met à part la vitesse du déplacement et certaines apparences trompeuses, le corps protoplasmique se montre, dans les exemples que nous venons de citer, doué des mêmes mouvements à la fois internes et externes. C'est le mouvement protoplasmique dans sa réalisation la plus générale et la plus complète. Et puisque les deux modes de mouvement y sont indépendants, on comprend que dans certaines conditions, l'un ou l'autre se trouvant empêché, on puisse observer les deux autres manières d'être dont il nous reste à parler.

2° **Mouvement seulement extérieur.** — Supposons qu'un corps protoplasmique de forme déterminée et constante, dépourvu de granules ou les conservant tous immobiles dans sa masse, soit animé de contractions légères et alternatives. Il se déplacera en nageant dans l'eau ou en rampant sur les supports, à la façon d'un poisson ou d'un ver. Il y a dans cette locomotion deux cas à distinguer, suivant que le corps protoplasmique jouit dans toute son étendue de cette contractilité, ou que cette propriété réside exclusivement dans un prolongement aminci et hyalin qu'on appelle un *cil*; chacun de ces deux modes peut d'ailleurs se manifester aussi bien dans un protoplasma nu, que dans un protoplasma pourvu d'une membrane.

a. *Locomotion par contractilité générale.* — Chez un grand nombre d'Algues : Oscillaires (fig. 515, F) et Bactéries, Desmidiées et Diatomées, le corps protoplasmique en se contractant entraîne la membrane, et la cellule ou la rangée de cellules se meut ainsi à travers le liquide ou à la surface des supports, en par-

courant de grands espaces. Si la rangée de cellules est contournée en hélice (*Spirillum*, *Spirulina*), le mouvement oscillatoire est accompagné d'un mouvement de rotation autour de l'axe.

b. *Locomotion par contractilité ciliaire*. — Le corps protoplasmique des zoospores des Champignons et des Algues (fig. 515, A, B, D), celui des anthéro-

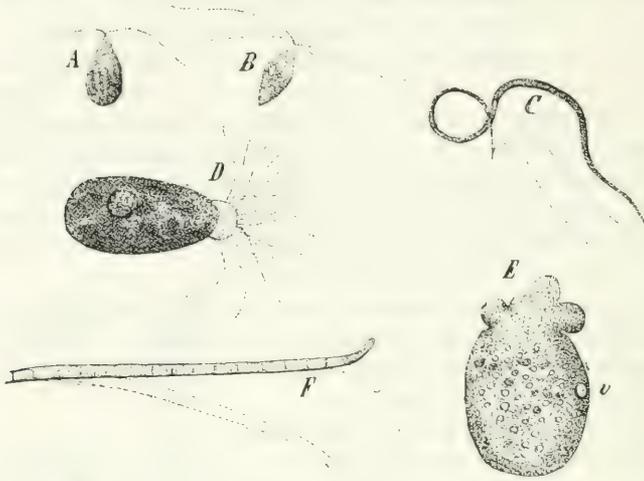


Fig. 515. — Mouvement ciliaire: A, zoospore de *Cladophora glomerata*; B, de l'*Ulothrix rorida*; D, de l'*Oedogonium vesicatum*; C, anthérozoïde du *Pellia epiphylla*. — Mouvement amiboïde: E, jeune myxamibe de *Didymium leucopus*. — Mouvement de contractilité générale: F, filament d'Oscillaire; les lignes pointillées indiquent la contraction en crochet de l'extrémité, et le mouvement oscillatoire de l'ensemble (A, B, C, D, d'après Thuret; E, d'après Cienkowski).

zoïdes (fig. 515, C), est nu et muni de prolongements en forme de cils, en nombre divers et diversement disposés; ces prolongements, qui appartiennent à la couche membraneuse, sont éminemment contractiles et leurs ondulations rapides font progresser la masse tout entière, en la faisant en même temps tourner rapidement autour de son axe. Ils peuvent se détacher ou se rétracter dans la masse; le corps devient alors immobile, ou il se meut par contractilité générale.

Tantôt il n'y a qu'un seul cil, qui est en avant (zoospores des Myxomycètes et des Euglènes), ou en arrière (zoospores des Monoblépharidées et des Chytridinées); tantôt deux attachés latéralement et dont l'un, dirigé en avant, sert de rame pendant que l'autre traîne en arrière et forme gouvernail (zoospores et anthérozoïdes des Algues Olivacées); tantôt deux semblables attachés en avant (zoospores des *Saprolegnia*, *Cladophora*, fig. 515, A, anthérozoïdes des Muscinées, fig. 515, C, etc.); ou quatre (zoospores des *Ulothrix*, fig. 515, B, etc.), ou une couronne disposée autour d'un plateau antérieur (zoospores des *Oedogonium*, fig. 515, D), ou le long de la partie antérieure du corps hélicoïde (anthérozoïdes des Cryptogames vasculaires, fig. 510, C); enfin ils revêtent parfois toute la surface du corps protoplasmique (zoospores des *Vaucheria*, fig. 512, B). Dans ce dernier exemple, on les voit attachés deux par deux au-dessus d'une petite ampoule creusée dans l'épaisse couche membraneuse.

Le mouvement ciliaire est en général rapide: ainsi les zoospores de l'*Éta-*

lium septicum parcourent 0^{mm},70 à 0^{mm},90 par seconde; celles d'*Œdognium* 0^{mm},20 à 0^{mm},15; celles de *Vaucheria* 0^{mm},14 à 0^{mm},10. Le sens de la rotation autour de l'axe est tantôt constamment vers la gauche (*Vaucheria*), tantôt constamment vers la droite (*Œdognium*), tantôt variable (Volvocinées). Si le corps cilié rencontre un obstacle, il recule jusqu'à une certaine distance, et en rétrogradant, il tourne autour de son axe en sens contraire du mouvement primitif; puis il reprend sa course en avant dans une autre direction, en même temps que sa rotation normale.

Quand il est revêtu d'une membrane, le corps protoplasmique peut aussi pousser au dehors des cils vibratiles, qui passent par une ouverture ménagée dans cette membrane. C'est ce que l'on voit dans le *Chlamydococcus pluvialis*, par exemple, et les autres Volvocinées.

c. *Locomotion à la fois par contractilité générale et par contractilité ciliaire.* — Le mouvement ciliaire est quelquefois accompagné d'une contractilité générale; en nageant, le corps se déforme alors plus ou moins fortement. C'est ce qu'on voit par exemple dans les zoospores des *Vaucheria* et *Cladophora* pendant qu'elles s'échappent par l'étroite ouverture de la membrane de la cellule mère, et dans celles des Myxomycètes vers la fin de leur natation. Ce phénomène est très remarquable chez les Euglènes et les Astasies; il ne l'est pas moins dans les anthérozoïdes du *Volvox globator*, dont la moitié antérieure se prolonge en un appendice grêle en forme de col de cygne. Cet appendice se courbe, se redresse, se recourbe de nouveau, s'enroule et se meut en forme d'anguille. C'est de sa base que partent deux longs cils vibratiles.

5° **Mouvement seulement intérieur.** — Nous avons dit plus haut que dans le corps protoplasmique nu des Myxomycètes, il pouvait y avoir des courants internes fort actifs, sans aucun changement dans le contour extérieur. Mais c'est surtout quand il est, comme chez la plupart des plantes multicellulaires, enfermé dans une membrane relativement rigide, que le protoplasma est réduit à ne présenter que ce genre de mouvement purement intestinal.

Tant que dans la jeune cellule le protoplasma est plein (fig. 509, A), on le voit immobile. Mais une fois qu'il s'est creusé de vacuoles et que ces vacuoles agrandies forment les mailles d'un réseau (fig. 509, B, C, E), on le voit s'animer de mouvements divers. C'est d'abord un changement continu dans la forme du réseau. En un point, une bandelette rayonnante s'amincit, se brise, se rétracte ensuite ou dans la couche pariétale, ou dans celle qui enveloppe le noyau, et disparaît; ou bien deux ou plusieurs bandelettes se rapprochent et se fondent en une seule. En un autre point, il pousse au contraire un bras nouveau qui se ramifie et s'anastomose avec les autres; ou bien c'est une branche persistante qui émet un prolongement pour s'unir à ses voisines. Le développement des nouveaux bras est souvent assez rapide; dans l'*Ecbalium agreste* par exemple, il est de 0^{mm},24 en 1 minute.

En même temps la couche pariétale, celle qui enveloppe le noyau, et toutes les bandelettes qui les unissent en un système unique, se montrent traversées en divers sens par des courants actifs (fig. 516). Dans une bandelette, les granules peuvent cheminer tous dans le même sens; mais souvent il y a deux courants en sens inverse sur les deux bords, avec une ligne de repos au milieu, et il n'est

pas rare de voir un granule passer d'un courant à la ligne de repos, ou de celle-ci au courant inverse; quelquefois le même cordon est traversé par trois courants, un médian dans un sens et deux latéraux en sens contraire. La vitesse de ces courants de granules varie suivant les plantes; ils parcourent en une minute $0^{\text{mm}},8$ dans les poils staminaux du *Tradescantia virginica*, $0^{\text{mm}},7$ dans les poils de l'*Hyoscyamus niger*, $0^{\text{mm}},6$ dans ceux du *Cucurbita Pepo*, $0^{\text{mm}},5$ dans ceux de l'*Urtica urens*. La couche membraneuse du protoplasma, immédiatement appliquée contre la membrane, ne participe ni aux mouvements d'ensemble, ni aux courants.

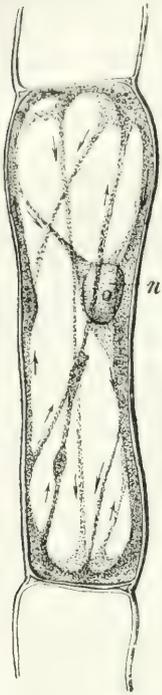


Fig. 516. — Une cellule d'un poil de Chélide. Les flèches indiquent le sens du mouvement des granules protoplasmiques dans les bandettes et dans la couche pariétale; n, noyau avec son nucléole (d'après Dippel).

En un mot, nous reconnaissons ici, à part le déplacement extérieur rendu impossible par la rigidité de la membrane, le même double mouvement que chez les Myxomycètes : changement dans la forme du réseau et courants traversant en directions diverses toutes ses parties.

Plus tard, quand le protoplasma ne forme plus dans la cellule qu'une couche pariétale où est niché le noyau (fig. 509, D), sa configuration ne change plus, ou seulement très peu. Les courants continuent seuls à traverser cette couche pariétale, à l'exception de sa portion la plus externe immobile; mais ils y rampent de deux manières.

Ou bien il y a plusieurs courants, la plupart parallèles à la plus grande dimension de la cellule, et dirigés soit tous ceux d'une moitié dans un sens, tous ceux de l'autre moitié en sens contraire, soit alternativement dans un sens et dans l'autre; courants qui tantôt se partagent en plusieurs bras, tantôt au contraire se réunissent plusieurs ensemble, en laissant entre eux des îlots immobiles.

Ou bien il n'y a dans la couche pariétale qu'un seul courant fermé, doué d'une direction constante déterminée par l'organisation de la plante. Ainsi dans les poils radicaux des *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, etc., le courant va toujours, sur la face inférieure vers le sommet du poil et sur

la face supérieure vers le corps de la racine. Il entraîne avec lui le noyau et d'autres corpuscules assez gros. Les deux bords du courant se touchent presque; aussi arrive-t-il souvent qu'un gros granule, dépassant un peu la limite du courant auquel il appartient, soit pris en même temps par le courant inverse, et dès lors reste en place en pirouettant sur lui-même. Dans les cellules vertes des feuilles du *Vallisneria spiralis*, de l'*Elodea canadensis*, etc., non seulement le noyau mais les grains de chlorophylle sont charriés par le courant. Dans les cellules des *Chara*, la couche externe et immobile du protoplasma est beaucoup plus épaisse; tous les grains de chlorophylle, qui y sont logés, sont par conséquent immobiles. Le noyau au contraire est entraîné. Le courant est parallèle au grand axe de la cellule, montant toujours du côté correspondant à la première feuille du verticille suivant, descendant du côté opposé. Entre les deux bords, il laisse une

bande mince en repos ; le long de cette bande, la couche externe ne renferme pas de grains de chlorophylle.

A température égale, la vitesse de ce courant unique varie suivant les plantes ; vers 15° par exemple, elle est de 1^{mm},650 à la minute dans le *Nitella flexilis*, de 0^{mm},545 dans les poils radicaux de l'*Hydrocharis morsus-ranæ*, de 0^{mm},225 dans les cellules des feuilles du *Vallisneria spiralis*, de 0^{mm},094 dans celles du *Ceratophyllum demersum*, de 0^{mm},009 dans celles du *Potamogeton crispus*.

Quand la cellule s'allonge beaucoup, le courant protoplasmique la contourne en hélice ; cette hélice fait cinq ou six tours pour parcourir tout un poil radical d'*Hydrocharis*, trois tours pour monter jusqu'au sommet d'une cellule internodale de *Chara*.

Par tout ce qui précède, on voit que le protoplasma est une substance essentiellement et de toutes les façons mobile. La prétendue immobilité de la plante n'est qu'une apparence, due à ce que la membrane cellulaire, par sa rigidité, interdit en général au protoplasma qu'elle enferme toute déformation de contour, tout déplacement d'ensemble, toute harmonisation avec les cellules voisines. Le mouvement ne peut donc avoir pour objet que des portions plus ou moins grandes du protoplasma au sein de la masse générale et pour champ d'action que l'étroite enceinte cellulaire.

Composition chimique et réactions du protoplasma. — Le protoplasma est un mélange avec l'eau d'un plus ou moins grand nombre de principes immédiats différents, en voie de transformation continue.

Certains de ces principes contiennent du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote. Parmi ces substances quaternaires, les unes, fort complexes, font partie du groupe des matières dites albuminoïdes, comme l'albumine, la caséine, etc. ; d'autres, analogues aux premières, sont des diastases, comme la diastase proprement dite, la pepsine, l'invertine, etc. ; d'autres, plus simples, appartiennent à la classe des amides, comme l'asparagine, la glutamine, etc., et à celle des alcaloïdes, comme la morphine, la quinine, etc. Aussi le protoplasma offre-t-il toujours les réactions générales des composés albuminoïdes. Il dégage, en brûlant, des vapeurs ammoniacales. Il se coagule par la chaleur. A l'état de vie active, la coagulation paraît d'ordinaire commencer déjà vers 50° ; cependant certaines Bactériacées peuvent croître et se multiplier dans l'eau jusque vers 75°. A l'état de vie latente, le protoplasma supporte sans périr une température beaucoup plus élevée, qui peut, dans les spores de certains *Bacillus* par exemple, atteindre jusqu'à 105°. Il se colore : en jaune par l'iode, en jaune brun par l'action successive de l'acide nitrique et de la potasse, en rose par l'acide sulfurique concentré en présence du sucre, en rouge par le nitrate acide de mercure, en violet par l'action successive du sulfate de cuivre et de la potasse. Il se dissout dans l'acide acétique cristallisable, dans la potasse étendue et parfois aussi dans l'ammoniaque ; tout au moins il y perd sa forme et devient homogène et transparent. Dans la potasse concentrée, au contraire, il conserve sa forme pendant longtemps, mais une simple addition d'eau la détruit immédiatement. L'alcool, l'éther, les acides étendus et notamment les acides picrique, osmique et chromique, le coagulent et le durcissent ; les bichromates alcalins agissent de même.

D'autres principes constitutifs du protoplasma ne contiennent que du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène. Ces composés ternaires appartiennent soit à la série des glucosides, comme le tannin, soit à celle des hydrates de carbone, comme l'amidon soluble, la dextrine, les sucres, soit à celle des corps gras et des cires. D'autres enfin, en petite quantité, sont de nature minérale. Aussi quand on le brûle sur une lame de platine, le protoplasma laisse-t-il toujours des cendres.

Dépourvu à la fois de membrane, de noyaux et de suc cellulaire, le plasmode adulte des Myxomycètes et notamment celui du *Fuligo septica* dont il est facile de se procurer des kilogrammes, se prête bien à l'étude chimique du protoplasma. Il faut remarquer seulement, qu'ayant achevé sa croissance et se préparant à la reproduction, il renferme une très forte proportion de matériaux de réserve. L'analyse de ce plasmode a donné, pour 100 de matière sèche : 50 de substances azotées, 41 de substances ternaires et 29 de cendres (1). Les matières azotées sont : la plastine (substance albuminoïde insoluble voisine de la fibrine), la vitelline, la myosine, des peptones, la pepsine, la lécithine, la guanine, la sarcosine, la xanthine et le carbonate d'ammoniaque. Les matières ternaires sont : la paracholestérine, une résine spéciale, un principe colorant jaune, le glycogène, un sucre non réducteur, des acides gras (oléique, stéarique, palmitique) et des corps gras neutres. Les substances minérales sont : la chaux combinée aux acides gras et aux acides lactique, acétique, formique, oxalique, phosphorique, sulfurique et carbonique, les phosphates de potasse et de magnésium, le chlorure de sodium, le fer. La chaux, dont la plus grande partie est à l'état de carbonate, forme $\frac{5}{4}$ pour 100 des cendres ; cette abondance de calcaire est une propriété particulière au *Fuligo* et à quelques autres Myxomycètes.

Croissance du protoplasma. — Le protoplasma croît vivement pendant la jeunesse de la cellule et de manière à acquérir souvent plusieurs centaines de fois le volume qu'il avait au début. Cette croissance est soumise, dans des conditions extérieures constantes, à la loi de périodicité étudiée page 50 et suiv. ; tout ce qui a été dit au § 1 du chap. I du Livre I au sujet de la croissance du corps de la plante s'applique directement à celle du protoplasma.

La croissance du protoplasma a toujours lieu par interposition de particules nouvelles entre les anciennes à la fois dans toute la profondeur de la masse ; mais, suivant la nature des particules nouvelles ainsi incorporées, on peut y distinguer deux modes. Ou bien la substance étrangère est elle-même déjà un protoplasma vivant, appartenant à une cellule voisine, et qui vient se fondre dans le corps protoplasmique pour en accroître la masse : c'est la croissance par adjonction ; ou bien les substances étrangères sont de nature minérale, et c'est dans la cellule même qu'elles s'unissent en composés de plus en plus complexes, qui finalement s'assimilent au protoplasma dont ils augmentent le volume : c'est la croissance par assimilation. Ces deux modes sont très répandus et ils peuvent se rencontrer l'un et l'autre, successivement ou simultanément, dans une seule et même cellule. Ils sont reliés d'ailleurs par une foule d'intermédiaires.

C'est par adjonction libre et directe que s'accroît, à partir d'une certaine épo-

(1) Reinke : Botanische Zeitung, 26 novembre 1880.

que, le corps protoplasmique des Myxomycètes et que se constitue leur plasmode; c'est par adjonction bilatérale à travers les membranes voisines que s'accroissent les œufs des Mucorinées, et en général tous les corps protoplasmiques qui se constituent aux dépens de réserves albuminoïdes accumulées au préalable dans des cellules voisines de celles qui se développent. C'est par assimilation, au contraire, qu'une spore de *Mucor* par exemple, ou de *Penicillium*, placée dans une solution convenablement préparée de sucre et de sels minéraux, accroît son corps protoplasmique et le développe finalement en une plante nouvelle.

Formes diverses du corps protoplasmique. — Quoi qu'il en soit, cette croissance détermine la forme que revêt à un moment donné le corps protoplasmique et par suite la cellule tout entière (fig. 517). Rarement elle a lieu également dans

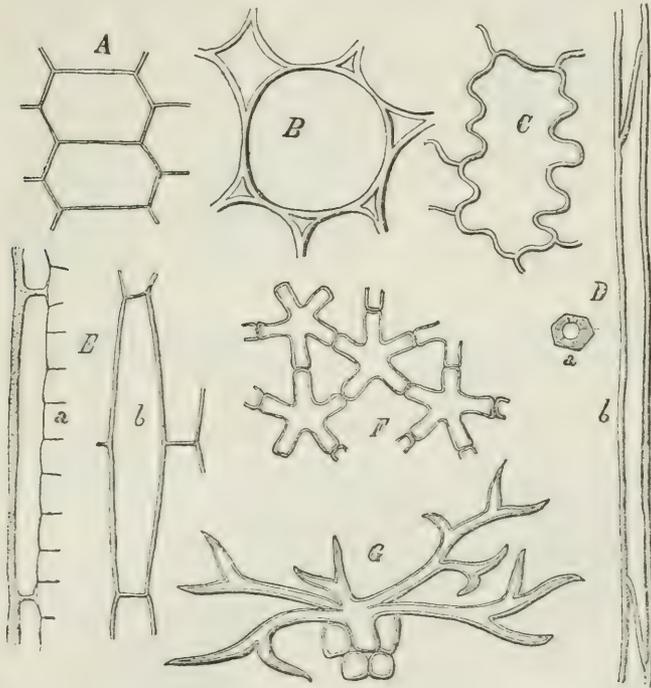


Fig. 517. — Formes diverses des cellules : A, polyédrique; B, sphérique; C, aplatie et sinuose; D, allongée et pointue aux deux bouts; E, aplatie en table hexagonale : a, de profil, b, de face; F, étoilée; G, rameuse. Le double contour de la membrane est seul indiqué.

tous les points de la masse : la cellule en grandissant conserve alors son contour primitif, polyédrique ou sphérique. Le plus souvent elle est diversement localisée et la forme primitive subit en conséquence des modifications plus ou moins profondes. Une cellule cubique, par exemple, s'étire en un long prisme ou s'aplatit en une large table, suivant que la croissance du corps protoplasmique se localise sur les faces latérales ou sur les faces inférieure et supérieure. Elle s'arrondit en sphère, si la croissance est plus forte sur les faces que sur les angles. Elle devient une étoile à six branches, si le centre de

chaque face s'accroît seul. Elle se ramifie, enfin, s'il se forme çà et là sur ses flancs de nouveaux centres de croissance. Quand cette ramification se répète un grand nombre de fois, la cellule prend une forme extrêmement compliquée (fig. 518). Ces diverses manières d'être dépendent de la nature propre des cel-

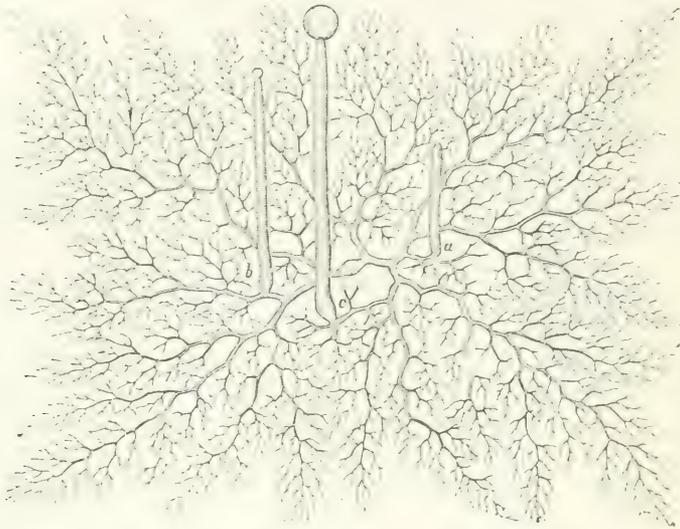


Fig. 518. — Cellule ramifiée constituant le thalle en voie de fructification du *Mucor Mucedo*; a, b, c, branches dressées qui formeront plus tard les spores dans leur extrémité renflée (d'après Kny).

lules et de la place qu'elles occupent dans l'ensemble. C'est par cette croissance inégale et diversement localisée du protoplasma que, les nombreuses cellules qui composent une tige, une racine ou une feuille, toutes semblables à l'origine, arrivent à se différencier de plus en plus profondément.

Division du protoplasma. — Simple ou ramifié, tant qu'il est en voie de croissance et le plus souvent aussi quand il a cessé de croître, le corps protoplasmique ne se fractionne pas; quelquefois il demeure continu avec lui-même

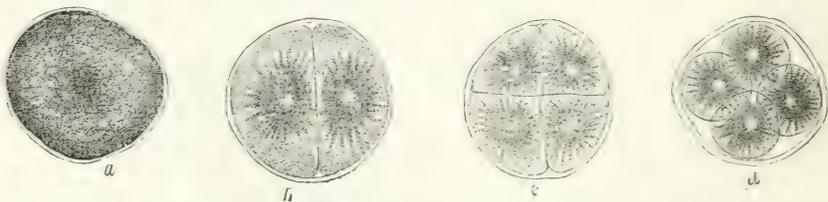


Fig. 519. — Formation des spores du *Padina Pavonia* par deux bipartitions successives à angle droit. Le protoplasma a au centre une structure radiale (Reinke).

dans toutes ses parties et la plante est dite unicellulaire (*Valonia*, *Caulerpa*, *Vaucheria*, *Bryopsis*, *Mucor*, *Saprolegnia*, etc.); ordinairement il découpe sa masse par des cloisons de cellulose et la plante est dite multicellulaire.

Dans l'un et l'autre cas il arrive néanmoins presque toujours un moment,

celui de la reproduction, où en de certains points du corps de la plante le protoplasma, dont la croissance a pris fin, se divise en un certain nombre de portions qui s'isolent et forment autant de cellules reproductrices (spores, oosphères, anthérozoïdes, etc.). C'est ainsi, par exemple, que vers le sommet de certaines branches du thalle unicellulaire des *Vaucheria* une scission transversale sépare du reste du tube la portion du protoplasma qui doit former la cellule mère de la zoospore (fig. 512). Ailleurs, le corps protoplasmique d'une cellule se divise tout entier en un nombre plus ou moins grand, quelquefois énorme, de petites portions semblables, d'abord polyédriques, qui s'arrondissent plus tard et s'isolent.

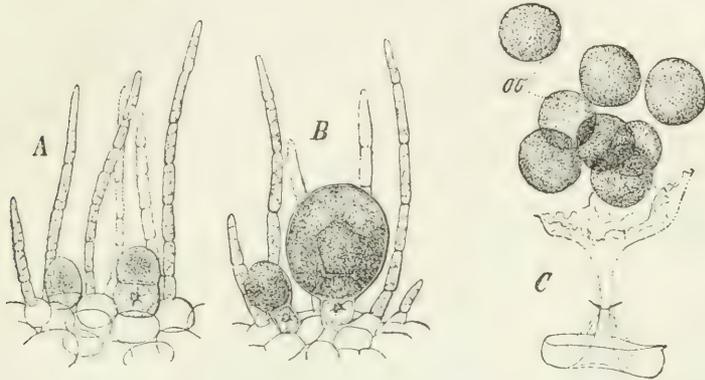


Fig. 520. — Formation des oosphères du *Fucus vesiculosus*: A, la cellule mère, à droite, est séparée par une cloison de la cellule sous-jacente; B, elle a grandi et, quand sa croissance a pris fin, son protoplasma s'est divisé par des scissions simultanées en huit masses polyédriques; C, les huit corps protoplasmiques nouveaux se sont arrondis en sphères et s'échappent à travers la membrane déchirée (d'après Thuret).

Ce résultat est atteint, tantôt par une série de bipartitions successives à angle droit (fig. 519), tantôt par une multipartition simultanée (fig. 520).

Dans le premier cas, la scission médiane s'opère ordinairement à la fois dans toute l'étendue de la section transversale; quelquefois elle commence à la périphérie par un étranglement annulaire, qui devient de plus en plus profond et finit par atteindre le centre (œuf des *Volvox*, etc.). Nous aurons à revenir plus loin sur cette division du protoplasma, quand nous traiterons de l'origine des cellules.

Réunion de plusieurs protoplasmas en un seul. — Si le protoplasma a la faculté de se séparer, il a aussi celle de se réunir, et ces deux propriétés trouvent à se manifester successivement dans le cours de l'existence d'une même plante. C'est en fusionnant ensemble un grand nombre de corps protoplasmiques distincts, issus d'un protoplasma primitif par voie de bipartition répétée, que les Myxomycètes constituent en définitive leur plasmode. C'est également par fusion de deux corps protoplasmiques, produits par une division antérieure, que se forme l'œuf d'un grand nombre de plantes. En étudiant le mode de formation des cellules, on reviendra plus tard sur ce sujet.

Connaissant les principaux caractères du protoplasma fondamental (1), nous al-

(1) Pour l'étude du protoplasma, consulter Mohl : *Botanische Zeitung*, 1844, p. 273 et 1855,

Ions étudier maintenant les divers corps qui en dérivent et qui demeurent renfermés dans sa masse.

2. Les leucites.

Parmi les dérivés de l'activité du protoplasma fondamental qui prennent forme et demeurent inclus dans son sein, ceux que leur complication en rapproche le plus sont, sans contredit, les petits corps blancs que nous appellerons des *leucites*. Ils ne sont pas autre chose, en effet, que des portions déterminées du protoplasma, découpées çà et là dans la masse générale, douées de caractères particuliers et de propriétés spéciales, en un mot différenciées.

Caractères généraux des leucites (1). — C'est principalement par leurs propriétés physiques, et notamment par leur réfringence, que les leucites se distinguent nettement au sein du protoplasma (fig. 521). Leur forme est sphérique ou ovale (*Colocasia*, *Beta*, etc.), parfois allongée en fuseau ou en bâtonnet (*Phajus*, *Melandryum*). Ils commencent quelquefois par être sphériques, et plus tard s'allongent en fuseau (*Canna*). Leur consistance est variable et aussi leur réfringence; on les voit tantôt plus brillants, tantôt plus pâles. Dans ce dernier cas surtout, l'eau les pénètre, les gonfle fortement et enfin les dissout. L'alcool, surtout la dissolution alcoolique d'iode, les contracte légèrement, leur donne de la résistance et les rend plus faciles à étudier; en même temps, sous l'influence de l'iode, ils se colorent en jaune plus ou moins foncé, suivant la concentration. Ils se colorent aussi en jaune par l'acide nitrique et jouissent d'ailleurs de toutes les réactions des matières albuminoïdes.

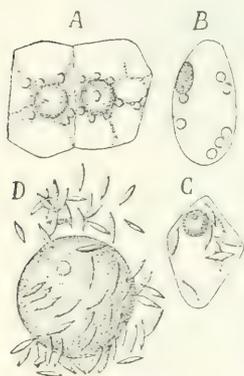


Fig. 521. — Leucites incolores, sphériques dans A et B, fusiformes dans C et D : A, cellules périphériques de la tige du *Philodendron grandifolium*; B et C, de la graine du *Melandryum macrocarpum*; D, de la racine du *Phajus grandiflorus* : les leucites sont amassés autour du noyau (d'après W. Schimper).

Ils prennent naissance dans le protoplasma fondamental par séparation et condensation, autour de certains centres, d'une substance d'abord uniformément répandue dans la masse. Les grains, petits au début, grandissent ensuite jusqu'à acquérir leur dimension définitive. Tantôt leur formation est localisée dans la couche de protoplasma qui enveloppe le noyau (cellules périphériques des feuilles du *Philodendron grandifolium*, rhizome du *Colocasia antiquorum*, racine du *Phajus grandiflorus*, etc.); tantôt ils prennent naissance à la fois autour du noyau, dans la couche pariétale et dans les bandelettes rayonnantes (graine du *Beta trigyna*); tantôt enfin ils se forment tous dans le protoplasma pariétal (graine du *Melandryum macrocar-*

p. 689. — Nägeli : *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, I, Zurich, 1855. — Brücke : *Die Elementarorganismen* (Sitzungsberichte der Wiener Akad. 1861, p. 408). — Max Schultze : *Ueber das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*, Leipzig, 1865. — De Bary : *Die Mycetozoen*, Leipzig, 1864. — Kühne : *Untersuchungen über das Protoplasma*, Leipzig, 1864. — Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzellen*, Leipzig, 1867. — Velten : *Botanische Zeitung*, 1872, p. 645. — Reirke et Rodewald : *Studien über das Protoplasma* (Untersuchungen aus dem bot. Labor. der Univ. Göttingen, II, 1881).

(1) Trécul : *Des formations vésiculaires dans les cellules végétales* (Ann. des sc. nat., 4^e série, t. X, p. 20, 1858). — W. Schimper : *Botanische Zeitung*, 1880, p. 881.

pum). Ils demeurent toujours plongés dans le protoplasma; on ne les voit jamais ni dans le suc cellulaire, ni dans le noyau. Ils peuvent d'ailleurs, à de certaines époques, se redissoudre dans le protoplasma fondamental, pour s'en séparer de nouveau plus tard.

Quand la cellule s'accroît beaucoup, les leucites qui se sont formés dans sa jeunesse grandissent en même temps chacun pour son compte et, quand ils ont acquis un certain volume, ils se divisent par le milieu en deux leucites nouveaux, qui à leur tour croissent et plus tard subissent une nouvelle bipartition. Ils vont ainsi se multipliant au sein du protoplasma. La bipartition s'opère ordinairement de dehors en dedans par un étranglement progressif; quelquefois cependant elle a lieu par une scission simultanée dans toute la masse.

Le rôle des leucites dans la cellule est toujours très considérable, mais divers. Tantôt ils se développent dans des cellules à l'état de vie active; ils sont alors doués eux-mêmes d'une activité qui se manifeste de différentes manières: ce sont des leucites actifs; tantôt ils se forment dans la cellule au moment où elle passe de vie active à vie latente, pour se redissoudre plus tard au passage inverse de vie latente à vie active: ce sont des leucites passifs ou de réserve; on les appelle aussi *grains d'aleurone*. Les premiers seuls, naturellement, sont capables de se multiplier par bipartition. Entrons dans quelques détails sur chacune de ces deux catégories de leucites.

Leucites actifs. — Les leucites actifs demeurent souvent incolores, même en pleine lumière, comme dans l'assise périphérique de la feuille des *Philodendron* ou dans la graine des Caryophyllées. Leur activité est alors principalement consacrée à la formation des grains d'amidon. Tous les exemples cités plus haut ont été pris à dessein parmi ces leucites incolores, qui sont les plus simples de tous. Plus fréquemment encore, ils produisent des principes qui les colorent, et ils passent ainsi, dans des conditions favorables, à l'état de *chromoleucites*. C'est en eux notamment que se produit d'ordinaire le plus important de tous les principes colorants des plantes, la chlorophylle. En se colorant, ils ne perdent pas la propriété de former des grains d'amidon et même ils acquièrent celle de produire plusieurs autres substances, comme il sera dit plus loin. Étudions d'un peu plus près ces leucites colorés.

Leucites diversement colorés. — Dans les tiges et les feuilles des plantes étiolées, les leucites naissent, comme il vient d'être dit, au sein du protoplasma et sont d'abord incolores. Mais bientôt il s'y forme un principe colorant jaune qui les imprègne et les colore uniformément; c'est la *xanthophylle*, nommée aussi *étioline*. Les leucites passent ainsi à l'état de grains jaunes pâles, qu'on peut nommer *xantholeucites*. Si la plante étiolée est soumise à l'action de la lumière à une température assez basse, vers 2°-4° pour l'Avoine, vers 6°-10° pour l'Artichaut et le Grand-Soleil, vers 9°-10° pour le Haricot et la Courge, la production de xanthophylle est rapidement augmentée dans les grains, les feuilles deviennent d'un jaune plus foncé, et même d'un jaune orangé. Ce sont les radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre qui sont les seules actives dans ce phénomène (1).

(1) Elfving: *Ueber eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 495, 1880).

La xanthophylle est insoluble dans l'eau et soluble dans l'alcool. Pour la préparer, on fait bouillir dans l'eau les feuilles étioilées, on les dessèche, on les pulvérise et on les traite par l'alcool fort. La dissolution alcoolique est mise en contact avec du noir animal en grains qui s'empare de la xanthophylle et laisse dans le liquide les matières grasses, cireuses, etc., qui s'y trouvaient mélangées. On décante, puis on lave le noir avec de l'alcool faible, qui reprend et entraîne le principe colorant et qui le laisse cristalliser par évaporation.

Le spectre d'absorption de la xanthophylle contient trois larges bandes noires dans la moitié la plus réfrangible, comme on le voit dans la partie inférieure de la figure 45. Ni la composition chimique, ni les propriétés de cette substance n'ont encore été fixées avec quelque précision. On sait seulement que ses dissolutions ne sont pas fluorescentes et sont peu altérables à la lumière, que les acides sulfurique et chlorhydrique la décomposent en la faisant passer d'abord au vert émeraude, puis au bleu et que les alcalis ne l'altèrent pas.

Un grand nombre de fleurs doivent la coloration jaune ou orangée qui dore leurs pétales (*Eranthis hiemalis*, *Helianthus annuus*) ou leurs anthères (*Crocus*, *Colchicum*) à des leucites jaunes permanents. Les xantholeucites peuvent provenir aussi, comme on le dira plus loin, de la dégradation de leucites plus compliqués.

Dans quelques fruits (*Passiflora limbata*, *Lycopersicum esculentum*) et dans certaines fleurs (poils du pédicelle du *Geranium phœum*), les cellules renferment des leucites qui se colorent bientôt en rouge par un principe uniformément répandu dans leur masse.

D'autres fleurs (*Tillandsia amœna*, *Begonia discolor*, *Strelitzia reginae*, *Delphinium elatum*) et d'autres fruits (*Atropa Belladonna*, *Solanum guineense*, *Passiflora*, *Baptisia*) forment dans leurs cellules des leucites bientôt colorés en bleu par une substance spéciale. Dans le *Delphinium elatum* ils ont la forme de lamelles pennées ou de disques à structure radiale et la matière bleue qui les teint passe peu à peu au rouge quand la fleur se fane. Les acides rougissent le principe bleu, les alcalis le verdissent. Sa production paraît favorisée par la lumière.

Les fleurs de quelques plantes (*Orchis Morio*, *Amorpha fruticosa*, *Gilia tricolor*), les fruits de quelques autres (*Solanum Melongena*, *Passiflora aurifolia*) produisent dans leurs cellules des leucites violets. Les acides rougissent ce principe violet; les alcalis le bleuissent aussitôt. Ailleurs (*Orobanche*, *Neottia nidus-avis*), on rencontre des leucites fusiformes de couleur brune. Les acides colorent ce principe brun

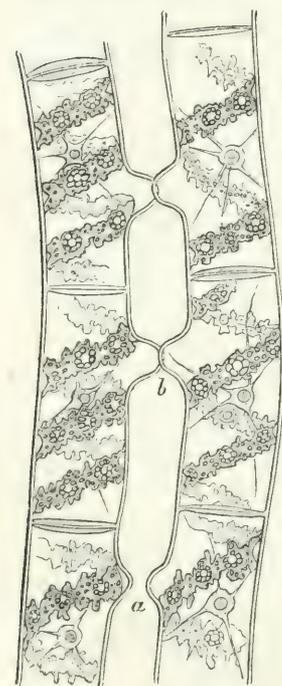


Fig. 522. — Quelques cellules de deux filaments rapprochés du *Spirogyra longata* montrent les corps chlorophylliens en forme de rubans spirales; ils renferment des grains d'amidon groupés en étoile et des gouttelettes d'huile (Sachs).

en bleu, les alcalis en vert. Ces divers principes colorants : bleu, violet et brun, sont parfois solubles dans l'eau.

Leucites verts ou corps chlorophylliens. — Quelquefois, comme dans certaines Algues, sous l'influence de la lumière, les leucites, d'abord incolores, se teignent bientôt et directement en vert par de la chlorophylle et deviennent des *chloro-leucites*. Mais le plus souvent, surtout chez les Angiospermes, ce sont des leucites déjà colorés en jaune, des xantholeucites, qui, sous l'influence de la lumière quand la température est suffisante, produisent en outre de la chlorophylle. On obtient ainsi ces leucites colorés par deux pigments à la fois, qu'on appelle ordinairement corps chlorophylliens ou assez improprement « grains de chlorophylle », et qui donnent aux feuilles leur couleur verte. En raison de leur extrême importance, nous devons les étudier d'un peu plus près (1).

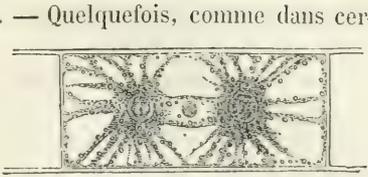


Fig. 525. — Une cellule du *Zygnema cruciatum*, avec ses deux corps chlorophylliens étoilés, contenant chacun au centre un gros grain d'amidon (Sachs).



Fig. 524. — Grains de chlorophylle du *Funaria hygrometrica*: A, en place dans les cellules de la feuille; ils sont plongés dans la couche pariétale du protoplasma, qui contient aussi le noyau, et ils renferment des grains d'amidon; B, grains de chlorophylle isolés, avec leur contenu amylicé; a, jeune grain; b, grain plus âgé; b', b'', grain en voie de bipartition; c, d, e, grains âgés où l'amidon occupe tout le volume du grain; f, grain gonflé par l'eau; g, le même après l'action prolongée de l'eau, la substance du leucite est détruite, il ne reste que les grains d'amidon (Sachs).

dans l'*Anthoceros*, une des Hépatiques les plus simples, on ne trouve même dans

(1) Mohl: *Ueber den Bau der Chlorophylls* (Botanische Zeitung, 1855). — A. Gris: *Ann. des*

chaque cellule qu'un seul leucite vert relativement énorme, qui renferme le noyau dans son intérieur.

Composition des corps chlorophylliens. — Par son mode même de formation, un grain de chlorophylle ordinaire se compose d'au moins trois matières différentes : la substance fondamentale incolore, qui est le leucite primitif, et les deux principes colorants qui l'imprègnent dans toute son étendue, la xanthophylle et la chlorophylle.

Débarassé par l'alcool ou l'éther des deux principes qui le colorent, le leucite primitif se retrouve avec sa forme et son volume originels. Sa consistance est assez ferme et son contour très vif; il est mou cependant et onctueux quand on l'écrase. Il est homogène, dépourvu aussi bien de granules que de vacuoles; sa couche externe est seulement un peu plus dense. Mis en contact avec l'eau, il en absorbe et se gonfle. Le plus souvent le liquide y forme des vacuoles, qui vont grandissant jusqu'à faire éclater la couche externe plus résistante; quelquefois il demeure plein, mais s'arrondit en se gonflant et présente alors nettement, suivant plusieurs directions, une division en couches alternativement plus ou moins denses, c'est-à-dire plus ou moins aqueuses, qui dessinent en lui des stries radiales et des cercles concentriques (*Bryopsis plumosa*).

En décolorant les chloroleucites, l'alcool a formé une dissolution d'un beau vert qui renferme, outre les deux principes colorants, toutes les autres matières solubles des grains. Si l'on agite cette dissolution avec un volume égal de benzine et qu'on laisse reposer, le liquide se sépare en deux couches : la supérieure vert foncé, où la benzine tient en dissolution surtout de la chlorophylle; l'inférieure jaune, où l'alcool retient la xanthophylle mêlée aux substances étrangères. Pour isoler à l'état de pureté la xanthophylle d'une part, la chlorophylle de l'autre, on met la dissolution alcoolique en contact avec du noir animal en grains qui s'empare à la fois des deux matières colorantes, mais laisse toutes les impuretés dans le liquide. On décante, puis on lave le noir avec de l'alcool à 65° qui entraîne la xanthophylle et la laisse cristalliser par évaporation. En versant ensuite sur le charbon de l'éther anhydre ou mieux de l'huile légère de pétrole, on obtient une liqueur verte très foncée qui est une dissolution de chlorophylle pure. On fait évaporer lentement cette liqueur à l'obscurité et l'on voit apparaître la chlorophylle cristallisée.

Composition chimique et propriétés de la chlorophylle. — C'est une substance un peu molle, d'un vert intense lorsqu'elle vient d'être préparée. Elle cristallise en petites aiguilles aplaties, souvent rayonnantes, qui paraissent appartenir au système du prisme rhomboïdal oblique. Ces cristaux sont dichroïques, vert foncé par réflexion, rouge brun par transmission. Elle est insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, la benzine, le sulfure de carbone et l'huile de pétrole. Contrairement à ce qui est généralement admis, elle ne renferme pas trace de fer. Elle laisse seulement une petite quantité de cendres, 1,8 pour 100 environ, formées de phosphates

sc. nat., 4^e série, VII, p. 179, 1857. — Trécul : *Ibid.*, X, p. 155, 1858. — Sachs : *Physiologie végétale*, p. 541, 1868. — Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzellen*, Leipzig, 1867. — Kraus : *Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe*, Stuttgart, 1872. — Wiesner : *Entstehung der Chlorophylls*, Wien, 1877. — Frémy : *Comptes rendus*, LXXXIV, p. 985, 1877. — Mikosch : *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, t. LXXVIII, 1878. — Pringsheim : *Jahrbücher für wiss. Botanik*, XII, 1881.

alcalins et de magnésie avec trace de chaux. L'analyse élémentaire a donné :

	Épinard.	Graminées.
Carbone.	75,97.	75,40
Hydrogène.	9,80.	9,70
Azote.	4,15.	5,62
Oxygène.	10,55.	9,57
Cendres. Phosphates .	1,75.	1,71
	<hr/> 100,00	<hr/> 100,00

Ce qui correspond sensiblement à la formule $C^{56}H^{50}AzO^3$.

La chlorophylle a les propriétés d'un acide faible; elle forme avec les alcalis des sels solubles, avec les autres bases des sels insolubles.

En présence de l'oxygène, soit en cristaux, soit en dissolution, elle s'altère à la lumière, même diffuse; elle s'oxyde, jaunit d'abord, puis lentement se décolore. Dans le corps chlorophyllien, elle se détruit aussi et se décolore rapidement en présence de l'oxygène, sous l'influence de la lumière solaire concentrée au moyen d'une lentille. Dans un milieu dépourvu d'oxygène, la lumière solaire, même concentrée, n'exerce au contraire aucun effet sur la chlorophylle.

Traitée par l'acide chlorhydrique concentré et chaud, la chlorophylle cristallisée se dédouble en deux substances : l'une vert bleuâtre, qui se dissout dans l'acide chlorhydrique, c'est l'*acide phyllocyanique*, $C^{19}H^{22}Az^2O^5$; l'autre insoluble, qui se dissout en jaune brun dans l'alcool chaud dont elle se sépare en cristallisant, c'est la *phylloxanthine*, dont la formule n'a pas encore été fixée.

Sous tous ces rapports, la chlorophylle se montre analogue, presque identique, à la matière colorante de la bile des animaux qu'on appelle *bilirubine* (1).

Le mode d'action de la chlorophylle sur les radiations incidentes, dont elle absorbe certaines en laissant passer les autres, le nombre, la disposition, la largeur et l'intensité relative des bandes d'absorption dans son spectre, la manière dont l'absorption varie avec le degré de concentration de la dissolution, tout cela a été étudié et figuré avec assez de détails (p. 145 et suiv., fig. 45, 46, 47 et 48) pour qu'il soit inutile d'y revenir ici.

Naissance des corps chlorophylliens. — Quand les corps chlorophylliens prennent dans la cellule une forme compliquée, la forme d'un ruban spiralé par exemple, comme dans les Spirogyres, ils ne naissent pas, à proprement parler; ils croissent seulement et se continuent indéfiniment, en se divisant par le milieu toutes les fois que la cellule se cloisonne. Sous leur forme habituelle de grains multiples et isolés, les corps chlorophylliens naissent au contraire, à un moment donné, dans le protoplasma fondamental qui jusqu'alors n'en renfermait pas; ils y apparaissent tout aussi bien dans la couche qui enveloppe le noyau que dans la couche pariétale et dans les bandelettes qui les unissent l'une à l'autre.

Quand la jeune cellule ne renferme pas de grains d'amidon, leur formation a lieu, tantôt d'un seul coup, tantôt en deux temps successifs.

Le premier cas paraît être le moins fréquent. Autour de centres situés çà et là à l'intérieur du protoplasma général, certaines particules de sa substance,

(1) Entrevue pour la première fois, par M. Trécul en 1865, la chlorophylle cristallisée a été préparée par M. A. Gautier en 1877 (Bulletin de la Société chimique, 20 juillet 1877) et depuis étudiée avec soin par lui (Comptes rendus, 17 novembre 1879). M. Hoppe-Seyler l'a préparée aussi plus récemment en 1879 (Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft, 1^{er} septembre 1879).

jusque là uniformément répandues dans sa masse, se condensent et forment autant de petits corps nettement limités, arrondis s'ils sont fort écartés, polyédriques s'ils sont rapprochés. Ordinairement ces grains, qui sont les leucites primitifs, en même temps que leur substance fondamentale se différencie, verdissent aussitôt par la production simultanée de xanthophylle et de chlorophylle (poils des *Cucurbita*); mais parfois ils demeurent quelque temps incolores et ne verdissent que plus tard (*Vaucheria*, *Bryopsis*, *Salvinia*).

La formation en deux temps successifs est beaucoup plus fréquente; on la trouve dans beaucoup d'Algues, ainsi que dans les feuilles des Mousses et des plantes vasculaires. Il se forme d'abord, dans le protoplasma pariétal ou dans celui qui entoure le noyau, une couche continue de substance plus dense, occupant la totalité ou seulement une partie de la surface, bordée en dehors et en dedans par le protoplasma fondamental moins dense qui restera incolore. Plus tard cette couche se contracte et se découpe en un certain nombre de petites masses d'abord polyédriques, ensuite sphériques, qui sont autant de grains de chlorophylle. Tantôt la couche continue qui résulte de la première différenciation verdit avant de se diviser, et les grains se trouvent verts dès leur formation (*Lilium candidum*, *Solanum tuberosum*, avec couche totale sur la paroi; *Fissidens bryoides*, *Vanilla planifolia*, *Calla palustris*, spore germante de *Osmunda regalis*, avec couche partielle sur la paroi, enveloppant le noyau ou appliquée contre lui). Tantôt, au contraire, et plus fréquemment, la couche primitive demeure incolore jusqu'à sa segmentation; les grains polyédriques qui en dérivent jaunissent d'abord par la production de xanthophylle, puis verdissent par la formation de chlorophylle, tandis que les portions qui les séparent demeurent incolores (très jeunes feuilles des Phanérogames: *Allium Cepa*, *Helianthus annuus* et *tuberosus*, *Phaseolus*, etc.).

Quand la jeune cellule renferme des grains d'amidon, ce qui est fréquent, les choses se passent autrement. C'est autour de chaque grain d'amidon que se condense une couche de protoplasma nettement limitée en dehors, d'abord jaune, puis verte, et que se constitue chaque grain de chlorophylle. Plus tard le grain d'amidon ainsi enclavé disparaît peu à peu et le grain de chlorophylle prend le même aspect que s'il était né dans une cellule dépourvue d'amidon.

Croissance des corps chlorophylliens. — Les corps chlorophylliens en forme de rubans spirales des Spirogyres croissent continuellement, de la même manière que s'allonge continuellement le protoplasma qui les renferme, c'est-à-dire par leur extrémité s'il s'agit de la cellule terminale du filament qui s'allonge par son sommet, dans tous les points de leur parcours s'il s'agit d'une cellule intercalaire qui s'accroît dans toute sa longueur.

Une fois formés, les grains de chlorophylle ordinaires croissent aussi quand s'agrandit la cellule où ils ont pris naissance, mais leur croissance est toujours limitée et bien inférieure à l'agrandissement de la cellule, dans laquelle ils occupent un espace relatif de plus en plus restreint. Si la cellule grossit également dans toutes les directions, les grains de chlorophylle font de même et demeurent sphériques ou polyédriques. Si elle s'allonge plus fortement dans un sens, les grains de chlorophylle se développent dans le même sens et prennent la forme d'ellipsoïdes aplatis. Il n'est pas rare que leur longueur dépasse alors vingt fois leur diamètre primitif.

Comme celle du protoplasma fondamental, la croissance a toujours lieu par interposition de particules nouvelles à l'intérieur des anciennes dans toute l'épaisseur du corps chlorophyllien.

Division et multiplication des corps chlorophylliens. — Quand ils se sont accrus ainsi jusqu'à acquérir un certain volume, les corps chlorophylliens se partagent par le milieu en deux leucites nouveaux et vont ainsi se multipliant. La division des rubans spiralés des Spirogyres ne s'accomplit qu'au moment où le protoplasma fondamental se cloisonne pour former deux cellules au lieu d'une; la bande demeure toujours continue dans toute la longueur d'une cellule. La bipartition des grains ordinaires a lieu quand le diamètre longitudinal du grain a atteint un certain nombre de fois son plus petit diamètre transversal. Le rapport des deux diamètres au moment de la division est $\frac{4}{1}$ dans diverses espèces de *Fissilens*, *Sphagnum* et *Metzgeria*, $\frac{8}{1}$ dans le *Nitella flexilis*, $\frac{6}{1}$ dans les paraphyses du *Funaria hygrometrica*, $\frac{20}{1}$ dans le protonéma de la même plante, $\frac{60}{1}$ et au delà dans les Zygnémées et Desmidiées.

La division s'opère ordinairement par un étranglement qui, partant de la périphérie du grain perpendiculairement à sa plus grande longueur, atteint peu à peu le centre (fig. 524, *b'*, *b''*). Quelquefois elle a lieu par une scission simultanée dans le plan équatorial. Les deux modes peuvent d'ailleurs se rencontrer dans la même plante, comme on le voit, par exemple, dans les racines aériennes de l'*Hartwegia comosa*. Quand les deux leucites ainsi produits ont, en grandissant, atteint la limite de leur croissance longitudinale, ils se divisent de nouveau en deux et ainsi de suite indéfiniment. Dans la cellule terminale en voie de croissance du *Nitella syncarpa*, par exemple, on voit à tout âge les grains de chlorophylle disposés sur environ 80 séries verticales; le nombre de ces séries n'augmente donc pas. Mais tandis que dans la jeune cellule chaque série contient environ 40 grains, elle en renferme jusqu'à 2000 dans la cellule complètement allongée et devenue 75 fois plus grande qu'au début. Le nombre total des grains de la cellule a passé de 5200 à 160 000. Ainsi, pendant que la cellule devenait 75 fois plus longue, les grains de chlorophylle y devenaient 50 fois plus nombreux. Cette multiplication est due tout entière à la bipartition répétée des grains primitifs.

Parfois tous les grains qui proviennent des divisions successives d'un leucite primitif demeurent unis ensemble en forme de chapelets, qui s'allongent toujours davantage par des divisions intercalaires et qui peuvent se ramifier quand certains grains isolés s'allongent et se déboulent transversalement. On voit un exemple de cette disposition dans les cellules faiblement éclairées et pauvres en chlorophylle du prothalle de l'*Osmunda regalis*.

Position et déplacement des corps chlorophylliens dans la cellule. —

Les corps chlorophylliens qui ont une forme déterminée ont et gardent dans la cellule une position également déterminée (*Spirogyra*, etc.). La disposition de ceux qui sont à l'état de grains, au contraire, dépend de la disposition du protoplasma fondamental où ils sont toujours plongés, et change avec elle. Le plus souvent ils sont situés dans la couche pariétale (fig. 524, *A*), ou dans la couche qui enveloppe le noyau demeuré central; souvent aussi dans les fines bandelettes rayonnantes et rameuses qui relient ensemble ces deux couches. Les courants qui traversent, avons-nous dit, en tous sens le protoplasma de la cellule, ou le cou-

rant unique de sens constant qui s'établit dans la couche pariétale, les entraînent généralement avec eux. Dans les Characées, cependant, ils sont enfermés dans la zone externe du revêtement pariétal, laquelle est parfaitement immobile.

On a vu (p. 155 et suiv.) comment les déplacements provoqués dans le protoplasma par un éclairage unilatéral modifient la disposition des corps chlorophylliens, et comment leur situation dans la cellule dépend de la direction, de l'intensité et de la réfrangibilité des rayons incidents.

Redissolution et altération temporaire ou permanente des corps chlorophylliens. — Dans le cours normal du développement de la plante, les corps chlorophylliens subissent des altérations diverses, qui ont parfois pour effet de les dissoudre de nouveau dans le protoplasma fondamental.

Ainsi, quand les feuilles des plantes supérieures s'apprêtent à tomber, à l'automne s'il s'agit des arbres et des arbrisseaux de nos pays, on voit les grains de chlorophylle se redissoudre peu à peu dans le protoplasma fondamental, pour abandonner bientôt avec lui les cellules et venir se concentrer dans les parties vivaces. Les phénomènes qui accompagnent cette redissolution sont très divers, mais on peut les rattacher à trois types. C'est tantôt la forme du grain qui se détruit la première (Vigne), tantôt sa couleur (Mûrier), ou bien tout disparaît à la fois (Marronnier). En définitive, il ne reste, dans les cellules remplies d'eau et souvent de gouttes d'huile et d'aiguilles cristallines, qu'une certaine quantité de granules jaunes, brillants, qui n'ont aucune relation avec la chlorophylle, mais dont la nature est encore inconnue. Si les feuilles sont rouges au moment de leur chute (Vigne-vierge, Sumac), la coloration rouge y est produite par une substance dissoute dans le suc cellulaire; mais on y retrouve aussi les granules jaunes.

C'est une altération d'un autre genre qui détermine dans les Conifères et dans le Buis la coloration particulière que les feuilles persistantes de ces arbres prennent pendant l'hiver sous l'influence du froid et qu'elles perdent au printemps. Ici la substance fondamentale du grain et la xanthophylle qui l'imprègne demeurent inaltérées. Seule la chlorophylle se modifie; elle se transforme en une substance particulière de couleur brune, pour reprendre au printemps sa couleur primitive.

Ailleurs, c'est encore la chlorophylle seule qui s'altère dans le grain, en se transformant en une substance jaune ou rouge qui s'y superpose à la xanthophylle; mais la dégradation est sans retour. C'est ainsi que les grains verts des parois de l'anthéridie des Mousses et des Characées deviennent d'un beau rouge au temps de la fécondation, que les pétales de certaines fleurs (*Tropaeolum majus*, *Cucurbita Pepo*, *Adonis vernalis*, etc.), de verts qu'ils étaient, deviennent jaunes ou orangés, et que certains fruits (*Lycium barbarum*, *Solanum pseudocapsicum*, etc.), verts au début, deviennent jaunes ou rouges en mûrissant. En même temps les grains de chlorophylle se désagrègent souvent en fragments anguleux.

Pigments surnuméraires contenus dans les corps chlorophylliens de certaines Algues. — Dans un grand nombre d'Algues, les chromatocytites contiennent dans leur substance protoplasmique incolore, outre la chlorophylle, un principe colorant surnuméraire, assez intense pour masquer plus ou moins complètement la chlorophylle et pour donner à la plante tout entière sa couleur propre. Ce principe est toujours soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et dans l'éther. On le sépare en épuisant par l'eau le tissu broyé et faisant évapo-

rer la dissolution. Ainsi lavés et devenus verts, les corps chlorophylliens traités par l'alcool donnent une dissolution de chlorophylle ordinaire.

Tantôt le principe colorant surnuméraire est rose vif, comme dans les Floridées, c'est la *phycoérythrine*; tantôt brun, comme dans les Fucacées, c'est la *phycophéine*; tantôt bleu, et l'Algue est d'un vert bleu, comme dans les Oscillariées, c'est la *phycocyanine*; tantôt enfin jaune brunâtre, comme dans les Diatomées, c'est la *phycoxanthine* ou *diatomine*.

Grande diffusion de la chlorophylle. Plantes sans chlorophylle. — La grande majorité des plantes développent de la chlorophylle dans certaines de leurs cellules. Le plus souvent c'est, comme on vient de le voir, dans des leucites, sous forme de corps chlorophylliens; quelquefois c'est directement au sein du protoplasma fondamental, à l'état amorphe. Surtout très abondante dans les feuilles, la production des grains de chlorophylle peut avoir lieu aussi dans les tiges, les racines, les diverses parties de la fleur, dans le fruit et jusque dans l'embryon au sein de la graine.

Parmi les Phanérogames, quelques plantes, soit parasites comme l'Orobanche et la Cuscuta, soit humicoles comme le *Neottia nidus-avis* et le *Limodorum abortivum*, sont presque entièrement dépourvues de chlorophylle et paraissent blanches ou brunâtres dans toutes leurs parties. Elles en renferment pourtant çà et là une petite quantité. Chez la Cuscuta, c'est dans la fleur qu'on rencontre quelques grains verts; dans le *Neottia nidus-avis*, les leucites bruns renferment en outre un peu de chlorophylle.

Parmi les Thallophytes, la chlorophylle manque à tous les Champignons, y compris les Myxomycètes, tandis que la plupart des Algues en sont pourvues; pourtant plusieurs Cyanophycées sont complètement incolores (*Beggiatoa*, *Leucocostoc*, etc.), et si quelques Bactériacées ont de la chlorophylle (*Bacillus virens*, *Bacterium viride*), la plupart n'en ont pas (1).

Autres substances produites et incluses dans les leucites actifs : amidon, huile, hypochlorine. — L'activité des leucites ne se borne pas à former les divers principes colorants que nous venons d'étudier, et notamment la chlorophylle. Ils peuvent produire et renfermer plusieurs autres substances, qui prennent forme dans leur masse et s'y aperçoivent directement, ou qui y demeurent dissoutes et ne peuvent être mises en évidence que par des moyens appropriés.

Parmi les premières, la plus importante est, sans contredit, l'amidon, qui apparaît sous forme de grains solides, aussi bien dans les leucites incolores que dans les chromoleucites et notamment dans les grains de chlorophylle (fig. 524). Cette importance même nous oblige à consacrer aux grains d'amidon un para-

(1) La chlorophylle n'existe pas seulement chez les plantes, mais aussi chez un assez grand nombre d'animaux inférieurs. Citons : parmi les Infusoires, les *Stentor polymorphus*, *Ophrydium versatile*, *Paramecium Bursaria*, *Urostyla viridis*, *Dimystax Perrieri*, *Euglena*, *Phacus*, etc.; parmi les Cœlentérés, l'*Hydra viridis*; parmi les Vers du groupe des Planaires, le *Convoluta Schultzii*, etc. Chez les animaux comme chez les plantes, la chlorophylle se montre sous deux aspects, tantôt imprégnant uniformément le protoplasma de la cellule (*Dimystax*, *Euglena*, etc.), tantôt localisée sur des grains protoplasmiques différenciés, sur des leucites de forme déterminée (*Stentor*, *Paramecium*, etc.). Il faut remarquer qu'ici le développement de la chlorophylle est assez variable et ne peut pas entrer en ligne de compte dans la classification. Dans le même genre, telle espèce a de la chlorophylle, telle autre n'en a pas. Bien plus, la même espèce, suivant les conditions de milieu, tantôt forme de la chlorophylle et tantôt n'en produit pas.

graphe distinct qui trouvera place un peu plus loin. La production des grains d'amidon paraît être la fonction la plus générale des leucites. A côté des grains d'amidon, les leucites colorés et notamment les grains de chlorophylle produisent quelquefois des gouttelettes d'huile grasse. Ainsi chez certaines Cactées (*Rhispalis funalis*, *Cereus variabilis*, etc.), un grain de chlorophylle contient parfois jusqu'à vingt sphérules brillantes qui sont solubles dans l'alcool absolu. Les corps chlorophylliens des Desmidiées et des Zygnémées sont souvent parsemés de petites gouttes d'huile (fig. 522). Il en est de même des grains de chlorophylle de certaines feuilles (*Agave americana*, *Hoya carnosa*, etc.). Dans un petit nombre de plantes, les grains de chlorophylle renferment un cristal (poils de *Cucurbita Pepo*), ou bien des granules solides qui ne sont pas de l'amidon, mais dont la nature est encore inconnue (*Allium Cepa* et *fistulosum*, *Asphodelus luteus*, *Orchis militaris*, *Lactuca sativa*). Ailleurs, ils contiennent des granules d'un vert beaucoup plus foncé que le reste du grain, quoique de même constitution (stomates de beaucoup de plantes, parenchyme foliaire de beaucoup de Crassulacées, par exemple : *Sempervivum Wulfenii*, *Crassula arborea*).

Parmi les substances issues de l'activité des leucites et qui demeurent dissoutes dans sa masse, l'une des plus importantes est celle qu'on a distinguée récemment sous le nom d'*hypochlorine* (1). C'est une matière huileuse, incolore et cristallisable, qui se produit dans les corps chlorophylliens postérieurement à la

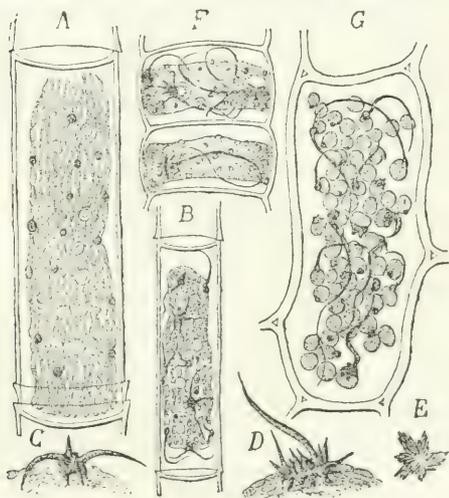


Fig. 525. — Hypochlorine : A, une cellule d'*OE. Angonium*, quelques heures après l'action de l'acide chlorhydrique; B, la même quelques jours après; C, D, E, cristallisations plus avancées et plus fortement grossies; F, deux cellules de *Draparnaldia*, un mois après l'action de l'acide; G, une cellule d'*Elodea* après cinq mois de séjour dans l'acide (d'après Pringsheim).

eux-mêmes en tire-bouchon (fig. 525, F, G). La coloration brune est due à une oxydation; elle s'efface peu à peu et à la longue les cristaux se décolorent.

(1) Pringsheim : *Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze* (Jahrbücher für wiss. Botanik, XII, p. 280, 1881).

formation de la chlorophylle. Elle se trouve contenue, avec d'autres substances, dans le liquide jaunâtre qui reste quand on a traité par le noir animal la solution alcoolique des feuilles vertes. On la sépare en faisant agir directement sur les grains de chlorophylle soit de l'eau chaude; soit de l'acide chlorhydrique étendu de quatre fois son volume d'eau. Au bout de quelques heures on voit déjà perler çà et là, à la surface des grains, de fines gouttelettes qui se réunissent en gouttes pâteuses (fig. 525, A). Après plusieurs jours ou plusieurs semaines, celles-ci finissent par cristalliser en groupes de bâtonnets ou d'aiguilles d'un rouge brun (fig. 525, B, C, D, E). Bâtonnets ou aiguilles sont souvent très effilés, contournés ou même enroulés sur

Ainsi obtenue, l'hypochlorine est insoluble dans l'eau et les solutions salines, soluble dans l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone, l'essence de térébenthine et la benzine. Elle est très riche en carbone; mais sa composition chimique n'a pas encore été fixée. Elle paraît se rattacher au groupe des corps gras ou résineux. Elle est un dissolvant énergique de la chlorophylle. La lumière intense l'oxyde et l'altère plus rapidement encore que la chlorophylle.

L'hypochlorine a été rencontrée dans toutes les plantes où la chlorophylle n'est pas masquée par un pigment étranger. Les Algues rouges, brunes, bleues, jaunes, au contraire, n'en contiennent pas dans leurs chromoleucites.

Leucites de réserve ou grains d'aleurone (1). — Au moment où la graine des Phanérogames mûrit et passe peu à peu, en perdant de l'eau, de l'état de vie manifestée à l'état de vie latente, on voit se produire dans le protoplasma fondamental des cellules de l'embryon et de l'albumen une matière qui s'y dépose sous la forme de grains arrondis : ce sont les grains d'aleurone. Aucune graine n'en est dépourvue, mais c'est surtout dans les graines oléagineuses qu'ils abondent (Ricin, Ombellifères, etc.). Ils constituent évidemment une réserve nutritive pour les développements ultérieurs et à ce titre ils jouent un rôle très important dans la vie de la plante. Ils ne sont pas autre chose qu'une forme de leucites, toute particulière et transitoire, essentiellement passive : des leucites de réserve.

Propriétés physiques des grains d'aleurone. — La forme des grains d'aleurone est le plus souvent arrondie ou ovale (fig. 526), parfois polyédrique (fig. 527). Quand ils renferment, comme nous le verrons tout à l'heure, de volumineuses enclaves, ils se moulent sur ces enclaves et peuvent alors prendre des angles rentrants. Leur surface est souvent inégale, comme creusée de petites fossettes, les plus gros sont parfois hérissés de petites saillies (Vigne). Ils sont de consistance ferme et éclatent par la pression. Rien n'est variable comme leur dimension, qui peut descendre à $0^{\text{mm}},001$ et s'élever jusqu'à $0^{\text{mm}},055$; dans les graines riches en huile elle se maintient ordinairement entre $0^{\text{mm}},005$ et $0^{\text{mm}},012$. Il y a souvent dans la cellule un grain beaucoup plus gros que tous les autres (*Vitis*, *Myristica*, *Elæis*).

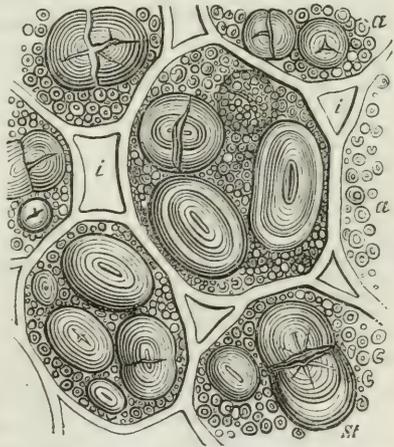


Fig. 526. — Cellules d'un cotylédon du Pois (*Pisum sativum*). Les gros grains *st*, munis de couches concentriques, sont des grains d'amidon. Les petits grains arrondis *a* sont des grains d'aleurone; *i*, espaces intercellulaires (Sachs).

Généralement incolores, ils sont quelquefois colorés plus ou moins fortement en bleu (*Knautia*, *Panax*, *Cheiranthus annuus*), en rouge rosé (*Hibiscus*, *Laurus*), en rouge brun (*Arachis*, *Theobroma Cacao*, *Dipterix odorata*), en jaune (*Lupinus*, *Frangula*, *Ailantus*), ou en vert (*Pistacia*). Ils sont insolubles dans l'alcool, l'éther, la glycérine et les huiles grasses.

(1) Pfeffer : *Untersuchungen über die Proteinkörner* (Jahrbücher für wiss. Botanik, VIII, p. 429, 1872). On y trouve l'historique du sujet.

Extraction des grains d'aleurone. — Pour les isoler et les obtenir en grande quantité, on coupe en tranches fines ou l'on broie des graines oléagineuses (noix, noisettes, amandes, etc.), après les avoir débarrassées de leurs téguments. On lave avec de l'huile, qu'on jette ensuite sur un tamis très fin et qu'on laisse reposer. Après quelques heures, tous les grains d'aleurone se trouvent réunis au fond du vase. On décante, on lave le dépôt avec de l'éther jusqu'à ce qu'il soit débarrassé des dernières traces d'huile. La poudre blanche ainsi obtenue est l'aleurone. On l'observe au microscope dans l'huile ou dans la glycérine.

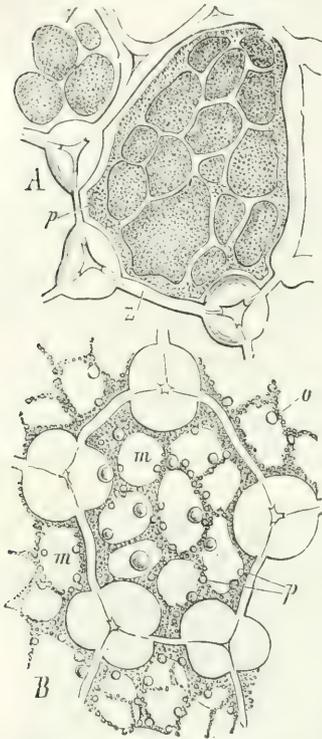


Fig. 527. — Cellules d'un cotylédon du Lupin (*Lupinus varius*): A, dans une dissolution alcoolique d'iode, montrant les gros grains polyédriques d'aleurone, enfermant d'innombrables petits globules; B, après dissolution des grains d'aleurone par l'acide sulfurique; m, places vides, naguère occupées par les grains; p, protoplasma filamental; z, membrane (Sachs).

Structure et composition chimique des grains d'aleurone. — Tantôt le grain d'aleurone est homogène, tantôt il renferme dans sa masse diverses substances qui y forment des enclaves.

1° *Grains sans enclaves.* — Les grains homogènes (fig. 526) sont composés essentiellement de matière albuminoïde et partagent toutes les réactions bien connues du protoplasma. Ils ne renferment jamais trace de matière grasse. Traités par une dissolution alcoolique de bichlorure de mercure, ils forment une combinaison mercurielle insoluble dans l'eau. L'ébullition dans l'eau défait cette combinaison et régénère la substance albuminoïde, sous sa modification insoluble dans les acides et les alcalis étendus.

Tantôt ils sont solubles dans l'eau, soit complètement (*Pæonia*, *Tropæolum majus*), soit seulement en partie (*Lupinus*, *Silybum marianum*); tantôt ils y sont tout à fait insolubles (*Cynoglossum*, *Empetrum nigrum*). Ils se dissolvent toujours entièrement dans une dissolution de potasse ou de phosphate de potasse même très étendue. Traités par de l'alcool contenant un peu d'acide sulfurique, ils se montrent nettement formés de couches concentriques (*Pæonia*). Ces couches

alternativement solides et molles sont peu nombreuses; la masse interne demeure amorphe.

2° *Grains avec enclaves : globôides, cristalloïdes, cristaux.* — Il arrive souvent que les grains d'aleurone renferment des corps étrangers qu'ils n'ont pas produits, mais autour desquels ils se sont formés (fig. 527, 528, 529 et 550). Ce sont ou de petites masses arrondies (appelées *globôides*), ou des matières albuminoïdes cristallisées d'une manière spéciale qu'on nomme des *cristalloïdes*, ou des cristaux d'oxalate de chaux. Globôides, cristalloïdes et cristaux seront étudiés plus loin avec les détails nécessaires, nous ne faisons ici qu'en constater la présence à l'intérieur des grains d'aleurone.

La masse fondamentale qui englobe ces diverses substances se montre toujours identique à celle qui constitue seule les grains homogènes. Elle est, comme elle, de nature albuminoïde, sans trace de matière grasse. Comme elle, tantôt elle se dissout dans l'eau et met en liberté ses enclaves, soit complète-

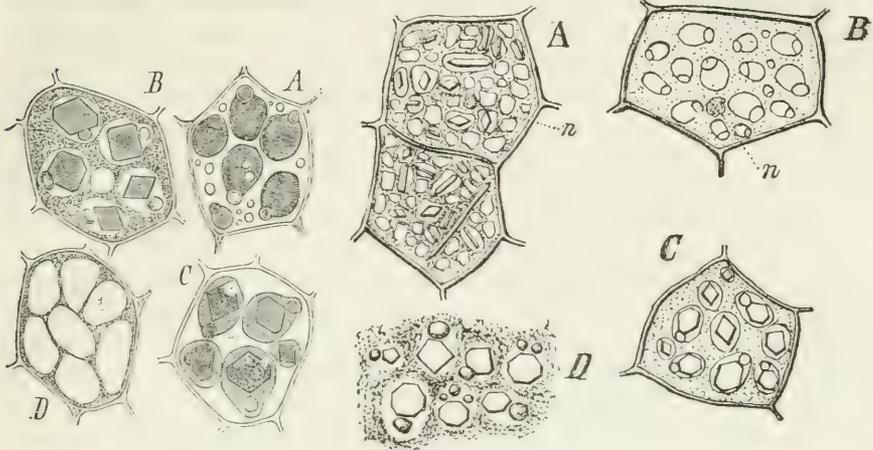


Fig. 528. — Cellule de l'albumen du Ricin (*Ricinus communis*) avec ses grains d'aleurone renfermant chacun un cristalloïde et un globoïde : A, dans la glycérine épaisse ; B, dans la glycérine étendue ; C, chauffée dans la glycérine ; D, traitée par l'acide sulfurique qui dissout les grains d'aleurone (Sachs).

Fig. 529. — Grains d'aleurone : A, deux cellules des cotylédons du *Scorzonera hispanica*, vues dans l'huile ; n, noyau ; B, une cellule de l'albumen du *Ricinus communis*, dans l'huile ; n, noyau ; C, la même, vue dans l'eau après l'action de la solution alcoolique de bichlorure de mercure ; le globoïde et le cristalloïde sont visibles ; D, la même au moment de la formation des grains d'aleurone par condensation autour d'un cristalloïde et d'un globoïde préexistants (d'après Pfeffer).

ment (*Linum*, *Ricinus*, *Ethusa*), soit en partie (*Pinus Pinca*) ; tantôt elle y est complètement insoluble (*Opuntia Rafinesquiana*). Elle se dissout aussi toujours dans une dissolution étendue de potasse.

Les grains d'aleurone peuvent ne renfermer qu'une seule sorte d'enclaves : un

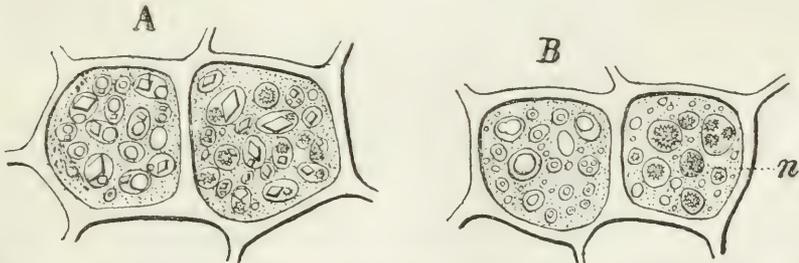


Fig. 550. — Grains d'aleurone traités par le bichlorure de mercure : A, cellules de l'albumen de l'*Ethusa cynapium* ; à gauche les grains d'aleurone contiennent un cristalloïde et un globoïde, à droite un cristalloïde et un cristal ; B, cellules de l'albumen du *Coriandrum sativum* ; à gauche les grains ne renferment que des globoïdes, à droite que des cristaux (d'après Pfeffer).

ou plusieurs cristalloïdes (fig. 529, A), un ou plusieurs globoïdes (fig. 527, A et fig. 550, B), un ou plusieurs cristaux (fig. 529, A et 550, B). Dans ce cas, il arrive souvent que tous les grains d'une cellule ne renferment, par exemple, que des globoïdes, pendant que tous ceux d'une cellule voisine ne contiennent que des

cristaux (*Silybum marianum*, Ombellifères, fig. 550, B). Souvent ils contiennent à la fois deux sortes d'enclaves. Il est surtout très fréquent d'y voir à la fois un cristalloïde et un ou plusieurs globoïdes (*Bertholletia*, *Ricinus*, fig. 528 et 529, B, C, D); il est très rare d'y trouver en même temps un cristalloïde et un cristal (*Aethusa Cynapium*, fig. 550, A), ou un globoïde et un cristal (*Corylus*). Enfin ils peuvent englober à la fois les trois sortes d'enclaves, comme on le voit dans la Vigne, où à côté du cristalloïde on voit un gros globoïde enveloppant un cristal.

Quand il y a dans la cellule un grain d'aleurone beaucoup plus gros que les autres, il diffère quelquefois de ses voisins par la nature de ses enclaves. Il renferme un cristalloïde, par exemple, quand les autres en sont dépourvus (*Elæis*), ou bien un cristal tabulaire pendant que les autres ne contiennent que de petits globoïdes (*Lupinus varius*), ou bien une macle cristalline quand les autres ont des cristaux en aiguilles (*Silybum marianum*).

Mode d'observation des grains d'aleurone. — Par tout ce qui vient d'être dit de la nature et des propriétés des grains d'aleurone, on voit que pour les observer intacts il faut placer les coupes de l'organe que l'on étudie, non dans l'eau, qui les altère le plus souvent, mais dans l'huile, dans la glycérine, ou dans la solution alcoolique de bichlorure de mercure; ce dernier liquide permet d'observer à l'intérieur du grain la forme et la disposition des enclaves. Colorés en rouge par la fuchsine, les grains d'aleurone se distinguent plus nettement au milieu du protoplasma fondamental de la cellule. Si le protoplasma contient à la fois, comme il arrive souvent, des grains d'aleurone et des grains d'amidon, en traitant d'abord par la fuchsine, puis par l'iode, on colore en rouge les premiers, en bleu les seconds, et la distinction des deux substances se fait avec netteté.

Formation et redissolution des grains d'aleurone. — La formation des grains d'aleurone ne commence que lorsque la graine a atteint son dernier degré de maturation et qu'elle se dessèche. Si les grains sont homogènes, on les voit se séparer alors peu à peu et de plus en plus nettement de la masse protoplasmique fondamentale, qui est trouble. S'ils renferment des enclaves, un cristalloïde et un globoïde par exemple, ces deux corps apparaissent côte à côte, bien avant la maturité, avec leurs caractères distinctifs, dans l'émulsion trouble qui remplit la cellule (fig. 529, D); ils grandissent tous deux ensemble, et c'est seulement quand ils ont acquis leur taille définitive, qu'il se condense entre eux et autour d'eux une masse albuminoïde hyaline qui se sépare de plus en plus nettement du protoplasma général; le grain d'aleurone se trouve ainsi achevé. Quand ils enferment des cristaux d'oxalate de chaux, ceux-ci préexistent aussi depuis longtemps, et c'est autour d'eux que se condense plus tard la substance propre des grains.

À la germination, quand la graine repasse de la vie latente à la vie active en absorbant de l'eau, la substance fondamentale des grains d'aleurone se gonfle d'abord et bientôt se redissout dans le protoplasma général, en remettant à nu ses diverses enclaves, si elle en contenait. Puis le cristalloïde et le globoïde se dissolvent à leur tour, aidés sans doute par la réaction acide que prend alors le protoplasma.

La formation des grains d'aleurone, lors du passage de la vie active à la vie

latente, a donc tous les caractères d'une simple dissociation amenée par l'évaporation progressive de l'eau de constitution du protoplasma. Leur destruction, lors du passage inverse de la vie latente à la vie active, se montre aussi à nous comme une simple fusion provoquée par le retour de l'eau d'imbibition, qui rétablit l'homogénéité primitive du protoplasma, en faisant disparaître les leucites temporaires qui s'y étaient constitués.

5. Les albuminoïdes cristallisés.

Dans certaines circonstances, il se forme dans le protoplasma fondamental de la cellule des principes albuminoïdes déterminés qui y cristallisent. A en juger par la diversité de forme et de couleur de ces cristaux et par les conditions différentes où ils prennent naissance, il semble bien qu'ils correspondent à plusieurs substances différentes et qu'il existe toute une catégorie de matières albuminoïdes jouissant en commun de la propriété de cristalliser dans les cellules. On ne sait jusqu'ici les distinguer l'une de l'autre que par leur forme cristalline, les propriétés optiques liées à cette forme et les circonstances de leur production. On ignore leurs caractères chimiques particuliers, leur composition chimique propre, et par conséquent le moment ne paraît pas encore venu de donner à chacune d'elles un nom spécial.

Caractères généraux des albuminoïdes cristallisés (1). — D'autre part, ces cristaux de substance albuminoïde diffèrent à certains égards des cristaux ordinaires, dont ils partagent les caractères géométriques, les propriétés optiques, les clivages, ainsi que le mode d'accroissement par apposition de particules nouvelles à l'extérieur des anciennes. D'abord, ils ont des angles un peu inconstants, mais surtout ils sont perméables à l'eau, qui les gonfle. S'ils appartiennent au système cubique, l'accroissement de volume s'opère également dans toutes les directions et le cristal en se gonflant demeure semblable à lui-même; sinon, le gonflement, inégal suivant les directions, modifie les angles sans troubler toutefois la symétrie optique. Dans l'eau pure, la modification est déjà de 2° à 5°; dans une solution étendue de potasse, qui les gonfle bien davantage, le changement des angles peut atteindre 14° à 16° environ.

L'eau d'imbibition n'est pas répartie uniformément dans l'épaisseur de la masse; on y observe une stratification parallèle aux faces. Le cristal est formé de couches alternativement plus brillantes et plus ternes, plus dures et plus molles, plus sèches et plus aqueuses. A l'extérieur est toujours une couche dure; au centre est toujours un noyau mou. En outre, si l'on considère les couches de même nature, la quantité d'eau y décroît régulièrement du centre à la périphérie. La couche externe est la partie la plus dure, le noyau central la partie la plus molle du cristal. Dans toute l'étendue d'une couche donnée, la densité n'est pas non plus la même; on y voit un réseau de matière plus résistante et plus sèche, dont les mailles sont remplies par une matière plus molle et plus aqueuse. Le cristal est donc formé par un squelette réticulé de matière plus dure, enfermant dans ses mailles une matière plus molle. La dessiccation efface toute cette

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über die Protzinkristalloïde der Pflanzen*. Thèse, Strasbourg, 1879. On y trouve l'histoire de la question.

stratification; un gonflement modéré la met en pleine évidence; un gonflement exagéré la fait disparaître de nouveau.

Cette constitution particulière, qui les distingue des cristaux ordinaires, a fait appliquer à tous ces corps le nom de *crystalloïdes*, dénomination évidemment provisoire, mais qu'il y a lieu de leur maintenir pour le moment. Seulement, comme des composés chimiques de nature très différente, des combinaisons ternaires par exemple, peuvent, comme on le verra plus loin, affecter ce même mode de cristallisation et former aussi des crystalloïdes, il faudra, pour achever de définir ceux-ci, ajouter une épithète qui exprimera leur nature albuminoïde ou protéique; on les nommera *crystalloïdes protéiques*.

Toujours insolubles dans l'eau, les crystalloïdes protéiques jouissent en commun de toutes les réactions bien connues des corps albuminoïdes: coloration jaune par l'iode et par l'action successive de l'acide nitrique et de l'ammoniaque, rouge par le nitrate de mercure, violette par le sulfate de cuivre et la potasse, etc. Mais par leurs fonctions dans la plante et par les circonstances de leur production, ils se rangent dans deux groupes distincts. Certains d'entre eux se forment pendant la période d'activité de la cellule et paraissent être les produits de cette activité; ils sont toujours libres, directement plongés dans le protoplasma fondamental et parfois dans le noyau. Les autres ne naissent qu'au moment où les cellules passent, en se desséchant peu à peu, à l'état de vie latente, pour se redissoudre de nouveau au retour de l'activité végétative; d'abord libres, ils sont bientôt enfermés dans ces leucites de réserve qui se forment autour d'eux et que nous venons d'étudier sous le nom de grains d'aleurone. Les premiers sont des produits d'élimination, les seconds des matériaux de réserve. Étudions-les séparément.

Crystalloïdes protéiques libres dans des cellules actives. — Les crystalloïdes libres sont très répandus dans les Champignons de la famille des Mucorinées. On les rencontre dans les grandes cellules simples ou ramifiées qui portent les sporanges (fig. 510, *a*, *b*, *c*), et dans les cellules renflées qui supportent les œufs, jamais dans les sporanges mêmes, ni dans les œufs. Ils paraissent résulter d'un travail de séparation qui s'accomplit dans l'appareil reproducteur, entre le protoplasma destiné à former les spores ou les œufs et celui qui demeure dans la région sous-jacente, bientôt isolé du premier par une cloison. Ils persistent après la maturation des spores et des œufs et disparaissent plus tard avec les derniers restes du protoplasma dans la cellule morte.

Ils appartiennent au système cubique et, suivant les genres, se montrent en octaèdres réguliers (*Pilobolus*, *Sporodinia*, etc.), ou en tables hexagonales à côtés alternativement plus grands et plus petits, dérivées de l'octaèdre par développement excessif de deux des faces parallèles (*Mucor*, *Thamnidium*, etc.). Les deux formes se trouvent parfois côte à côte dans la même plante (*Pilaira*, etc.). En raison de la constance avec laquelle elle se développe dans cette famille, on peut nommer *mucorine* la substance ainsi définie.

On a rencontré aussi des crystalloïdes dans le *Dimargaris*, Champignon parasite des Mucorinées et appartenant probablement à l'ordre des Ascomycètes. Ils y affectent la forme de tables rectangulaires ou rhombiques.

Les Algues rouges du groupe des Floridées ont, dans leurs cellules végéta-

tives, des cristalloïdes formés par une substance différente de la mucorine. Ils sont ordinairement octaédriques (*Bornetia*, plusieurs *Griffithsia*, *Laurencia*), toujours biréfringents et paraissent appartenir au système du prisme rhomboidal oblique. Certaines Algues vertes ont aussi des cristalloïdes libres : ils sont octaédriques dans le *Codium*, hexaédriques dans l'*Acetabularia*.

Chez les Fougères, on a rencontré des cristalloïdes libres dans les cellules périphériques des feuilles du *Polypodium ireoides* ; ils ont la forme d'octaèdres, de prismes hexagonaux ou de pyramides hexagonales ; on en ignore le système cristallin.

Dans le *Lathrœa squamaria*, ainsi que dans les *Utricularia* et *Pinguicula*, on trouve, répandus dans tous les tissus de la plante, des cristalloïdes enfermés côte à côte en plus ou moins grand nombre dans le noyau de chaque cellule. Ce sont de minces tables rectangulaires, parfois en forme de losange ou de trapèze ; elles se rattachent probablement au système rhombique.

Dans les tubercules de Pomme de terre, les cristalloïdes se rencontrent, avec plus ou moins d'abondance selon les variétés, à l'intérieur des cellules pauvres en amidon de la périphérie, au-dessous de la couche subéreuse. Il s'en forme aussi dans les poils à la surface des pousses étiolées. Il n'y en a pas dans les régions profondes où s'accumulent les réserves nutritives. Ici encore, ils doivent leur formation à l'activité du protoplasma, qui pour être fort ralentie dans ces tubercules, ne s'exerce pas moins d'une manière continue dans leurs couches périphériques, comme l'atteste l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique dont ils sont le siège incessant. Ce sont ordinairement des cubes parfaitement développés ; rarement des formes dérivées du cube, des octaèdres ou des tétraèdres, par exemple. Cette forme cristalline les rapproche des cristalloïdes des Mucorinées.

Le sac embryonnaire des Cycadées renferme aussi des cristalloïdes libres en forme d'aiguilles.

Bien que généralement incolores, les cristalloïdes libres sont parfois colorés. L'eau ne les altère pas, mais l'alcool et les acides étendus les décolorent. On trouve des cristalloïdes rouges et violets dans les fruits charnus des *Solanum nigrum* et *americanum* ; ils sont bleus dans les pétales du *Viola tricolor*, de l'*Orchis mascula* et dans les fruits charnus de certains *Passiflora*.

Cristalloïdes protéiques enfermés dans les grains d'aleurone, au sein de cellules de réserve. — Dans les tissus de réserve des graines, notamment des graines oléagineuses, les cristalloïdes sont toujours enfermés dans des leucites spéciaux, dans des grains d'aleurone, dont on peut les extraire pour les étudier isolément. Ainsi, pour obtenir en grandes masses les cristalloïdes qui remplissent les cellules de l'embryon du *Bertholletia excelsa*, il suffit de laver avec de l'huile ou de l'éther le tissu préalablement pulvérisé ; par le repos, ils se séparent du liquide comme une fine farine. De même, en traitant par l'eau des graines de Ricin coupées en tranches, on détruit les grains d'aleurone et l'on sépare les cristalloïdes qu'ils enfermaient. Tantôt les cristalloïdes sont nombreux dans chaque grain d'aleurone : ils sont alors incomplets et ressemblent à de petits fragments de cristaux (*Adonis autumnalis*, *Myrica cerifera*) ; tantôt il n'y en a qu'un seul par grain, plus grand et de forme complète (*Ricinus*, *Bertholletia*).

Les cristalloïdes protéiques des graines se rattachent à deux types qui s'excluent et qui ne se rencontrent jamais ensemble dans une même famille, ni dans des familles voisines. Les uns sont monoréfringents et présentent l'hémiédrie tétraédrique du système cubique; les autres sont biréfringents à un axe et offrent l'hémiédrie rhomboédrique du système hexagonal.

Le premier type, qui est le plus rare, se trouve réalisé dans le Ricin (fig. 528 et 529) et l'Euphorbe, dans le Lin, la Violette, la Passiflore, la Rue, etc. Ces cristalloïdes sont solubles à divers degrés dans l'eau salée et complètement dans les acides et la potasse étendus.

Le second type, qui est de beaucoup le plus répandu, se présente sous trois modifications. Ordinairement ces cristalloïdes ont la double réfraction positive et sont solubles dans l'eau à 45°, dans l'eau salée, dans les acides et la potasse étendus (*Bertholletia*, Papavéracées, Fumariacées, Campanulacées, Labiées, Scrophularinées, Solanées, Primulacées, Palmiers, Cypéracées, Conifères, etc., etc.). Quelquefois, avec la même double réfraction positive, ils sont insolubles dans l'eau salée, l'ammoniaque et les acides étendus, solubles au contraire dans la potasse étendue (*Musa*). Ailleurs enfin, ils ont la double réfraction négative (*Sparganium*).

En résumé, les graines renferment, cristallisés dans leurs leucites de réserve, au moins deux et peut-être quatre principes albuminoïdes différents. Celui qui constitue les cristalloïdes du *Bertholletia* a été identifié avec la vitelline.

Cristalloïdes protéiques artificiels. — Dissoute dans l'eau à 50°, la substance des cristalloïdes du *Bertholletia* cristallise de nouveau par évaporation lente et l'on obtient de la sorte des cristalloïdes artificiels; mais ils sont souvent incomplets et mal conformés. En traitant la liqueur par la magnésie, la baryte ou la chaux, on obtient une combinaison correspondante, qui se dépose par évaporation sous forme de beaux cristalloïdes très réguliers et très gros, isomorphes entre eux, présentant tous les caractères optiques et chimiques de ceux du *Bertholletia*, mais se gonflant beaucoup plus qu'eux dans les mêmes conditions.

4. L'amidon cristallisé ou les grains d'amidon.

Les leucites divers ont leur masse formée de plusieurs matières albuminoïdes mélangées; les cristalloïdes protéiques sont de composition plus simple, chacun d'eux n'étant formé que d'une seule matière albuminoïde; mais tous ces corps sont de composition quaternaire. Le protoplasma produit aussi, soit directement dans sa masse, soit indirectement à l'intérieur des leucites, des substances de composition ternaire qui y prennent forme et s'y mettent en réserve pour les développements ultérieurs. Parmi ces dernières, la plus répandue est l'amidon (1).

L'amidon se présente presque toujours condensé en grains solides et incolores au sein du protoplasma; quelquefois pourtant il imprègne à l'état amorphe la totalité ou la majeure partie du corps protoplasmique de la cellule (*Dioscorea*

(1) C. Nägeli : *Die Stärkekörner*, Zurich, 1858. On y trouve signalés les travaux antérieurs. — Trécul : *Ann. des sc. nat.* 4^e série, X, p. 205, 1858. — Sachs : *Physiologie végétale*, p. 450, 1868. — W. Nägeli : *Die Stärkegruppe*, Leipzig, 1874. — W. Schimper : *Botanische Zeitung*, 1880 et 1881.

triloba, *Bacillus Amylobacter*, etc.). Les grains d'amidon s'accablent parfois dans les divers réservoirs nutritifs de la plante en une telle abondance qu'ils forment une partie considérable du poids total de l'organe : 15,5 pour 100, par exemple, dans la racine du *Jatropha Manihot* qui fournit le tapioca, 25 pour 100 dans les tubercules de Pomme de terre et d'Igname, 52 pour 100 dans les graines de Lentille, 50 pour 100 dans le Pois, 60 pour 100 dans l'Avoine et le Seigle, 70 pour 100 dans le Blé d'été, 77 pour 100 dans le Blé d'hiver, 81 pour 100 dans le Maïs, enfin jusqu'à 85 pour 100 dans le Riz de Caroline. On extrait l'amidon de ces divers organes en les triturant et les lavant avec de l'eau qu'on laisse ensuite reposer. Les grains se déposent sous forme d'une poudre blanche qui, desséchée, craque sous le doigt. L'amidon de Pomme de terre a pour densité : séché à l'air, 1,50 ; complètement desséché, 1,65.

Forme et dimension des grains d'amidon. Grains simples et composés.

— La forme des grains d'amidon est très variable. Ordinairement sphériques au début, ils demeurent quelquefois tels (rhizome de *Veratrum* et de *Rumex*, graines d'*Acanthus* et de *Drosera*). Mais le plus souvent ils prennent, en s'accroissant inégalement, les formes les plus diverses : ovales (Pomme de terre), lenticulaires (graines de *Triticum*, *Hordeum*) ; triangulaires (écaille du bulbe des *Tulipa*, *Lilium*, *Narcissus*, rhizome de Fougères) ; polyédriques (graines de *Zea Maïs*) ; linéaires-lancéolées (rhizome d'*Alpinia*, latex des *Euphorbia*), ou tout à fait irrégulières (tige de *Cereus variabilis*, latex d'*Euphorbia*, graine d'*Esculus*).

Le plus souvent les grains d'amidon sont simples et isolés l'un de l'autre dans le protoplasma fondamental. Il arrive pourtant que plusieurs grains, d'abord isolés, se rejoignent en s'accroissant et se soudent intimement pour former un grain *composé* (beaucoup de Graminées, Chenopodées, Caryophyllées, etc.). Le nombre des grains ainsi soudés varie de 2 à 50 000 et au delà ; ils sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. On en a compté plus de 4000 dans le *Piper*, plus de 5000 dans le *Mesembryanthemum*, plus de 8000 dans le *Festuca*, plus de 9000 dans le *Phytolacca*, plus de 14 000 dans le *Chenopodium*, plus de 20 000 dans le *Pitcairnia*, plus de 50 000 dans le *Spinacia*.

La dimension des grains d'amidon est plus variable encore que leur forme. C'est dans certains organes souterrains qu'on trouve les plus grands (*Solanum*, *Canna*, *Lathraea*) ; c'est dans certaines graines (*Bromus*, *Acacia*, *Galanga*) qu'on rencontre les plus petits (1).

(1) Voici quelques dimensions moyennes :

GRAINS SIMPLES.	GRAINS COMPOSÉS.
<i>Bromus confertus</i> (graine), 0 ^{mm} ,002	<i>Valeriana officinalis</i> (tuberc.) 0 ^{mm} ,008 4 ^{gr}
<i>Panicum miliaceum</i> (graine) 0 ^{mm} ,010	<i>Arundo donax</i> (rhizome). . . 0 ^{mm} ,010 200
<i>Canna indica</i> (graine). 0 ^{mm} ,020	<i>Hedychiium Gardnerianum</i> (gr.) 0 ^{mm} ,021 8000
<i>Zea Maïs</i> (graine) 0 ^{mm} ,050	<i>Smilax Salsaparilla</i> (racine). 0 ^{mm} ,025 8
<i>Dioscorea batatas</i> (rhizome). 0 ^{mm} ,056	<i>Oriza sativa</i> (graine). 0 ^{mm} ,025 100
<i>Triticum vulgare</i> (graine). 0 ^{mm} ,050	<i>Corydallis solida</i> (rhizome). . 0 ^{mm} ,052 6
<i>Pisum sativum</i> (graine). 0 ^{mm} ,065	<i>Avena orientalis</i> (graine). . . 0 ^{mm} ,050 500
<i>Solanum tuberosum</i> (tubercule) . . . 0 ^{mm} ,090	<i>Chenopodium Quinoa</i> (graine). 0 ^{mm} ,054 14000
<i>Chara hispida</i> (spores) 0 ^{mm} ,100	<i>Phytolacca esculenta</i> (graine). 0 ^{mm} ,065 9000
<i>Lathraea squamaria</i> (rhizome). . . . 0 ^{mm} ,125	<i>Pisum sativum</i> (graine) 0 ^{mm} ,075 2
<i>Canna lanuginosa</i> (rhizome) 0 ^{mm} ,170	<i>Spinacia glabra</i> (graine). . . . 0 ^{mm} ,106 50000

La dimension des grains simples varie donc de 0^{mm},002 à 0^{mm},170 ; dans la grosse Pomme

Structure et propriétés physiques des grains d'amidon. — Les grains d'amidon sont toujours formés de couches alternativement plus dures et plus molles, plus brillantes et plus ternes, disposées autour d'un noyau (fig. 551). C'est dans la couche externe que la substance est la plus dure et la plus brillante, c'est dans le noyau qu'elle est la plus molle et la plus terne; de dehors en dedans, sa densité et sa réfringence vont décroissant régulièrement, aussi bien dans la série des couches dures que dans la série des couches molles. Les couches sont quelquefois toutes également épaisses et complètes en tous les points; le grain est alors sphérique

et le noyau central. Mais le plus souvent elles sont toutes plus épaisses et plus nombreuses d'un certain côté, tandis qu'elles s'amincissent progressivement et se réunissent les unes aux autres du côté opposé; le noyau est alors excentrique (fig. 551). Quand le noyau est central, il est parfois allongé (Haricot); il est toujours arrondi quand il est excentrique (Pomme de terre).

Dans les grains composés, chaque grain partiel a son noyau propre et son système de couches indépendant (fig. 551, D). Parfois les grains partiels sont enveloppés tous ensemble par un certain nombre de couches communes; on dit alors que le grain est *demi-composé* (fig. 551, B, E).

Les grains d'amidon contiennent toujours une assez forte proportion d'eau de constitution, en moyenne $\frac{2}{3}$ et jusqu'à $\frac{1}{2}$ de leur poids. Cette eau est loin d'être uniformément répartie dans la masse, et c'est précisément cette inégalité qui explique la structure du grain. En effet, la proportion d'eau subit, de dehors en dedans, de brusques alternatives. Après la couche externe, qui est de toutes la moins aqueuse, vient, séparée par une limite très nette, une couche très aqueuse, à laquelle suc-

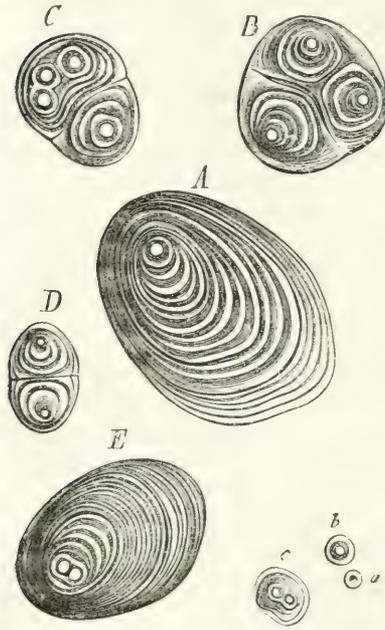


Fig. 551. — Grains d'amidon de la Pomme de terre: A, un grain simple; B, un grain composé; C, un grain demi-composé; D, un grain composé, dans lequel l'un des grains partiels est à son tour demi-composé; E, un grain demi-composé à soudure très-précoce; a, b, deux grains simples très-jeunes; c, un grain demi-composé en voie de croissance Sachs.

cède de nouveau une couche moins aqueuse, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'on arrive à la couche la plus interne, toujours pauvre en eau, laquelle enveloppe enfin le noyau qui est la région la plus aqueuse du grain. La cohésion de la substance, sa densité et son pouvoir réfringent diminuent ou augmentent naturellement à mesure qu'augmente ou diminue l'eau de constitution, et suivant

de terre de Rohan elle atteint jusqu'à $0^{\text{mm}},485$. Celle des grains composés varie de $0^{\text{mm}},008$ à $0^{\text{mm}},406$; si les grains fragmentaires y sont peu nombreux, ils peuvent atteindre jusqu'à $0^{\text{mm}},050$ (*Pisum sativum*); s'ils sont très nombreux, ils descendent au-dessous de $0^{\text{mm}},0005$ (*Spinacia*). La dimension des grains d'amidon varie d'ailleurs, entre des limites assez étendues, dans une seule et même plante: entre $0^{\text{mm}},014$ et $0^{\text{mm}},082$, par exemple, dans le *Dioscorea alata*, entre $0^{\text{mm}},007$ et $0^{\text{mm}},058$ dans le *Musa paradisiaca*, entre $0^{\text{mm}},005$ et $0^{\text{mm}},027$ dans l'*Arum esculentum*.

les mêmes brusques alternatives; d'où la netteté des couches concentriques. Aussi la stratification disparaît-elle dès qu'on extrait l'eau du grain, soit par l'évaporation, soit par l'alcool absolu, parce qu'alors les couches les plus riches en eau étant ramenées à l'état des plus pauvres, toute différence s'efface dans la densité et dans le pouvoir réfringent. Elle disparaît encore si, par divers moyens, par l'action de la potasse étendue, par exemple, on fait absorber au grain une très forte proportion d'eau; les couches les plus denses, absorbant relativement plus d'eau que les autres, leur deviennent bientôt semblables sous ce rapport, et aussitôt toute distinction de couches s'évanouit.

En outre, aussi bien dans la série des couches denses que dans la série des couches molles, la proportion d'eau va croissant constamment de la périphérie, où s'étend la couche la moins hydratée, jusqu'au noyau qui est le point le plus hydraté du grain. Il en résulte que les couches dures et brillantes le sont de moins en moins, et que les couches molles et ternes le sont de plus en plus, à mesure qu'on s'approche du centre. Aussi, quand le grain vient à se dessécher, sa région interne perd plus d'eau et se contracte davantage; il s'y fait une cavité, d'où partent des fentes rayonnantes qui s'amincissent vers la périphérie et se terminent sans l'atteindre. La formation de ces fentes radiales aminciées montre aussi que, dans chaque couche, la proportion d'eau de constitution est plus grande dans le sens de la tangente que dans le sens du rayon.

Le grain d'amidon se gonfle dans l'eau, mais inégalement dans les divers sens.

Il absorbe beaucoup plus d'eau et se distend beaucoup plus dans le sens des couches que dans la direction perpendiculaire. En favorisant le gonflement par un acide, par un alcali ou par la chaleur, on rend la différence très frappante. Dans ces conditions un grain d'amidon de *Canna*, par exemple, se dilate de 971 pour 100 suivant les couches, et seulement de 64 pour 100 dans la direction perpendiculaire (fig. 552).

Enfin quand on comprime les grains d'amidon, il s'y fait, comme lorsqu'on les dessèche, des fentes radiales, sans aucune fissure tangentielle.

Tout cela montre que la cohésion et l'élasticité de la substance amylicée, très faible dans le sens des couches où elle est à son minimum, est très grande dans le sens perpendiculaire où elle est à son maximum.

Les grains d'amidon réfractent fortement la lumière. Ceux du *Canna*, par exemple, ont pour indice de réfraction 1,507. Ils sont nettement biréfringents dès qu'ils dépassent environ $0^{\text{mm}}.004$, même alors qu'on n'y observe encore aucune trace de stratification. Dans la lumière polarisée, ils présentent une croix noire dont les branches se croisent toujours au noyau; d'où un moyen de trouver la place de celui-ci quand il n'est pas directement visible. Le plan de polarisation du rayon extraordinaire émergent est perpendiculaire aux couches; celui du rayon ordinaire leur est parallèle. Une compression artificielle ne changeant rien aux propriétés optiques des grains, on voit que leur biréfringence n'est pas due à quelque phénomène de tension intérieure, mais à leur constitution propre.

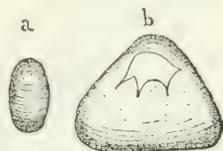


Fig. 552. — Grain d'amidon de *Canna*: a, avant; b, après le gonflement dans la potasse étendue (d'après W. Schimper).

Les grains d'amidon sont des groupes de cristalloïdes. — Les différences de cohésion dans le sens des couches et dans le sens perpendiculaire, ainsi que les propriétés optiques que l'on vient de constater, concordent à démontrer la structure cristalline des grains d'amidon. Tout se passe, en effet, sous ces deux rapports, comme si le grain était composé de fins cristaux prismatiques à un axe, disposés côte à côte en rayonnant autour du noyau, parallèlement aux fentes, c'est-à-dire perpendiculairement aux couches. Quand le noyau est central, les éléments prismatiques sont droits; quand il est excentrique, ils se courbent de manière à demeurer en tout point perpendiculaires aux couches. En un mot, les grains d'amidon ont la structure de ce qu'on appelle souvent des sphéro-cristaux. Il y a une différence pourtant. Les grains d'amidon, et par conséquent les éléments cristallins dont ils se composent, se gonflent par l'eau, ce que ne font pas les sphéro-cristaux ordinaires. Ils ressemblent par là aux cristaux de matière albuminoïde étudiés plus haut; et comme c'est cette propriété qui fait désigner ces derniers sous le nom de cristalloïdes, les éléments cristallins du grain d'amidon sont aussi des cristalloïdes; ce sont des cristalloïdes de matière amylacée.

La matière amylacée, dont on étudiera tout à l'heure la composition et les propriétés chimiques, cristallise donc dans les cellules sous forme de sphéro-cristalloïdes, qui sont les grains d'amidon. Cette forme constante paraît due à la faible solubilité de la matière amylacée et à la viscosité du milieu protoplasmique où la cristallisation s'opère. On sait que c'est toujours dans de pareilles

conditions que se forment les sphéro-cristaux. C'est ce qui explique aussi que la matière amylacée ne se rencontre jamais dans les cellules en cristalloïdes isolés.

Naissance des grains d'amidon (1). — Ainsi constitués, les grains d'amidon prennent ordinairement naissance dans des leucites et sont le produit principal de l'activité de ces corps. Tantôt ce sont des leucites incolores qui les engendrent, tantôt des leucites colorés et notamment des corps chlorophylliens.

1° *Formation des grains d'amidon dans des leucites incolores.* — Les grains d'amidon qui se forment dans les cellules dépourvues de chlorophylle ne sont pas plongés directement dans le protoplasma fondamental, mais bien dans des leucites incolores, sphériques ou fusiformes (fig. 555 et 554). Ils y naissent, tantôt dans un point quelconque de la masse du leucite, tantôt seulement dans sa couche superficielle.

Dans le premier cas, comme ils sont enveloppés de toutes parts par la substance du leucite et également nourris de tous les côtés, ils prennent et conservent une structure concentrique. Ils sont souvent

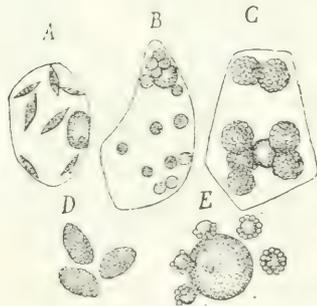


Fig. 555. — Cellules de l'albumen de la graine du *Melandryum macrocarpum*. Les leucites incolores, fusiformes en A, sphériques en B, contiennent dans toute leur masse des petits grains d'amidon isolés. Plus tard les leucites disparaissent et sont remplacés par autant de grains d'amidon composés, sphériques en C qui provient de B, ovoïdes en D qui provient de A; E, leucites incolores disposés autour du noyau dans une cellule périphérique de la tige du *Philodendron grandifolium*; ils produisent des grains d'amidon à la périphérie seulement (d'après W. Schimper).

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über die Entstehung der Stärkeköerner* (Botanische Zeitung, p. 881, 24 Décembre 1880).

petits et fort nombreux; ils se soudent alors de manière à former un grain composé (fig. 555), en même temps que la matière constitutive du leucite disparaît peu à peu (*Colocasia*, *Beta*, *Lychnis*, etc.).

Dans le second cas (fig. 555, *E*), ils ne tardent pas à faire saillie à la surface du leucite, auquel ils demeurent attachés par la base pendant que l'extrémité opposée s'avance librement vers l'extérieur. Ils atteignent alors une plus grande dimension, surtout s'ils sont solitaires ou du moins peu nombreux, et ils prennent une structure excentrique parce que le côté par où ils s'appuient sur le leucite croît beaucoup plus que le côté opposé (fig. 554) : le noyau est donc toujours rejeté à l'opposé du leucite (*Philodendron*, *Amomum*, *Canna*, *Phajus*, Pomme de terre, etc.). Si le grain d'amidon, pendant cette croissance externe, vient à toucher par quelque point un autre leucite, une nouvelle croissance s'y opère en ce point, et il s'y forme une protubérance ou une sorte de bras (*Dieffenbachia*, fig. 556, *C*). Si plusieurs grains d'amidon se forment ainsi en des points rapprochés à la périphérie du leucite, ils se soudent en un grain composé dont les noyaux sont rapprochés côte à côte (fig. 555). Si deux grains naissent sur un leucite en des points diamétralement opposés, ils pourront se toucher et se souder par leurs bases à l'intérieur du leucite et produire ainsi un grain composé à noyaux opposés. A mesure que ces gros grains d'amidon grandissent, le leucite basilaire se réduit de plus en plus, s'use et enfin disparaît, laissant le grain désormais libre dans le protoplasma fondamental (fig. 526).

2° *Formation des grains d'amidon dans les corps chlorophylliens.* — La production de grains d'amidon dans les corps chlorophylliens est un phénomène extrêmement répandu; c'est à peine si l'on y rencontre çà et là quelques exceptions (certaines Liliacées : *Allium Cepa*, *Lilium Martagon*, *Asphodelus luteus*, etc.). Les choses s'y passent d'ailleurs comme dans les leucites incolores. Quand le corps chlorophyllien est doué d'une forme spéciale, comme dans les Spirogyres, les grains d'amidon y occupent aussi des

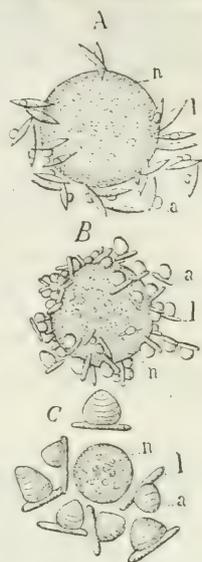


Fig. 554. — Moelle de la racine du *Phajus grandiflorus* : A, les leucites incolores fusiformes *l*, disposés autour du noyau *n*, produisent chacun en un point de la périphérie un grain d'amidon *a*. — B, les grains d'amidon ont grossi, en même temps que les leucites se sont amincis en bâtonnets. — C, état plus avancé; chaque gros grain d'amidon repose par sa base sur son leucite formateur (d'après W. Schimper).

places déterminées

dans sa couche périphérique. Dans le premier cas, le leucite vert ne produit quelquefois qu'un seul grain d'amidon assez gros (épiphrène de *Aspidium exaltatum*, de *Richardia africana*, parenchyme foliaire de *Pinus alba*, *Abies pectinata*, *Camellia japonica*) (1). Le

(1) Il ne faut pas confondre ce cas avec celui où un leucite chlorophyllien se constitue, comme il a été dit p. 492, autour d'un volumineux grain d'amidon préexistant, lequel a été produit par un leucite antérieur, maintenant disparu. Le grain d'amidon n'est alors qu'une enclave (*Caulerpa prolifera*, *Aucuba japonica*, *Solanum Dulcamara*, tubercule de Pomme de terre longtemps éclairé, etc.).

plus souvent il en forme plusieurs plus petits (fig. 524 et 555); on peut en compter de 50 à 100 à la fois dans le gros corps chlorophyllien de l'*Anthoceros*.

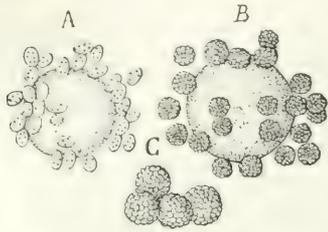


Fig. 555. — Moelle de la tige du *Vanilla planifolia* : A, jeunes grains de chlorophylle ovales, disposés autour du noyau et produisant chacun dans toute sa masse un grand nombre de petits grains d'amidon; B, les mêmes plus âgés, devenus sphériques et presque complètement envahis par les grains d'amidon; C, la substance verte a disparu et chaque leucite vert est remplacé par un grain d'amidon composé (d'après W. Schimper).

Quand ils demeurent très petits, ils ne modifient pas la forme du leucite où ils sont plongés; celui-ci paraît alors tout simplement parsemé de granules, que l'iode colore en bleu tant que leur dimension ne descend pas au-dessous de $0^{\text{mm}},001$. S'ils sont plus fins encore, l'iode est impuissant à en révéler directement la nature; il faut alors décolorer le grain de chlorophylle par l'alcool, le traiter par la potasse qui fait gonfler les granules amylicés, neutraliser avec l'acide acétique et enfin ajouter l'iode, qui colore alors nettement en bleu les grains d'amidon gonflés. Ce procédé, qui s'applique d'ailleurs tout aussi bien aux leucites incolores, a permis de démontrer la présence de l'amidon dans la plupart des grains de chlorophylle qui paraissaient au premier abord

n'en pas renfermer. Quand, au contraire, comme il arrive fréquemment, surtout dans les tissus profonds (Cactées, Vanille, etc.), les grains d'amidon grandissent

de plus en plus en se comprimant et en se soudant en un grain composé, ils envahissent tellement le corps chlorophyllien que la substance verte distendue et comme mucilagineuse ne forme plus autour d'eux qu'un mince revêtement à peine coloré (fig. 524, c, d, e; fig. 555, B). Ils imposent alors au leucite vert moulé sur eux leur propre configuration. Ce revêtement peut même disparaître tout à fait et on ne trouve alors, en place des grains de chlorophylle, que leur contenu amylicé (fig. 555, C).

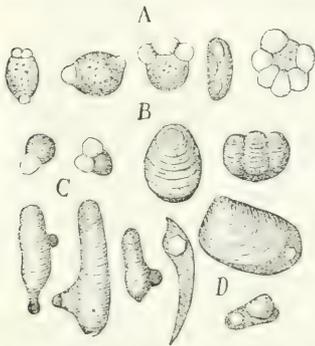


Fig. 556. — A, grains de chlorophylle discoïdes du *Philodendron grandifolium*, produisant à leur surface des grains d'amidon localisés sur l'équateur; B, production périphérique des grains d'amidon et résorption correspondante du leucite vert dans le *Begonia cucullata*; C, croissance ultérieure et latérale du grain d'amidon venu au contact d'un second leucite vert, dans le *Dieffenbachia Seguine*; D, grain d'amidon formé dans un leucite vert déjà pourvu d'un cristalloïde, dans le *Canna gigantea* (d'après W. Schimper).

Quand le leucite vert ne produit de grains d'amidon que dans sa couche superficielle, celle-ci se trouve bientôt déchirée et les grains sont mis à nu. Si le leucite est sphérique, tous les points de la périphérie forment des grains d'amidon; s'il est discoïde, comme il arrive le plus souvent, leur formation est localisée sur la zone équatoriale, et ils entourent parfois le leucite comme d'une couronne (fig. 556, A). Ces grains périphériques atteignent souvent de grandes dimensions, surtout s'ils sont peu

nombreux ou isolés (fig. 556, B) (tige des *Peperonia*, *Begonia*, *Pelargonium*, *Oxalis*, *Dieffenbachia*, *Costus*, etc.). S'ils sont voisins, ils se pressent et se soudent en un grain composé. Ils sont toujours excentriques et le côté le plus déve-

loppé est, sans exception, celui par où le grain est attaché au leucite vert. Il en résulte aussitôt que l'inégale croissance du grain est la conséquence d'une nutrition inégale par le leucite formateur. Aussi, quand le grain d'amidon arrive à toucher un autre grain de chlorophylle, voit-on au point de contact une nouvelle croissance se produire et une protubérance se former (fig. 556, C). A mesure que le grain d'amidon grossit, le leucite vert se réduit et quand il a disparu le grain cesse de croître.

Vert ou incolore, le leucite renferme quelquefois un cristalloïde (*Canna*); il n'en produit pas moins comme d'habitude son grain d'amidon (fig. 557, D).

En résumé, produire les grains d'amidon est une des fonctions principales des leucites chlorophylliens, comme c'est le rôle essentiel des leucites incolores.

Croissance des grains d'amidon (1). — Puisque les grains d'amidon sont des sphéro-cristalloïdes, c'est-à-dire des groupes de cristaux, ils doivent croître, comme tous les cristaux, par l'extérieur, par apposition de molécules nouvelles en dehors des anciennes. C'est en effet ce qui a lieu. On en a immédiatement la preuve dans le fait suivant.

Dans les cellules en voie de croissance, les grains d'amidon, subissant une dissolution locale et progressive comme il sera expliqué plus loin, se montrent corrodés plus ou moins profondément à la surface, et parfois même percés de part en part. Quand la croissance des cellules se ralentit et s'arrête, en même temps qu'il s'y forme de nouveaux grains d'amidon, les anciens grains corrodés grandissent peu à peu. Il se dépose à leur surface une couche brillante et fortement réfringente, de plus en plus épaisse; elle suit d'abord les inégalités du grain, mais bientôt elle s'épaissit davantage dans les creux, moins sur les saillies, de manière à égaliser la surface.

Au milieu du grain nouveau, quand il a cessé de croître, on aperçoit nettement, à l'aide d'un éclairage convenable, le grain corrodé primitif avec son contour irrégulier (fig. 557). Deux grains corrodés voisins peuvent se trouver enveloppés à la fois par une couche commune (fig. 557, B). Le phénomène est facile à observer dans les cotylédons des Légumineuses (*Phaseolus*, *Faba*, *Dolichos*) et dans la moelle des Cactées (*Cereus speciosissimus*).

Ceci posé, quand on compare entre eux un grand nombre de grains diversement âgés, depuis leur première apparition jusqu'à leur état définitif, on voit que les phases du développement se succèdent de la manière suivante. Le granule primitif, souvent sphérique, quelquefois de forme différente, est toujours homogène, brillant et pauvre en eau. Puis, de

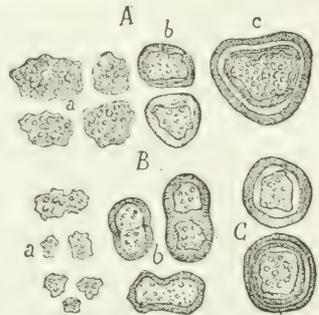


Fig. 557. — Grains d'amidon corrodés en voie de croissance : A, des cotylédons du *Dolichos Lablab* : a, grains diversement corrodés d'une graine jeune; b, les mêmes en voie de croissance; c, état définitif dans la graine mûre; il y a trois couches nouvelles autour du grain primitif. B, de la moelle du *Cereus speciosissimus* : a, grains corrodés des jeunes cellules; b, les mêmes en voie de croissance, deux d'entre eux sont enveloppés par une couche commune; c, état définitif (d'après W. Schimper).

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner* (Botanische Zeitung, p. 185, mars-avril 1881).

l'eau s'accumule vers le centre; il se forme un noyau mou entouré d'une couche dense. Plus tard, le noyau mou se trouve entouré de trois couches, deux couches denses séparées par une couche molle; celle-ci prend naissance dans la couche dense comme le noyau mou dans le grain dense primitif. Puis, le nombre des couches alternativement molles et denses à partir du centre va croissant de plus en plus. Enfin, à mesure que le grain grossit, la densité de ses couches internes va diminuant, de telle sorte que cette portion interne est moins dense, plus riche en eau, qu'un grain plus jeune de même dimension.

Il s'agit maintenant, étant donné le fait de la croissance par apposition, d'expliquer à la fois les diverses phases du développement et la structure définitive du grain d'amidon. Pour cela il est nécessaire de se rappeler deux choses : 1^o le grain d'amidon absorbe beaucoup plus d'eau dans le sens tangentiel que dans le sens radial, ce qui détermine en lui une tension; sa partie interne est distendue par sa couche externe; 2^o toute pression ou traction exercée sur le grain ou sur une portion du grain augmente, au lieu où elle s'exerce, la faculté que possède la matière amylacée d'absorber de l'eau et diminue sa densité. Dans le grain primitif homogène il existe donc, entre la couche externe et la partie centrale, une tension qui va croissant; une fois dépassée la limite d'élasticité, la substance du centre se trouve distendue et amenée ainsi à cet état où elle absorbe plus d'eau et où sa densité et sa réfringence sont amoindries : d'où la formation du noyau mou, suivie d'un équilibre transitoire. Mais bientôt, la matière continuant à se déposer à l'extérieur, la tension renaît et va croissant dans la couche dense jusqu'à dépasser la limite d'élasticité; à ce moment il s'opère dans le milieu de cette couche une distension qui y provoque une plus grande absorption d'eau et une diminution correspondante de réfringence et de densité; en d'autres termes, la couche dense se sépare en deux couches denses isolées par une couche molle : d'où un nouvel équilibre transitoire. L'apposition continuant avec les mêmes conséquences, la tension renaît dans la couche dense périphérique, au milieu de laquelle il se fait bientôt une nouvelle couche molle, et ainsi de suite. D'autre part, pendant que le grain va grossissant ainsi, l'ensemble des couches internes subit peu à peu de la part des couches périphériques une traction croissante. Il en résulte, d'abord que les couches molles y deviennent plus molles et plus hydratées, et ensuite que les couches denses elles-mêmes perdent peu à peu de leur réfringence en devenant plus aqueuses.

En résumé, comme tout cristal ou groupe de cristaux, le grain d'amidon croît par apposition. Les propriétés physiques qui dérivent de sa structure cristalline et les actions mécaniques qu'elles mettent en jeu suffisent à expliquer les diverses modifications qu'il subit par les progrès de l'âge et son aspect définitif (1).

(1) M. Nägeli a développé dans son grand ouvrage de 1858 et précisé à diverses reprises depuis cette époque une manière différente de comprendre la structure et le mode de croissance du grain d'amidon. Pour lui, le grain d'amidon frais et humide est composé de particules solides, cristallines, biréfringentes, assez petites pour échapper aux plus forts grossissements, qu'il nomme *micelles*, séparées par des espaces remplis d'eau. Dans le grain complètement desséché, les micelles polyédriques se touchent de tous côtés. Les micelles sont tous orientés de manière à diriger un de leurs axes radialement, perpendiculairement aux couches, et les deux autres tangentielle-ment; ils sont beaucoup plus petits dans les couches molles, beaucoup plus grands dans les couches denses. Ceci posé, la croissance du grain d'amidon s'opère à la fois dans toute son épais-

La formation des grains composés a lieu par soudure de tous les grains simples, plus ou moins nombreux, qui sont nés côte à côte dans le même leucite. Dans les grains demi-composés (fig. 551, B), les grains simples subissent, après leur soudure, une croissance commune qui les enveloppe dans une couche stratifiée plus ou moins épaisse, absolument comme les grains corrodés dont il a été question plus haut (fig. 557, B, b).

Composition et propriétés chimiques du grain d'amidon : granulose et amylose. — L'amidon est un composé de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, où ces deux derniers corps sont unis dans les proportions qui constituent l'eau; c'est donc un hydrate de carbone. L'analyse a donné, pour l'amidon du Blé desséché à 140° : 44,5 de carbone, 6,2 d'hydrogène et 49,2 d'oxygène, ce qui conduit à la formule $C^{12}H^{10}O^{10}$, ou à un multiple $(C^{12}H^{10}O^{10})^n$. Ce multiple ne paraît pas devoir être inférieur à 5, et dès lors on peut écrire la formule probable de l'amidon : $(C^{12}H^{10}O^{10})^5$. Les grains d'amidon renferment aussi une petite quantité de substances minérales; ils laissent, en effet, 0,2 à 0,6 pour 100 de cendres.

Ainsi composée, la substance amylacée se présente dans le grain d'amidon sous deux modifications différentes, qui sont peut-être deux combinaisons chimiques distinctes et isomères. Quoique intimement unies l'une à l'autre en tous les points visibles du grain, elles peuvent cependant être séparées et distinguées. L'une se dissout lentement dans la salive à une température de 45° à 55°, dans l'acide sulfurique très étendu, dans une solution de sel marin additionnée de 1 pour 100 d'acide chlorhydrique, dans l'acide chromique et dans l'hypochlorite de chaux; elle est colorée en bleu par l'iode en présence de l'eau : c'est la *granulose*. L'autre demeure, après l'extraction de la granulose, conservant la forme, la grandeur, la structure et les propriétés optiques du grain primitif, avec une densité toujours beaucoup moindre et une stratification souvent beaucoup plus nette; l'iode la colore seulement en jaune ou en jaune-rougeâtre, et souvent même ne la colore pas du tout; elle se dissout dans une solution ammoniacale d'oxyde de cuivre : c'est l'*amylose*.

L'amylose, qui forme le squelette du grain, est ordinairement en proportion beaucoup plus faible que la granulose; elle atteint rarement $\frac{1}{3}$ du poids total. Les grains d'amidon de la Pomme de terre n'en renferment que 6 pour 100, ceux du Blé un peu plus de 2 pour 100; tout le reste est de la granulose. Aussi les grains tout entiers se colorent-ils en bleu intense par l'iode. Il arrive cependant que l'amylose atteint la moitié du poids total, et même que les grains renferment plus d'amylose que de granulose (tégument de la graine du *Chelidonium majus*); leur coloration bleue par l'iode est alors affaiblie d'autant. Les couches denses du grain renferment plus d'amylose et moins de granulose que les couches molles; elles se colorent moins fortement en bleu par l'iode.

leur parce que les micelles grossissent par apposition, ou parce qu'il se dépose dans leurs intervalles de nouveaux micelles qui grandissent ensuite par apposition, ou parce que les deux choses se passent en même temps. C'est la croissance dite par *intussusception*, laquelle présume, comme on voit, la croissance par apposition. Cette théorie rendait compte des faits connus jusqu'alors et, à ce titre, elle a rencontré l'adhésion presque unanime des botanistes. Devenue incompatible avec les faits nouveaux découverts par M. Schimper, elle paraît devoir être abandonnée, bien que son auteur continue à la défendre (Nägeli : *Botanische Zeitung*, 7 octobre 1881).

Aussi l'action ménagée de l'iode rend-elle plus visible la stratification des grains d'amidon; l'acide chromique agit de la même manière.

La combinaison bleue de l'iode avec la granulose, l'*iodure d'amidon*, présente un phénomène singulier; elle se dissocie et se décolore par la chaleur, pour se reformer et se colorer de nouveau par le refroidissement.

Sous l'influence de l'acide sulfurique concentré ou du chlorure de zinc, l'amylose se transforme en granulose, qui se colore ensuite en bleu par l'iode.

Si l'on expose à sec les grains d'amidon pendant quelque temps à une température de 100°, la granulose subit une modification qui la rend soluble dans l'eau. L'alcool, où elle est insoluble, la précipite de sa solution aqueuse sous forme de flocons blancs, amorphes. L'eau de chaux ou de baryte la précipite aussi en formant des composés particuliers. La dissolution de granulose est colorée en bleu par l'iode; si l'on ajoute à la liqueur bleue quelques gouttes d'une solution de sulfate de soude ou de chlorure de calcium, on précipite l'iodure de granulose sous la forme de flocons bleus (1). La granulose soluble dévie énergiquement vers la droite le plan de polarisation de la lumière; son pouvoir rotatoire est + 218°. Si l'on broie vivement dans un mortier les grains d'amidon avec du sable fin, ils s'échauffent assez pour qu'une partie de la granulose subisse la transformation dont nous venons de parler et devienne soluble dans l'eau.

Au contact de l'eau chauffée vers 55° à 65°, les grains d'amidon se gonflent énormément sans se dissoudre et absorbent de l'eau jusqu'à acquérir plusieurs centaines de fois leur volume primitif. Si la quantité d'eau est insuffisante, ils se touchent bientôt et se soudent en une masse gélatineuse et transparente qu'on appelle l'*empois*. Si l'on porte l'eau à l'ébullition, la granulose passe peu à peu à l'état soluble. Le même gonflement a lieu à froid dans la potasse ou la soude étendue. Ce sont toujours les couches les plus internes et les moins denses du grain qui se gonflent d'abord; la couche la plus externe et la plus dense se dilate à peine et de bonne heure elle éclate sous la pression de la masse interne.

A sec vers 160°, par une ébullition prolongée dans l'eau, plus rapidement par l'ébullition dans la potasse étendue ou dans les acides minéraux dilués, les grains d'amidon subissent une altération plus profonde et progressive. En premier lieu la granulose, puis un peu plus tard l'amylose qui passe tout d'abord à l'état de granulose, deviennent de la granulose soluble. Jusque-là ce sont des transformations isomériques ou de simples changements de cohésion, qui n'altèrent pas la formule chimique de l'amidon ($C^{12}H^{10}O^{10}$)⁵. Puis, la granulose soluble fixe un équivalent d'eau sur l'une de ses molécules et se dédouble en *amylo-dextrine* ($C^{12}H^{10}O^{10}$)³ et *maltose* : $C^{12}H^{11}O^{11}$. L'amylo-dextrine est cristallisable, soit en aiguilles isolées, soit en prismes groupés concentriquement en forme de disque. Fraîchement préparés et aqueux, ces cristaux se dissolvent facilement dans l'eau froide; desséchés ils y sont peu solubles, mais se dissolvent aisément dans l'eau vers 50° à 60°. Ils ne se colorent pas par l'iode, mais leur dissolution est colorée par l'iode en rouge cuivreux. Le pouvoir rotatoire de l'amylo-dextrine

(1) Dans la préparation du tapioca, les grains d'amidon du *Jatropha Manihot* ont subi l'action de la chaleur, qui a rendu soluble une partie de leur granulose. Aussi suffit-il de laver du tapioca dans l'eau froide et de filtrer, pour obtenir une dissolution de granulose.

est $+215^{\circ}$. Elle réduit très faiblement le tartrate cupro-potassique; son pouvoir réducteur est 6, celui du glucose étant 100. Le maltose est un sucre fermentescible; son pouvoir rotatoire est $+159^{\circ}$, son pouvoir réducteur 66.

L'amylo-dextrine, fixant un nouvel équivalent d'eau sur l'une de ses molécules, se dédouble à son tour en *érythro-dextrine* ($C^{12}H^{10}O^{10}$)⁵ et en maltose. L'érythro-dextrine se distingue de l'amylo-dextrine, dont elle partage le grand pouvoir rotatoire et le faible pouvoir réducteur, en ce qu'elle ne devient jamais insoluble dans l'eau froide et en ce qu'elle se colore toujours en beau rouge par l'iode aussi bien à l'état solide qu'en dissolution. C'est elle qui forme la majeure partie de la dextrine du commerce.

Par une nouvelle hydratation et un nouveau dédoublement, l'érythro-dextrine produit ensuite de l'*achroo-dextrine* ($C^{12}H^{10}O^{11}$)² et du maltose. L'achroo-dextrine ne se colore par l'iode ni en dissolution, ni à l'état solide. Son pouvoir rotatoire est $+210^{\circ}$; son pouvoir réducteur 12.

En absorbant un nouvel équivalent d'eau, l'achroo-dextrine se dédouble à son tour en *dextrine* $C^{12}H^{10}O^{10}$ et maltose. La dextrine, beaucoup plus résistante à l'action de l'acide que les composés précédents plus condensés, ne se colore pas par l'iode. Son pouvoir rotatoire est beaucoup plus faible : $+150^{\circ}$; son pouvoir réducteur plus fort : 28.

La même influence continuant à agir, la dextrine absorbe un équivalent d'eau et se transforme en maltose $C^{12}H^{10}O^{11}$. Enfin le maltose séparé à chacun de ces dédoublements successifs, et celui qui résulte en dernier lieu de la simple hydratation de la dextrine, s'hydrate à son tour et se transforme en *glucose* $C^{12}H^{12}O^{12}$. Le glucose est un sucre fermentescible comme le maltose, mais son pouvoir rotatoire est beaucoup plus faible : $+57^{\circ}$, et son pouvoir réducteur plus fort : 100.

En résumé, sans changer de composition chimique élémentaire, l'hydrate de carbone qui forme les grains d'amidon peut se présenter sous divers états, soit isomères, soit simplement doués d'une cohésion différente : amylose, granulose, granulose soluble. Puis, sous diverses influences chimiques, notamment par l'ébullition avec les acides étendus, cet hydrate de carbone subit une série d'hydratations et de dédoublements successifs. Chaque fois il se fait du maltose et une nouvelle dextrine à poids moléculaire plus faible, à pouvoir rotatoire plus faible et à pouvoir réducteur plus fort. Enfin, par une première hydratation, la dernière dextrine se change en maltose, par une seconde hydratation, le maltose se change en glucose, et toujours le pouvoir rotatoire va diminuant, en même temps que le pouvoir réducteur augmente. Le glucose est le produit définitif et stable de toutes les transformations subies de la sorte par les grains d'amidon (1).

Dissolution et transformation des grains d'amidon dans la cellule vivante (2). — Cette dissolution, puis cette série d'hydratations et de dédoublements, toutes ces transformations enfin qu'ils éprouvent sous l'influence de la

(1) Musculus : Comptes rendus, LXX, p. 857, 1870. Ann. de Chimie et de Phys., V^e série, t. 2, p. 585, 1874. — W. Nägeli : *Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe*, 1874. — Musculus et Grüber : Comptes rendus, LXXXVI, p. 1459, 1878. — Musculus : *Botanische Zeitung*, 1879, p. 545.

(2) Baranetzky : *Die Stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen*, Leipzig, 1878.

chaleur, seule ou aidée par les alcalis ou les acides étendus, les grains d'amidon les subissent aussi dans la cellule vivante, mais par un mécanisme différent. A certains moments, en effet, par exemple quand les graines, les tubercules ou les bourgeons chargés d'amidon passent de la vie latente à la vie manifestée, on voit les grains d'amidon se dissoudre peu à peu dans les cellules et finalement y être remplacés par du maltose.

A ce moment, le protoplasma de la cellule manifeste une réaction acide; mais cette acidité est trop faible pour pouvoir à elle seule, à la température ordinaire, attaquer les grains d'amidon. En même temps, on rencontre dans le protoplasma une substance azotée, neutre, soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool, qu'on

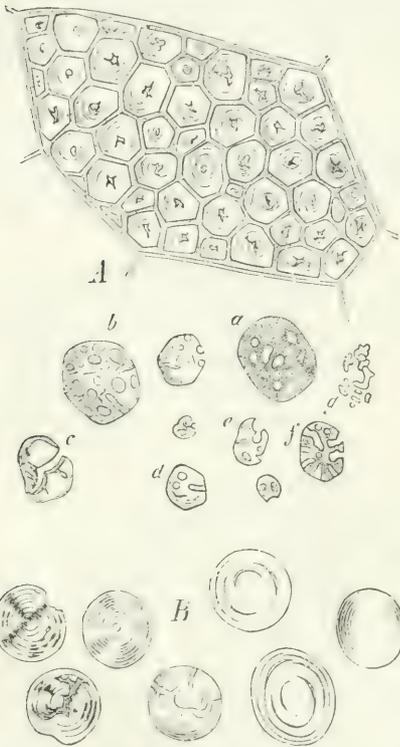


Fig. 558.— A, une cellule de l'albumen de la graine du Maïs, remplie de grains d'amidon étroitement comprimés et par conséquent polyédriques; entre les grains se trouve un réseau de protoplasma finement granuleux; la dessiccation a produit à l'intérieur des grains des cavités et des fissures; a-g, ces mêmes grains d'amidon en voie de dissolution dans une graine en germination. B, grains d'amidon lenticulaires du Blé à divers états de dissolution dans une graine en germination (Sachs).

appelle la *diastase*. Tantôt elle ne prend naissance qu'au début de la germination (*Phaseolus multiflorus*); tantôt elle existe déjà toute formée pendant la vie latente et la germination ne fait qu'en accroître la proportion (*Pisum sativum*, *Mirabilis Jalapa*). Elle se développe d'ailleurs tout aussi bien dans les cellules qui n'ont pas d'amidon (racines de *Daucus Carota*, de *Brassica Rapa*), que dans celles qui en possèdent.

La diastase a la propriété, dans un milieu légèrement acide, cette dernière condition est nécessaire, d'attaquer lentement les grains d'amidon (fig. 558). Elle rend d'abord la granulose soluble, puis elle la dédouble avec fixation d'eau en quatre dextrans successives et en maltose, comme il a été dit plus haut. Des grains d'amidon primitifs, il ne reste maintenant que le squelette d'amylose, que l'iode ne colore plus. Celui-ci ne tarde pas à être attaqué de la même manière par la diastase, transformé rapidement en granulose et en granulose soluble, puis dédoublé en dextrans successives et en maltose. Finalement, tout le grain d'amidon se trouve ainsi dédoublé en dextrine proprement dite $C^{12}H^{10}O^{10}$ et en maltose $C^{12}H^{14}O^{11}$. Les choses semblent en rester là. La diastase paraît incapable d'hydrater soit cette dernière dextrine pour la transformer

en maltose, soit le maltose pour le changer en glucose. C'est en quoi son action diffère de celle des acides, qui réalisent facilement, on l'a vu, ces deux transformations.

La dissolution et l'extraction de la granulose par la diastase s'opèrent de diverses façons : tantôt de dehors en dedans (Pomme de terre, *Canna*), tantôt de dedans en dehors (*Phaseolus*, *Faba*). Ces deux marches inverses peuvent d'ailleurs, suivant les circonstances, se rencontrer dans une seule et même plante ; ainsi quand une graine de Haricot germe dans les conditions ordinaires, la dissolution des grains d'amidon a lieu de dedans en dehors ; quand cette graine est plongée sous l'eau, elle s'opère au contraire de dehors en dedans. Parfois aussi l'altération a lieu par places (fig. 558) ; la dissolution de la granulose commence en certains endroits de la périphérie du grain et de là progresse jusqu'au centre en suivant autant de rayons ; puis elle entame peu à peu, du centre à la périphérie, toutes les portions intermédiaires (*Triticum*, *Fagopyrum*). Parfois le grain corrodé se montre composé de prismes très fins rayonnant autour du centre, ce qui rend plus évidente sa structure de sphéro-cristal. Tantôt la granulose est complètement extraite avant que l'amylose ne soit encore entamée ; tantôt l'attaque de l'amylose suit, au contraire, de très près celle de la granulose. Ce sont là des différences secondaires, liées aux conditions de milieu.

Suivant les plantes, les grains d'amidon sont attaqués par la diastase, dans les mêmes conditions, avec une facilité très inégale. Ceux du Sarrasin et du Blé, qui renferment très peu d'amylose sont de tous les plus attaquables ; ceux de la Belle-de-Nuit, du Chêne et du Marronnier le sont déjà beaucoup moins ; les plus résistants sont ceux de la Pomme de terre et surtout ceux du Riz.

Certaines Bactéries émettent aussi de la diastase et, par elle, corrodent et dissolvent les grains d'amidon pour s'en nourrir (fig. 559). Ici encore, l'action d'une Bactérie donnée se montre très inégale suivant les plantes. Ainsi l'*Amylobacter* corrode et dissout certains grains d'amidon, ceux de la Moschatteline, par exemple, mais n'attaque pas certains autres grains, ceux de la Pomme de terre, par exemple.

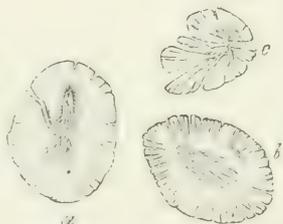


Fig. 559. — Grains d'amidon de Pomme de terre, diversement corrodés par des Bactéries (Reinke).

La salive renferme une matière azotée possédant tous les caractères de la diastase : elle lui doit d'agir comme il a été dit plus haut sur les grains d'amidon, pour en extraire d'abord la granulose et les réduire enfin progressivement à l'état de maltose.

Amylose et granulose isolées. — On a vu plus haut que la proportion relative d'amylose et de granulose du grain d'amidon varie beaucoup suivant les plantes. Il n'y a donc pas lieu d'être surpris si, dans certains végétaux, les grains d'amidon se montrent entièrement dépourvus de granulose, formés d'amylose pure, et si, dans d'autres plantes, la granulose se trouve au contraire isolée, imprégnant en partie ou en totalité le corps protoplasmique de la cellule.

Le premier cas se présente dans un grand nombre d'Algues rouges appartenant au groupe des Floridiées. Là les grains d'amidon, accumulés souvent en très grand nombre dans les cellules du corps végétatif et doués de la structure ordinaire, sont entièrement dépourvus de granulose. Ils se colorent par l'iode en jaune rougeâtre, cuivreux, ou parfois même ne se colorent pas du tout. Avec

une densité beaucoup plus grande, ils ressemblent aux squelettes d'amylose qui restent après l'extraction de la granulose dans les grains ordinaires. Ce sont encore des grains d'amylose pure, ne se colorant pas par l'iode, que l'on rencontre dans le corps protoplasmique des Euglènes, et auxquels on a donné le nom de *paramylon*. Chez plusieurs Infusoires dépourvus de chlorophylle on rencontre, au contraire, de l'amidon en grains bleuissant par l'iode comme celui des plantes ordinaires (*Chilomonas Paramecium*, etc.).

Chez certaines Algues incolores de la famille des Bactériacées (*Bacillus Amylobacter*, *Spirillum amyloferum*), pendant la période qui précède la formation des spores, les cellules grossissent notablement et produisent une substance amylacée, qui imprègne à l'état de dissolution la plus grande partie et parfois même la totalité du protoplasma. Elle se colore en bleu par l'iode et présente les caractères de la granulose. A mesure que la spore se forme, cette granulose disparaît, consommée peu à peu en même temps que le protoplasma de la cellule. Comme l'amidon en grains, elle joue le rôle d'une réserve nutritive.

5. Les corps gras.

Parmi les substances ternaires issues de l'activité du protoplasma et qui prennent forme dans sa masse, les plus importantes et les plus répandues, après l'amidon, sont celles qui appartiennent à la série des corps gras. Les corps gras s'accumulent parfois en énorme quantité dans les cellules, jusqu'à former la moitié et même les deux tiers de leur poids. Ils sont tantôt solides à la température ordinaire, tantôt et le plus fréquemment liquides. Solides, ils peuvent se présenter dans le protoplasma sous forme de cristaux en aiguilles (fig. 529. A) (graine de *Bertholletia*) : mais le plus souvent ce sont de petits granules irréguliers, réunis en masses amorphes de consistance plus ou moins molle qu'on appelle, suivant les cas, du *suif* (graine de *Stillingia sebifera*), du *beurre* (fruit de *Peckea butyrosa*), ou de la *cire* (graines de *Rhus succedaneum*). Liquides, ils forment, dans la masse protoplasmique ou dans les corps chlorophylliens, des gouttelettes plus ou moins volumineuses qu'on appelle de l'*huile grasse* ou simplement de l'*huile* (graines oléagineuses). Jamais ils ne pénètrent dans les grains d'aleurone.

Propriétés physiques des corps gras. — S'ils sont solides à la température ordinaire, les corps gras fondent le plus souvent au-dessous de 50°; ainsi le beurre de coco (*Cocos nucifera*) entre en fusion vers 26°, celui de cacao (*Theobroma Cacao*) vers 50°, celui de muscade (*Myristica fragrans*) vers 46°, celui de *Rhus succedaneum*, improprement appelé *cire du Japon*, le plus résistant de tous, seulement vers 52°. S'ils sont liquides à la température ordinaire, ils se solidifient souvent à des températures peu inférieures à 0°; ainsi l'huile d'olive (*Olea europæa*) est congelée déjà à 0°, l'huile d'Arachide (*Arachis hypogæa*) vers — 5°, l'huile de Colza (*Brassica campestris*, var. *oleifera*) vers — 6°, tandis que l'huile de Lin (*Linum usitatissimum*) ne se congèle qu'à — 20°. Ce que nous appelons du *suif* ou du *beurre* dans nos climats est donc souvent de l'huile dans les contrées tropicales, et ce qui est de l'huile chez nous s'appelle souvent du *suif* ou du *beurre* dans les régions septentrionales.

On extrait les corps gras des tissus qui les renferment, s'ils sont liquides, directement par la pression, s'ils sont solides, par la pression aidée de la chaleur qui les rend d'abord liquides.

Les corps gras sont toujours très réfringents et plus légers que l'eau. Le plus lourd des beurres, celui de *Rhus succedaneum*, a pour densité 0,97; le plus léger, celui de cacao, 0,90. La plus pesante des huiles, celle de Ricin, a pour densité 0,98; la plus légère, celle de Colza, 0,91.

Les corps gras sont tous insolubles dans l'eau, peu solubles dans l'alcool froid (à l'exception de l'huile de Ricin), solubles dans l'alcool chaud, l'éther, la benzine, le sulfure de carbone, l'esprit de bois, l'acétone et les huiles essentielles. Ils laissent sur le papier une tache durable.

Ils sont quelquefois du blanc le plus pur (beurre de coco) ou incolores (huile d'olive), mais le plus souvent colorés en jaune ou en jaune verdâtre, parfois en orangé (huile de palme) ou en rouge (graine d'*Astrocaryum*).

L'huile tient en dissolution de l'oxygène et de l'azote à peu près dans les proportions où ces deux gaz se trouvent mélangés dans l'atmosphère. Elle doit à cette propriété de pouvoir entretenir la vie et le développement de divers Champignons inférieurs (*Saccharomyces olei*, *Penicillium glaucum*, etc.), capables de lui enlever l'oxygène qu'elle renferme, ce que ne peuvent faire les végétaux supérieurs (1).

Composition et propriétés chimiques des corps gras. — Les corps gras sont des éthers de la glycérine, c'est-à-dire des combinaisons neutres de glycérine $C^3H^8O^6$ et d'un, deux ou trois équivalents d'un acide organique, le plus souvent de formule $C^{2n}H^{2n}O^4$, avec élimination de deux équivalents d'eau par équivalent d'acide combiné. Déjà fort nombreuses par elles-mêmes, ces combinaisons se mélangent en diverses proportions pour former les corps gras naturels, dont on comprend dès lors l'infinie variété.

Les plus répandus de ces éthers végétaux, qui contiennent en général trois équivalents d'acide, sont : la trimargarine ou tripalmitine, solide, formée de trois équivalents d'acide margarique ou palmitique $C^{52}H^{92}O^4$ et d'un équivalent de glycérine $C^3H^8O^6$ avec élimination de six équivalents d'eau : $C^55H^{100}O^8$; la tristéarine, solide aussi, formée de même avec l'acide stéarique : $C^57H^{104}O^8$; et enfin la trioléine, liquide, formée de même avec l'acide oléique : $C^58H^{106}O^8$. Quelques autres sont moins répandus, comme la triacétine : $C^59H^{110}O^8$, la trilaurine : $C^{56}H^{102}O^8$, la trimyristine : $C^{58}H^{104}O^8$ et la triarachine : $C^{60}H^{110}O^8$. Les huiles contiennent surtout de la trioléine, les beurres et les suifs renferment principalement de la trimargarine, de la tristéarine et autres principes solides.

Vers 220° sous l'influence de l'eau seule, à 100° en présence soit des alcalis ou des oxydes métalliques, soit des acides, tous les corps gras neutres se dédoublent en glycérine et en acide gras correspondant, avec fixation d'autant de fois deux équivalents d'eau qu'ils contenaient d'équivalents d'acide. Ainsi pour la tristéarine, par exemple, on a : $C^57H^{104}O^8 + 6H^2O = C^3H^8O^6 + C^{54}H^{96}O^4$. Le dédoublement par les alcalis libres ou carbonatés et par les oxydes métalliques

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la vie dans l'huile* (Bulletin de la Soc. botanique, XXVIII, p. 157, 1881; même recueil, séance du 25 novembre 1881).

(plomb, zinc, argent, etc.) porte spécialement le nom de *saponification* et l'on appelle *savon* le sel formé par la combinaison de l'acide gras avec la base ; avec les alcalis, la saponification est précédée par une *émulsion*, c'est-à-dire par un mélange très intime entre l'eau, l'alcali et le corps gras, et le savon est soluble ; avec les oxydes métalliques, cette émulsion n'a pas lieu et le savon est insoluble.

Exposés à l'air, les corps gras en absorbent peu à peu l'oxygène et s'altèrent, mais d'une manière bien différente suivant leur nature. Ainsi certaines huiles s'épaississent à l'air et se changent peu à peu en une masse transparente jaune, un peu élastique, ayant l'apparence d'un vernis ; on les dit *siccatives*. Elles doivent cette propriété à l'existence d'une oléine spéciale, la *linoléine*, correspondant à l'*acide linoléique* (huiles de Lin, de noix, de Chênevis, d'oilette et de Ricin). Les autres huiles, dites *non siccatives*, demeurent liquides en s'oxydant ; elles rancissent et dégagent de l'acide carbonique (huiles d'olives, d'amandes douces, de faines, de navette, de noisettes, etc.). Les beurres rancissent de la même manière.

Fonction diverse des matières grasses : élimination, réserve. — Suivant le temps et le lieu où ils se développent, les corps gras jouent un rôle très différent dans la vie de la plante. S'ils se forment dans l'enveloppe charnue d'un fruit à noyau pendant sa maturation, comme dans l'Olivier, l'*Elævis* et le *Peckea*, ou dans le tégument de la graine, comme dans le *Stillingia*, ils sont désormais sans utilité pour l'alimentation de la plante, ils ne subissent dans les cellules aucune transformation ultérieure, ils font partie des substances éliminées. De même pour les corpuscules huileux qui se forment dans la tige, les feuilles et les poils radicaux des Hépatiques. Il en est tout autrement si, comme c'est de beaucoup le cas le plus général, ils se forment et s'accumulent soit dans les organes de végétation, soit dans l'amande des graines, soit dans les spores et dans les œufs, au moment où ces divers organes passent de la vie manifestée à la vie latente. Ils constituent alors une réserve pour les développements ultérieurs et, au réveil de la végétation, ils se dissolvent peu à peu dans les cellules et disparaissent en se transformant.

Redissolution des corps gras de réserve dans la cellule vivante. — Le dédoublement en glycérine et acide gras avec fixation d'eau, que l'on a vu tout à l'heure s'opérer à température élevée sous l'influence de l'eau seule, ou bien à 100° sous l'influence des alcalis ou des acides étendus, s'accomplit aussi à de certaines époques dans la cellule vivante, mais à la température ordinaire et par un mécanisme différent.

A ce moment, par exemple pendant la germination des graines ou des spores oléagineuses, le protoplasma produit une substance azotée, neutre, soluble, qui a la propriété d'abord d'émulsionner les matières grasses, puis de les dédoubler avec fixation d'eau en glycérine et en acide gras correspondant, en un mot de les saponifier ; on y reviendra plus loin. Ainsi séparés, ces deux corps subissent bientôt des transformations ultérieures. Ils s'oxydent notamment et, par une série d'intermédiaires encore inconnus, ils donnent enfin naissance à divers hydrates de carbone et en particulier à des grains d'amidon.

C'est sans doute par le même mécanisme que les Champignons inférieurs qu'on cultive dans l'huile la saponifient. Ici l'agent de dédoublement traverse la membrane et étend progressivement son action à tout le liquide extérieur. La

glycérine ainsi produite est consommée en grande partie pour l'alimentation de la plante.

Nature et proportion des principales substances grasses végétales. — Terminons en indiquant brièvement la nature des corps gras neutres qui composent quelques uns des principaux mélanges naturels, et la quantité de ces mélanges que l'homme peut retirer des divers organes qui les produisent.

Les graisses d'élimination sont peu nombreuses. C'est le suif de Chine, qui forme une couche à la surface des graines du *Stillingia sebifera*, une Euphorbiacée, et dont les Chinois font des chandelles; il est surtout formé de palmitine. C'est le beurre du *Peckea butyrosa*, renfermé dans le péricarpe du fruit à noyau, jaune, fondant sous le doigt, avec lequel on assaisonne les légumes à la Guyane. C'est le beurre ou cire du Japon, contenu dans le péricarpe des fruits du *Rhus succedaneum* et dont le principe constituant paraît être la margarine. C'est le suif des fruits mûrs de *Cylicodaphne sebifera*, une Laurinée, qui est employé à Java, presque entièrement formé de trilaurine. C'est l'huile des fruits mûrs de l'Avocatier (*Persca gratissima*), une autre Laurinée, composée de 70 p. 100 d'oléine et de 50 p. 100 de margarine. C'est l'huile de palme, contenue dans le péricarpe du fruit à noyau d'un Palmier, l'*Elveis guineensis*; liquide dans les contrées tropicales, elle est solide chez nous et forme un beurre jaune-orangé qui se décolore en vieillissant; elle est composée d'oléine et de margarine. C'est enfin l'huile d'olives contenue dans le péricarpe des fruits à noyau de l'Olivier (*Olea europæa*): verdâtre quand elle est fraîche, elle devient bientôt d'un beau jaune d'or. Elle est surtout composée d'oléine dont elle renferme 75 p. 100; le reste est formé de margarine et d'arachine. On retire des olives 50 p. 100 de leur poids d'huile; un Olivier de taille moyenne donne chaque année 200 à 500 litres d'huile.

Les graisses de réserve sont beaucoup plus nombreuses et plus répandues; c'est surtout dans l'amande des graines, aussi bien dans l'albumen, quand il en existe un, que dans l'embryon, qu'elles se trouvent accumulées. Le beurre de muscade (*Myristica fragrans*), de couleur jaune brun, marbré de rouge, est composé de 90 p. 100 de trimyristine, avec un peu d'oléine et de butyrine. Le beurre d'Illipé (*Bassia longifolia*), d'un blanc verdâtre, est composé surtout de tristéarine avec un peu d'oléine. Le beurre de cacao (*Theobroma Cacao*), blanc avec une structure cristalline, est formé principalement d'une stéarine particulière, la *cacao-stéarine*, correspondant à l'acide *cacaostéarique*; la graine en renferme jusqu'à 56 p. 100. Le beurre de coco (*Cocos nucifera*), d'un blanc pur et d'aspect cristallin, contient au moins six corps gras différents parmi lesquels dominent la trilaurine, la trimyristine et la trimargarine. Les huiles contenues dans les graines: d'œillette (*Papaver somniferum*) pour 50 à 60 p. 100 de leur poids, de Lin (*Linum usitatissimum*) pour 20 à 50 p. 100, de Chênevis (*Cannabis sativa*) pour 25 p. 100, de noix (*Juglans regia*) pour 50 p. 100, de faines (*Fagus sylvatica*) pour 25 p. 100, toutes ces huiles sont siccatives et formées en presque totalité de linoléine. L'huile de Ricin (*Ricinus communis*), dont on retire 40 à 50 p. 100 du poids de la graine, siccative aussi, est presque entièrement constituée par une oléine particulière, qui se solidifie en absorbant l'oxygène comme la linoléine, mais qui est complètement soluble dans l'alcool à froid; c'est la *ricinoléine*, cor-

respondant à l'acide ricinoléique : $C^{56}H^{104}O^6$. Les huiles contenues dans les graines de Colza (*Brassica campestris*, var. *oleifera*) pour 66 p. 100 environ, dans les amandes douces (*Amygdalus communis*) pour 50 à 55 p. 100, dans les graines de Sésame (*Sesamum indicum*) pour 56 p. 100, dans les noixettes (*Corylus avellana*) pour 60 p. 100, toutes non siccatives, renferment jusqu'à 75 p. 100 d'oléine. L'huile d'Arachide (*Arachis hypogæa*), dont le rendement est de 45 à 50 p. 100, contient, outre l'oléine et le palmitine, deux corps gras particuliers, la triarachine et la trihypogéine.

6. Les corps essentiels et résineux.

Constitution générale de ces corps. — Les grains d'amidon et les corps gras sont des composés ternaires, mais les seconds renferment déjà beaucoup moins d'oxygène que les premiers. Dans certaines cellules spéciales, d'ailleurs extrêmement répandues dans les plantes, le protoplasma produit des composés binaires exclusivement formés de carbone et d'hydrogène, des carbures d'hydrogène, qui prennent forme dans sa masse. Ces carbures d'hydrogène se présentent quelquefois à l'état solide et en cristaux à la température ordinaire, dans les pétales des Roses, par exemple; mais ils sont généralement liquides, et se manifestent dans le protoplasma sous forme de petites gouttelettes très réfringentes, huileuses, volatiles et odorantes; on les appelle alors des *essences* ou des *huiles essentielles*. Ce sont eux qui donnent aux divers organes des plantes, et surtout aux fleurs et aux fruits, les parfums qu'ils exhalent. Quand les cellules qui les forment sont isolées, superposées en files, ou groupées en massifs arrondis, ces corps restent au lieu de formation; mais quand elles sont disposées en une assise autour d'une lacune intérieure allongée en canal, l'essence s'écoule par la face libre à travers la membrane et s'accumule peu à peu dans le canal.

Au fur et à mesure de leur production, ces carbures d'hydrogène fixent plus ou moins rapidement une certaine quantité d'oxygène ou d'eau et donnent naissance à un composé oxygéné doué de propriétés analogues, mais plus fixe, quelquefois solide à la température ordinaire comme le camphre, et qui reste dissous dans le carbure d'hydrogène. Une essence naturelle est donc en général un mélange de deux huiles volatiles, l'une sans oxygène, l'autre oxygénée. Mais l'oxydation ou l'hydratation peut ne pas se produire du tout; l'essence est alors tout entière formée de carbure d'hydrogène: telle est l'essence de citron. Ou bien elle peut porter rapidement sur la totalité du produit; l'essence est alors tout entière oxygénée: tel est le camphre, qui est et demeure solide jusqu'à 174°.

Une oxydation plus avancée donne naissance à des composés plus fixes et plus différents, tous solides à la température ordinaire, qu'on appelle des *résines*. La résine demeure dissoute dans l'essence tant qu'une notable partie de celle-ci a résisté à l'oxydation; l'ensemble est encore liquide et s'appelle une *oléorésine*. Si l'oxydation porte rapidement sur la totalité de l'essence, il se forme alors dans le protoplasma des grains et plus tard des masses solides qui sont de la *résine pure*. On observe naturellement tous les intermédiaires entre les carbures d'hydrogène les plus volatils et les résines les plus fixes.

Les essences s'accumulent parfois en proportion considérable dans les organes

des plantes, surtout dans les fleurs et les fruits. On les extrait par expression ou par distillation. Ainsi les fruits d'Anis donnent 25 à 70 p. 100 de leur poids d'essence, ceux de Cumin 9 p. 100, ceux de Fenouil 5 p. 100, etc.

Propriétés physiques des essences. — Les essences sont en général des liquides volatils et odorants; leur point d'ébullition varie entre 140° et 250°. Elles sont très peu solubles dans l'eau, assez cependant pour donner leur arôme à l'eau distillée qui les touche. Elles sont solubles dans l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone et les huiles grasses. Elles se distinguent tout d'abord des huiles grasses par leur volatilité, ainsi que par leur solubilité dans l'alcool froid et dans l'essence de térébenthine. La tache qu'elles laissent sur le papier disparaît bientôt. Elles sont ordinairement plus légères que l'eau, et leur densité varie entre 0,74 et 0,99; quelques-unes, comme les essences de cannelle et de girofle, sont plus lourdes que l'eau. Tantôt elles sont incolores, tantôt colorées en jaune, en brun, ou même en bleu ou en vert. Elles dévient d'ordinaire avec plus ou moins d'intensité le plan de polarisation de la lumière, les unes vers la droite, les autres vers la gauche; quelques-unes, comme celle d'anis et de cannelle, sont inactives.

Composition et propriétés chimiques des essences. — Les essences sont, comme on l'a vu, principalement formées de carbures d'hydrogène, qui en sont la partie fondamentale et primitive. Ces carbures forment plusieurs classes de nombreux isomères ou polymères. La classe la plus répandue a la composition exprimée par la formule C^9H^{16} (Conifères, Aurantiacées, Myrtacées, etc.). D'autres renferment moins d'hydrogène: $C^{10}H^{18}$ (essence de Cumin); d'autres en contiennent davantage: $C^{10}H^{18}$ ou $C^{10}H^{20}$ (essence de rose). Souvent la même essence renferme plusieurs isomères ou polymères mélangés en diverses proportions.

À l'air, les essences s'oxydent facilement et se transforment peu à peu en résines. L'essence de térébenthine est, de toutes, celle qui absorbe ainsi le plus d'oxygène. L'iode agit énergiquement sur elles et sa réaction est assez violente pour être explosive; il se produit beaucoup de chaleur et il se forme, suivant les cas, des vapeurs violettes ou jaunes.

Les essences oxygénées dérivent des carbures d'hydrogène, soit par hydratation, par exemple par fixation de 2 équivalents d'eau, soit par oxydation ou par substitution. Ainsi les carbures $C^{10}H^{16}$ donnent les essences oxygénées $C^{10}H^{18}O^2$ (camphre de Bornéo du *Dryobalanops Camphora*); les carbures $C^{10}H^{14}$ donnent les essences $C^{10}H^{16}O^2$ (camphre du Japon du *Laurus Camphora*); les carbures $C^{10}H^{18}$ donnent les essences $C^{10}H^{20}O^2$ (essence de Rue, camphre de Menthe). Les essences oxygénées sont moins volatiles que les carbures d'hydrogène; certaines sont même solides à la température ordinaire, comme le camphre.

Les essences sont le plus souvent neutres, quelques unes cependant ont une réaction acide (essences de Menthe et de Marjolaine).

Parfois le carbure d'hydrogène, au lieu de se combiner avec de l'oxygène ou de l'eau, se combine à une certaine quantité de soufre et donne ainsi une huile essentielle sulfurée. On en voit un exemple dans les *Allium*, où l'essence a pour composition C^6H^8S .

Propriétés des résines. — Les résines sont des corps solides plus ou moins

colorés, le plus souvent durs et cassants, parfois cristallisés, insolubles dans l'eau, solubles en tout ou en partie dans l'alcool, l'éther, les essences. Elles fondent à une température peu élevée, mais ne sont pas volatiles. Une résine naturelle est souvent un mélange de plusieurs résines de composition et de propriétés différentes. On les obtient, soit directement par incision, soit par distillation des oléorésines.

Au point de vue chimique, les résines sont mal connues; elles dérivent des carbures d'hydrogène et des essences oxygénées par hydratation ou oxydation. Elles sont en général neutres. Quelques-unes cependant se comportent comme des acides faibles et par leur combinaison avec les alcalis donnent des savons insolubles, dits *savons de résines*. Certaines d'entre elles doivent leur acidité à l'acide benzoïque $C^7H^6O^2$ et à l'acide cinnamique $C^9H^8O^2$ qu'elles renferment; telles sont la résine du *Styrax Benzoin* (benjoin), celle du *Styrax officinale* (storax), l'oléorésine du *Myroxylon toluiferum* (baume de Tolu).

Caoutchouc. — Un autre carbure d'hydrogène, assez fréquemment répandu dans les plantes, se distingue des huiles essentielles par des propriétés bien différentes. Il se présente dans le protoplasma de certaines cellules spéciales en petits globules solides, qui y demeurent en suspension et donnent au contenu un aspect laiteux. En laissant reposer ce suc laiteux étendu d'eau, tous ces globules surnagent et s'unissent en une masse amorphe, élastique, le *caoutchouc*, l'une des substances les plus précieuses assurément que le règne végétal ait offertes à l'industrie humaine. On l'obtient aussi en laissant le suc laiteux se dessécher à l'air. Le caoutchouc est soluble dans le sulfure de carbone, la benzine et le chloroforme. Sa composition est exprimée par la formule $C^{10}H^8$. Le caoutchouc de l'Inde provient surtout du *Ficus elastica*, celui d'Amérique surtout du *Siphonia elastica*.

Les Sapotées produisent une substance toute semblable au caoutchouc, mais plus lourde que l'eau : c'est la *gutta-percha*, qui vient de Bornéo, Sumatra et qui est extraite de l'*Isonandra gutta*; c'est aussi la *balata*, de couleur rouge, plus élastique que la gutta-percha, qui vient de la Guyane et qui est extraite du *Mimusops Balata*.

Rôle physiologique des carbures d'hydrogène et de leurs dérivés. — Les carbures d'hydrogène et leurs dérivés : essences oxygénées ou sulfurées, oléorésines et résines, issus de l'activité du protoplasma dans certaines cellules spéciales, ne paraissent pas réemployés plus tard dans la vie de la plante. Ce sont des produits d'élimination, non des matériaux de réserve. L'homme, en revanche, les utilise dans les arts, l'industrie et la médecine.

7. Les corps minéraux.

Outre les composés précédents (quaternaires, ternaires ou binaires) où dominent le carbone et l'hydrogène, le protoplasma sépare très fréquemment dans sa masse, sous une forme déterminée, des combinaisons minérales diverses et parfois même des corps simples. Ces substances minérales sont souvent cristallisées, quelquefois amorphes.

Corps minéraux cristallisés (1). Cristaux d'oxalate de chaux. — Dans certaines cellules, très répandues dans les divers organes des végétaux, le protoplasma produit de l'acide oxalique; celui-ci, au contact des sels solubles de chaux qui se trouvent dans tout le corps de la plante, forme de l'oxalate de chaux, qui se dépose sur place en cristaux plus ou moins volumineux (fig. 540). Ces cristaux peuvent se produire dans des cellules ordinaires, par exemple dans des cellules à chlorophylle, mais le plus souvent ils naissent dans des cellules spéciales, qui diffèrent par leur forme et par leur dimension de toutes les cellules d'alentour; ce sont des cellules oxaligènes.

Suivant les conditions de milieu où il prend naissance, l'oxalate de chaux contient, soit deux, soit six équivalents d'eau et cristallise dans deux systèmes différents : avec 2 équivalents d'eau, $2\text{CaO}, \text{C}^4\text{O}^6 + 2\text{H}_2\text{O}$, dans le système du prisme rhomboïdal oblique; avec 6 équivalents d'eau, $2\text{CaO}, \text{C}^4\text{O}^6 + 6\text{H}_2\text{O}$, dans le système du prisme droit à base carrée. Quand il se forme dans une cellule remplie d'un liquide gommeux, il ne prend que deux équivalents d'eau et cristallise soit en gros prismes purs ou tronqués (fig. 540, *e* et *f*), soit en longues aiguilles. Celles-ci sont parfois de grande dimension et solitaires dans la cellule, qui se moule sur le cristal et paraît transpercée par lui (feuille des *Pontederia*); mais le plus souvent elles sont très fines et associées en grand nombre parallèlement côte à côte en forme de paquet; on les appelle alors des *raphides* (fig. 540, *g*, *h*).

Quand il prend naissance dans une cellule où le suc cellulaire n'est pas épaissi par de la gomme, le sel prend six équivalents d'eau et se dépose, soit en cristaux isolés et complets : prismes, octaèdres, ou prismes avec les pointements de l'octaèdre, dont il y a ordinairement un seul par cellule (fig. 540, *a*, *b*, *c*, *d*), soit en cristaux incomplets groupés en rayonnant autour d'un centre de manière à former des mâcles arrondies ou des sphéro-cristaux (fig. 540, *a* et *i*). En faisant cristalliser l'oxalate de chaux en dehors de l'organisme soit dans un liquide épais, soit dans une liqueur fluide, on reproduit artificiellement ces deux hydrates avec leurs formes caractéristiques.

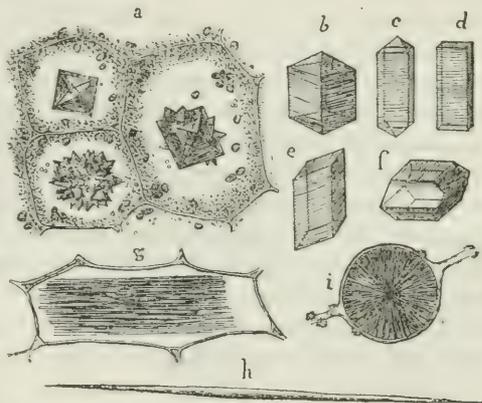


Fig. 540. — Principales formes des cristaux d'oxalate de chaux. *a*, trois cellules du pétiole de la feuille du *Begonia manicata* avec cristaux du système quadratique, contenant, l'une un octaèdre simple, l'autre un octaèdre recouvert de plusieurs petits octaèdres, la troisième une mâcle radiée. — *b*, combinaison du prisme à base carrée avec l'octaèdre, de la feuille du *Tradescantia discolor*. — *c* et *d*, prisme avec octaèdre et prisme pur, de la feuille de l'*Allium Cepa*. — *e*, prisme rhomboïdal oblique de la tige du Marronnier. — *f*, le même avec tronçatures sur les arêtes aiguës, du pétiole du *Cycas revoluta*. — *g*, une cellule avec un paquet de raphides, du *Lemma trisulca*. — *h*, une raphide isolée, plus fortement grossie. — *i*, sphéro-cristal dans une cellule renflée du thalle du *Phallus caninus* (d'après Kny).

(1) Sanio : Monatsberichte der Berliner Akademie, 1857, p. 254. — Holzner : *Ueber Krystalle in der Pflanzenzellen* (Flora, 1864 et 1867). — Hilgers : *Jahrbücher für wiss. Bot.*, VI, 1868. — Vesque : *Ann. des sc. nat.*, 5^e série, XIX, 1874.

Ces cristaux se forment tantôt dans le protoplasma général, tantôt dans des leucites spéciaux, cristalligènes, qui peuvent être des chromoleucites. Ainsi dans les cellules de la feuille du *Lepanthes cochlearifolia*, on trouve des leucites roses qui produisent chacun un groupe de cristaux radiés, puis disparaissent. Nés dans le protoplasma général, ils peuvent aussi se trouver plus tard inclus dans des leucites. Nous avons vu, en effet, que les cristaux d'oxalate de chaux, simples ou nucléés, libres au moment où ils se forment dans les cellules des graines en voie de maturation, sont bientôt enfermés dans les grains d'aleurone. Ils peuvent même, comme dans la Vigne, être d'abord enclavés dans un globoïde, lequel à son tour est enveloppé par la substance albuminoïde du leucite. Dans tous les cas, ils retiennent autour d'eux une fine pellicule protoplasmique, qui subsiste après leur dissolution dans un acide; les groupes radiés ont aussi au centre un petit noyau protoplasmique.

Une fois formés, les cristaux d'oxalate de chaux ne se redissolvent pas; ils vont donc s'accumulant sans cesse dans le corps de la plante et peuvent y atteindre une proportion considérable. Ainsi les vieilles tiges de Cactées en renferment jusqu'à 85 p. 100 du poids de leur matière sèche. L'acide oxalique, comme les carbures d'hydrogène étudiés plus haut, est donc un produit d'élimination: la formation des cristaux a évidemment pour rôle de le neutraliser et de l'immobiliser au fur et à mesure de sa production, pour l'empêcher de nuire aux cellules d'alentour ou aux parties voisines de la même cellule.

Cristaux de carbonate de chaux. — Il se fait aussi dans le protoplasma, mais beaucoup plus rarement, du carbonate de chaux qui s'y dépose soit en très fins granules dont la nature cristalline n'apparaît que dans la lumière polarisée (plasmodes des Myxomycètes), soit en petits cristaux isolés (Cycadées, Cactées, bulbes d'Ail, écorce de Chêne-liège, etc.). L'acide acétique dissout ces cristaux en dégageant des bulles d'acide carbonique; il n'attaque pas ceux d'oxalate de chaux. Ces derniers sont dissous par les acides forts, par l'acide chlorhydrique par exemple, mais sans dégagement de gaz. Il est donc toujours facile de distinguer l'un de l'autre ces deux sels calcaires.

Cristaux de sulfate et de phosphate de chaux. — Le sulfate de chaux se rencontre à l'état de cristaux dans un certain nombre de plantes; dans les Musacées et les Scitaminées, par exemple, dans l'écorce du Saule et du Bouleau, dans les racines d'Aconit, de Bryone, de Rhubarbe, dans le thalle du *Fucus vesiculosus*.

Des cristaux de phosphate de chaux ont été observés dans quelques plantes, notamment dans le bois de la tige du *Tectona grandis*.

Cristaux de soufre. — Du soufre se trouve parfois mis en liberté et se dépose sous forme cristalline dans le protoplasma. Ces cristaux, le plus souvent incomplets, se dissolvent dans le sulfure de carbone. Il en est ainsi dans les Oscillariées blanches qui forment le genre *Beggiatoa*, dans certains *Bacillus*, etc. Ce soufre se redissout plus tard dans la cellule; il paraît constituer une réserve pour le développement ultérieur.

Corps minéraux amorphes. — Certaines substances minérales se déposent parfois dans le protoplasma sous forme de concrétions ou de nodules amorphes: telle est la silice, tels sont aussi les corps déjà signalés plus haut sous le nom de globoïdes.

Silice. — Dans les divers organes de la plupart des Orchidées exotiques (*Pholidotus*, *Stanhopea*, etc.), des Palmiers, des Marantacées, des Bambous, on voit se former de très bonne heure, dans le protoplasma de certaines cellules spéciales, des masses arrondies, plus ou moins mamelonnées, qui en remplissent peu à peu presque toute la cavité, et qui sont formées de silice pure (1). Les mêmes concrétions se retrouvent dans les feuilles d'une Diosmée, le *Galipea macrophylla*.

Globoïdes: glycérophosphate (?) de magnésic et de chaux. — Les globoïdes sont des corps généralement arrondis ou mamelonnés, dont la dimension dépasse rarement 0^{mm},005, mais peut descendre au-dessous de toute grandeur mesurable. On ne les a rencontrés jusqu'ici que comme enclaves dans les leucites de réserve, et nous avons signalé plus haut leur présence fréquente dans les grains d'aleurone (p. 497 et suiv., fig. 526, 527, 528, 529 et 550). Quand ils sont très petits, chaque grain d'aleurone en renferme un grand nombre (*Lupinus*, *Delphinium*); quand ils sont gros, chaque grain n'en contient qu'un seul. C'est la Vigne qui possède les plus grands de tous.

Insolubles dans l'eau, dans l'alcool, dans la potasse étendue, ils se dissolvent au contraire dans tous les acides minéraux étendus, ainsi que dans les acides acétique, oxalique et tartrique. Quand on les traite par une solution ammoniacale de phosphate d'ammoniaque, on les voit disparaître et à leur place se former les cristaux caractéristiques du phosphate ammoniaco-magnésien. Ils renferment donc de la magnésie. Si au lieu de phosphate d'ammoniaque on fait agir sur eux de l'oxalate d'ammoniaque, ils disparaissent encore et il se forme à leur place des cristaux d'oxalate de chaux. Ils contiennent donc aussi de la chaux. Si, après les avoir incinérés sur le porte-objet, on ajoute une goutte d'une solution ammoniacale de chlorhydrate d'ammoniaque, on voit se produire des cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien. Ils renferment donc encore de l'acide phosphorique, et comme l'incinération est nécessaire pour amener ce résultat, on en conclut que l'acide phosphorique n'y est pas libre, mais copulé avec un acide organique que la chaleur a détruit, acide dont la nature est encore mal déterminée, mais qui paraît être l'acide glycérique ou l'acide saccharique. On arrive donc en définitive à cette conclusion que la substance des globoïdes est un phosphate copulé (glycérophosphate, ou saccharophosphate) de magnésie et de chaux, où la magnésie prédomine fortement sur la chaux.

§ 2

Le suc cellulaire et les substances dissoutes.

Sous la dénomination de *suc cellulaire* on comprend, non pas le liquide qui imbibé les diverses parties constitutives de la cellule: le protoplasma et ses dérivés, le noyau, la membrane, mais uniquement et exclusivement le liquide libre qui remplit ces solutions de continuité du corps protoplasmique que l'on

(1) Rosanoff: *Botanische Zeitung*, 1871, p. 741.

appelle des *vacuoles*. Ce liquide des vacuoles est la source où le protoplasma puise l'eau et les substances solubles venues du dehors dont il a besoin pour s'accroître et pour entretenir son activité; il est aussi le réservoir où le protoplasma déverse et accumule les diverses matières solubles qui sont les produits de son activité. Tandis que la réaction du protoplasma est ordinairement neutre ou légèrement alcaline, celle du suc cellulaire est généralement acide.

Nous étudierons d'abord le suc cellulaire dans ses relations avec les autres parties de la cellule, puis nous passerons en revue les principales substances qu'il tient ordinairement en dissolution.

1. Le suc cellulaire.

Origine et mode de formation du suc cellulaire. — Il arrive souvent qu'au moment même de la formation de la cellule, le protoplasma se trouve déjà creusé de cavités pleines de liquide et pourvu, par conséquent, d'un suc plus ou moins développé. L'origine du suc cellulaire est alors antérieure à celle de la cellule, et pour la saisir il faut remonter assez loin dans le passé.

Mais plus fréquemment on voit, dans la jeune cellule, le protoplasma former une masse pleine et continue (fig. 509, A). C'est plus tard seulement, quand la

cellule grandit, que le suc y fait son apparition. Ce sont d'abord de fines gouttelettes d'eau qui se séparent çà et là de la masse et qui vont grandissant peu à peu et inégalement (fig. 509, B et C). Elles deviennent parfois assez nombreuses et assez rapprochées pour rendre le protoplasma écumeux (fig. 541, A). Puis elles se fondent les unes dans les autres en une cavité unique et cette fusion peut avoir lieu de trois manières différentes. Ou bien la cavité sépare le protoplasma en deux couches appliquées, l'une contre la membrane à la périphérie, l'autre contre le noyau au centre, et elle est traversée par des bandelettes protoplasmiques tendues de l'une à l'autre couche (fig. 509, E). Ou bien elle occupe toute la région centrale de la cellule et le protoplasma forme autour d'elle un revêtement pariétal qui loge le noyau dans son épaisseur (fig. 509, D, fig. 516). Ou bien enfin les vacuoles se réunissent de manière à isoler un cer-

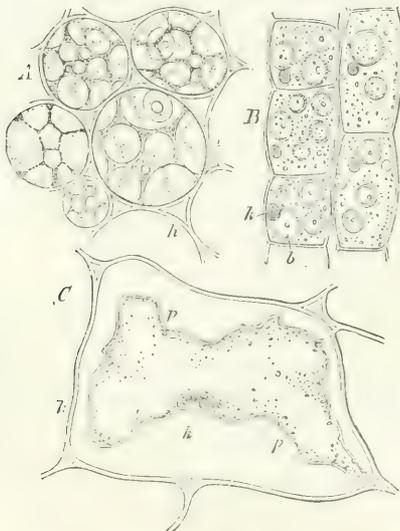


Fig. 541. — Divers aspects du suc cellulaire. A et B, du *Zea Mais*: A, vacuoles rapprochées rendant le protoplasma écumeux; B, vésicules libres, contenant chacune une grande vacuole. C, cellule d'un tubercule d'*Helianthus tuberosus*: le protoplasma p, contracté par l'alcool, a expulsé entre sa couche périphérique et la membrane une grande partie de son suc cellulaire (Sachs).

tain nombre de portions sphériques du protoplasma qui nagent librement dans la cavité commune. Ces portions renferment souvent au centre une vacuole, contiennent quelquefois des grains d'amidon, des grains de chlorophylle ou

d'autres enclaves, et simulent ainsi autant de petites cellules dans la grande. On les appelle souvent des *vésicules de suc* (fig. 541, B). Elles sont fréquentes dans la chair des fruits et dans les tissus mucilagineux.

Plus tard, quand la couche protoplasmique pariétale s'amincit peu à peu et finalement disparaît en même temps que le noyau, le suc cellulaire arrive à toucher de toutes parts la membrane et à remplir tout le volume qu'elle circonscrit. La cellule se trouve ainsi réduite à deux éléments : une membrane, et un liquide clair qui tient en suspension les substances insolubles produites par le protoplasma et demeurées sans emploi : cristaux divers, gouttes d'huile, etc. Mais alors elle est morte. Ce liquide clair des cellules mortes n'est plus le *suc cellulaire* et doit en être distingué avec soin. Nous le nommerons le *liquide cellulaire*. Il constitue une provision d'eau pour les cellules vivantes d'alentour ; s'il renferme en dissolution des produits utilisables, il pourra même contribuer à les nourrir.

Disparition du suc cellulaire. — Une fois introduit dans le protoplasma de la cellule, le suc cellulaire peut, sous diverses influences, en disparaître peu à peu, soit que les vacuoles qu'il occupe se combent, soit que le protoplasma l'expulse en se contractant.

Ainsi, sous l'influence d'une nutrition abondante, on voit souvent un corps protoplasmique creusé de larges vacuoles, les rétrécir peu à peu, puis les effacer, les combler complètement et redevenir homogène et plein. C'est ce qu'il est facile d'observer dans la Levûre de bière et dans un grand nombre de Champignons.

Ainsi encore, on voit, à certains moments, un corps protoplasmique creusé de vacuoles se contracter, se détacher de la membrane et venir, en expulsant tout le suc qu'il enfermait et qui s'accumule entre lui et la membrane, former au centre de la cellule une masse pleine et homogène. Ce phénomène s'observe souvent chez les Algues, dans la phase préparatoire à la formation des spores et des œufs. On peut le produire artificiellement partout en immergeant les cellules dans une solution saline ou sucrée (fig. 541, C). Si l'on vient ensuite, après les avoir lavées, à les plonger dans l'eau, le suc cellulaire expulsé fait retour au protoplasma, qui se dilate peu à peu et vient appliquer de nouveau sa surface contre la membrane ; l'ordre de choses primitif se trouve ainsi rétabli et la cellule continue de vivre comme auparavant.

Vacuoles pulsatiles. — Cette apparition et cette disparition du suc cellulaire se succèdent dans certains cas et se reproduisent périodiquement à de courts intervalles. Il en est ainsi dans un assez grand nombre de plantes inférieures et dans leurs cellules reproductrices (Volvocinées, Desmidiées, Palmellacées, Péronosporées, Myxomycètes, etc.).

En un point déterminé du corps protoplasmique on voit poindre, à un moment donné, une petite vacuole qui va grandissant peu à peu, atteint un certain maximum, puis tout à coup s'évanouit (fig. 515, E, v). Après un certain temps reparait, au même point, une nouvelle vacuole qui grossit peu à peu, acquiert la même taille que la première, puis brusquement disparaît à son tour. De là des pulsations rythmiques, qui se succèdent indéfiniment de la même manière.

L'intervalle entre deux pulsations, compté entre deux disparitions successives,

demeure constant pour la même vacuole, au moins pendant plusieurs heures de suite; mais d'une cellule à l'autre, dans la même espèce, il varie du simple au triple. C'est dans les Volvocinées que les pulsations sont le plus rapides; dans le *Gonium pectorale*, par exemple, elles se succèdent de dix en dix secondes. C'est dans les Myxomycètes et les Desmidiées qu'elles sont le plus lentes. Quand il y a deux ou trois vacuoles pulsatiles dans la même cellule, comme c'est le cas pour le *Gonium pectorale*, on observe une alternance régulière dans leurs éclipses et leurs apparitions.

La pulsation se réduit quelquefois à un brusque et périodique changement de volume de la vacuole. Sans s'évanouir jamais, celle-ci se contracte tout à coup, puis reprend peu à peu son volume primitif, pour se retrécir de nouveau brusquement. Il en est ainsi aux extrémités des cellules des *Desmidium* et *Docidium*, où la vacuole pulsatile contient de petits cristaux dans un mouvement de trépidation continu.

Ce phénomène s'explique par un changement périodique dans la faculté d'imbibition du protoplasma. Quand cette faculté d'imbibition diminue, une partie de l'eau d'abord uniformément répandue dans la masse s'en sépare, forme une gouttelette sphérique ou vacuole, et tant que dure cette diminution, la vacuole va grossissant. Quand la faculté d'imbibition augmente, le protoplasma absorbe la gouttelette et la répand de nouveau dans sa masse. Cette diminution et cette augmentation se succèdent périodiquement, mais tandis que la diminution est lente et tend progressivement vers un maximum, l'augmentation est instantanée. La vacuole grandit donc lentement, puis tout-à-coup s'amoindrit ou s'efface.

Cellules dépourvues de suc cellulaire. — Le suc cellulaire manque bien rarement aux cellules développées. Pour en trouver qui à tout âge en soient dépourvues, il faut descendre jusque dans les Thallophytes inférieurs: mais là ce caractère se retrouve dans de vastes groupes. Les Oscillariées, par exemple, et les Bactériacées ont presque toujours leur corps protoplasmique plein; chez les Myxomycètes le suc cellulaire ne trouve dans les vacuoles pulsatiles qu'une manifestation bien faible et bien éphémère. Dans les Bactéries, après que chaque cellule a formé une spore et que le reste du protoplasma a disparu, on voit tout l'intervalle entre la spore et la membrane occupé par un liquide clair; mais, d'après la remarque faite plus haut, ce n'est pas là du suc, c'est seulement du liquide cellulaire.

Rôle du suc cellulaire. — Présent dans la grande majorité des cas, le suc cellulaire joue un rôle important et multiple dans la nutrition et la croissance de la cellule. Il est l'agent général de la dissolution et du transport des matières nutritives. Sa réaction acide favorise son pouvoir dissolvant. Au protoplasma et aux divers corps solides qui en dérivent directement (leucites) ou indirectement (grains d'amidon, cristaux), au noyau, à la membrane, il fournit l'eau d'organisation nécessaire à leur formation et à leur croissance. C'est en lui que les divers composés issus de l'activité du protoplasma puisent les éléments de l'eau qui entrent souvent dans leur formule chimique. Enfin et surtout, il joue un rôle mécanique important. En y affluant, il exerce de dedans en dehors sur le protoplasma, et par suite sur la membrane, une pression croissante qui peut atteindre comme on le verra plus loin plusieurs atmosphères. Cette pression distend le

protoplasma et la membrane jusqu'à ce que la résistance élastique de celle-ci lui fasse équilibre. La tension entre le contenu et la membrane est ce qu'on nomme la *turgescence* de la cellule; tout ce qui augmente le volume du suc cellulaire accroît la turgescence de la cellule; tout ce qui le diminue l'affaiblit.

2. Substances dissoutes dans le suc cellulaire.

Le suc cellulaire, dont la réaction est presque toujours acide, tient en dissolution un grand nombre de substances, les unes amenées du dehors avec l'eau absorbée, les autres venues du dedans et produites par l'activité chimique du protoplasma. Nous n'examinerons ici que ces dernières, en nous bornant, comme nous l'avons fait pour les dérivés inclus dans le protoplasma, aux plus généralement répandues, que nous rangerons par ordre de complication décroissante : d'abord les substances quaternaires, azotées, puis les corps ternaires, non azotés, enfin les sels minéraux.

Diastases. — Le suc cellulaire tient souvent en dissolution diverses substances azotées neutres, précipitables par l'alcool, douées de la propriété générale de dédoubler, en les hydratant, certaines matières complexes et de les transformer ainsi en composés plus simples. En même temps, si ces matières étaient insolubles, elles les rendent solubles sous leur nouvelle forme. De plus, il suffit d'une très petite quantité de ces substances pour transformer une très grande quantité des matières qu'elles attaquent.

L'une d'elles attaque les grains d'amidon dans un milieu légèrement acide et les dissout en les dédoublant, comme il a été dit plus haut, en dextrine et maltose ; c'est la *diastase*, le plus anciennement et le mieux connu de tous ces corps, le plus répandu aussi, celui qui peut servir de type à tous les autres.

Une autre agit sur le sucre de canne, l'hydrate et le dédouble en glucose et lévulose, dont le mélange à poids égaux est souvent désigné sous le nom de *sucre interverti*; c'est l'*invertine*. On la rencontre dans les plantes les plus diverses, chez les Phanérogames, notamment dans les cellules des nectaires, aussi bien que chez les Champignons. Elle peut cependant, dans un même genre, se développer chez certaines espèces et manquer chez les autres. Elle existe par exemple chez certains *Saccharomyces* et notamment dans la Levûre de bière (*S. cerevisiæ*) où elle a été découverte, tandis que d'autres *Saccharomyces* (*S. apiculatus*, etc.) en sont dépourvus. On la rencontre dans le *Penicillium*; elle manque au *Mucor*.

Une autre attaque la matière albuminoïde insoluble, dans un milieu faiblement acide, l'hydrate, la dédouble et la transforme en une substance soluble appelée *peptone* : c'est la *pepsine*. Peu recherchée jusqu'ici dans les plantes, sa présence a été récemment constatée çà et là dans les végétaux les plus différents, notamment chez certaines Bactéries, dans le plasmode de certains Myxomycètes (*Fuligo septica*), dans certaines graines (Lin, Chanvre, Vesce), dans les poils glanduleux et le liquide qu'ils sécrètent chez les plantes dites carnivores (Dionée, Rossolis, Grassette), dans le latex du Figuier et du Papayer. Il existe sans doute autant de pepsines et de peptones différents que de matières albuminoïdes distinctes.

Une autre attaque la matière grasse, l'hydrate et la dédouble, comme il a été dit plus haut, en glycérine et acide gras correspondant, en un mot la saponifie ;

on peut la nommer *saponase*. Elle n'a pas encore été isolée. Elle paraît cependant très répandue; elle existe notamment dans certains *Saccharomyces* (*S. olei*) et dans plusieurs autres Champignons (*Penicillium*, *Chaetomium*, *Verticillium*, etc.), qui en se développant dans l'huile et en y émettant des gouttelettes de suc cellulaire, la saponifient plus ou moins rapidement.

D'autres ont une action plus limitée. Telle est l'*émulsine* que l'on rencontre chez un grand nombre d'Amygdalées: elle hydrate l'amygdaline que contiennent les graines de beaucoup de ces plantes et notamment les amandes amères, les feuilles du Laurier-cerise, les jeunes pousses de divers Pruniers et Sorbiers, et la dédouble en glucose, essence d'amandes amères et acide cyanhydrique; elle dédouble encore la salicine du Saule et du Peuplier en glucose et saligénine, l'esculine du Marronnier en glucose et esculetine, la coniférine des Conifères en glucose et alcool coniférylique, etc. Telle est aussi la *myrosine* contenue dans les graines de Moutarde; elle hydrate l'acide myronique du myronate de potasse renfermé dans les graines de Moutarde noire et le dédouble en glucose, essence de moutarde et acide sulfurique. Telle est encore la substance qui attaque certaines variétés de cellulose et dissout en les gonflant les membranes cellulaires qui en sont constituées; on peut la nommer *cellulosine*; elle n'a pas encore été isolée. On la rencontre surtout dans l'*Amylobacter*, mais elle existe aussi dans les Péronosporées et autres Champignons parasites, dans les tubes polliniques, etc.

Le suc cellulaire peut renfermer sans doute beaucoup d'autres principes analogues, jusqu'à présent inconnus, doués de cette propriété d'agir en petite quantité sur une masse considérable d'autres substances pour les hydrater et les dédoubler. On peut les réunir tous ensemble sous la dénomination générale caractéristique de *diastases*. Les diastases jouent, comme on le voit, un rôle des plus importants dans la chimie de la cellule. On ignore jusqu'ici leur composition chimique, ainsi que la manière dont elles dérivent des corps albuminoïdes dont elles sont voisines. Le mécanisme de leur action est encore bien peu connu. On peut s'en faire une idée en la comparant au rôle joué par l'acide sulfurique dans l'éthérification de l'alcool.

Peptones. — En même temps que la pepsine le suc cellulaire tient en dissolution les principes azotés qui résultent de l'action de cette substance sur les diverses matières albuminoïdes insolubles du protoplasma, c'est-à-dire les diverses peptones correspondantes. On les rencontre, par exemple, dans les plantules de Lupin en germination, mais on les a jusqu'ici très peu recherchées et très peu étudiées.

Amides. — La plupart des composés azotés en dissolution dans le suc cellulaire appartiennent à la grande classe des amides, et représentent par conséquent un degré beaucoup plus avancé dans cette hydratation et ce dédoublement des matières albuminoïdes dont les peptones sont le premier échelon.

Asparagine. — Le plus généralement répandu de ces corps, celui qui joue le rôle le plus important, est l'*asparagine*: $C_4H_8Az_2O_6$. On rencontre l'asparagine chez toutes les plantes, dans tous leurs organes et à toutes les époques de leur développement (1). Mais si la production en est constante, l'existence en est ordi-

(1) Borodin: Botanische Zeitung, 20 décembre 1878. — Il est particulièrement facile de la mettre en évidence dans le développement normal des pousses végétatives ou florales, chez les

nairement éphémère. Dans les circonstances normales de la végétation, aussitôt formée, elle se trouve, en effet, engagée de nouveau dans des combinaisons plus complexes. Elle ne s'accumule dans les cellules de manière à y être facilement mise en évidence que dans de certaines conditions. D'une façon générale, on peut dire que cette accumulation a lieu toutes les fois qu'un organe abondamment pourvu de matières albuminoïdes se développe sans renfermer et sans recevoir une quantité suffisante de substances ternaires. Cette condition générale se trouve assez fréquemment remplie dans la nature (jeunes pousses d'Asperge, plantules de Légumineuses, bourgeons s'allongeant en pousses sur une bouture, etc.). A tout moment d'ailleurs, il est facile de la réaliser pour un organe quelconque; il suffit de le détacher du végétal qui le porte et de le faire vivre à part pendant quelque temps aux dépens de ses réserves. Quand elle peut s'accumuler ainsi dans les tissus, l'asparagine y atteint souvent une proportion fort élevée: 50 p. 100 du poids de matière sèche, par exemple, dans les plantules de Lupon, après 12 jours de germination.

Même quand elle n'existe qu'en minime quantité dans le suc cellulaire, il est facile de mettre l'asparagine en évidence et de la caractériser. Il suffit de mouiller la coupe du tissu avec de l'alcool absolu, et de l'étudier au microscope après complète évaporation de l'alcool. Insoluble dans l'alcool, l'asparagine a été précipitée et s'est déposée sous forme de cristaux prismatiques, soit dans le tissu même, soit tout autour de la préparation. Ces cristaux, de dimension très inégale, mais souvent assez gros, appartiennent au prisme rhomboïdal droit: pour peu qu'ils ne soient pas trop petits, ils se reconnaissent facilement. Chauffés à 100°, ils perdent leur eau de cristallisation et se changent en autant de petites gouttelettes claires, homogènes, très réfringentes, ayant l'aspect de l'huile, mais facilement solubles dans l'eau. Vers 200°, ils se décomposent avec dégagement de gaz et laissent une gouttelette brune insoluble dans l'eau. Ces cristaux sont, naturellement, insolubles dans une dissolution saturée d'asparagine: ce liquide dissout, au contraire, comme fait l'eau pure, les autres corps cristallisés que l'alcool aurait pu enlever au suc cellulaire et précipiter en même temps que l'asparagine en s'évaporant. Si donc les corps précipités par l'action de l'alcool disparaissent tous dans ce liquide, c'est que le tissu ne renfermait pas d'asparagine. De là une méthode de recherche, qui peut s'appliquer à beaucoup d'autres cas.

Sous l'influence de l'eau seule à une température élevée, par l'ébullition avec les alcalis ou les acides étendus, l'asparagine absorbe deux équivalents d'eau et se dédouble en acide aspartique et en ammoniaque: $C^8H^8Az^2O^6 + 2H_2O = C^8H^8Az^2O^8 + AzH^3$. Cette hydratation et ce dédoublement ne paraissent pas s'opérer dans la cellule vivante; l'asparagine s'y accumule, en effet, sans se transformer jamais en acide aspartique.

L'asparagine provient, au moins dans un grand nombre de cas, de la décomposition, par une série de dédoublements, des matières albuminoïdes du protoplasma. On sait que, sous l'influence de l'acide sulfurique étendu, ou mieux par l'action de l'hydrate de baryte à une température élevée, les matières albumi-

Spiræa, Cratægus, Amelanchier, Ulmus, etc. On y réussit, avec un peu plus de difficulté, chez les *Larix, Lonicera, Syringa, Betula, Abies, Acer, etc.*

noïdes subissent une série d'hydratations et de dédoublements (1). Il se produit d'abord des *glucoprotéines*, amides diazotés, solubles dans l'eau, cristallisables, incolores, douées d'une saveur sucrée, et correspondant à la formule générale : $C^{2n}H^{2n}Az^{2n}O^3$, dans laquelle n varie de 12 à 7 suivant la nature de la matière albuminoïde étudiée. Plus tard les glucoprotéines elles-mêmes sont hydratées, dédoublées et donnent finalement, entre autres produits, de l'acide aspartique et de l'ammoniaque. Il est vraisemblable que cette dernière réaction comprend deux phases successives : dans la première, la glucoprotéine se dédouble en produits dont l'un est l'asparagine ; dans la seconde, l'asparagine subissant une nouvelle hydratation se dédouble à son tour, comme on l'a vu tout à l'heure, en acide aspartique et ammoniaque. Dans la cellule végétale, la même série de réactions semble s'opérer, mais par un mécanisme différent qui, à partir des peptones, est encore inconnu, mais repose sans doute sur la formation de diastases spéciales continuant l'action de la pepsine. Seulement le dédoublement va moins loin, les choses en restent à l'avant-dernière étape, et c'est l'asparagine qui est et demeure mise en liberté.

En présence de substances ternaires, d'hydrates de carbone par exemple, l'asparagine paraît s'y combiner aussitôt formée pour régénérer des principes albuminoïdes ; elle disparaît alors à mesure qu'elle se produit, et l'on ne peut que très difficilement en manifester l'existence. En l'absence de ces substances ternaires, elle va s'accumulant de plus en plus dans le suc cellulaire, dont il est facile de l'extraire en grande abondance. Si, plus tard, les matières ternaires sont amenées abondamment dans les cellules, comme cela a lieu pour les plantules de Légumineuses quand elles continuent à végéter à la lumière et qu'elles arrivent à fleurir et à fructifier, l'asparagine accumulée s'y combine peu à peu, régénère de nouvelles matières albuminoïdes, et enfin disparaît.

Glutamine. Leucine. Tyrosine. — Par l'action de l'hydrate de baryte à haute température, les matières albuminoïdes produisent, outre de l'acide aspartique et de l'ammoniaque correspondant à l'asparagine, de l'acide glutamique et de l'ammoniaque correspondant à la glutamine, de la leucine et de la tyrosine. Si donc, par un mécanisme différent, il est vrai, les substances albuminoïdes du protoplasma subissent dans la cellule vivante un dédoublement analogue, ce dont témoigne la production normale d'asparagine, on devra s'attendre à trouver aussi ces divers corps en dissolution dans le suc cellulaire. Et en effet, l'asparagine y est toujours accompagnée, en proportions variables suivant les cas, de glutamine, de leucine et de tyrosine.

La glutamine, $C^{16}H^{16}Az^2O^6$, est un corps de même constitution que l'asparagine, qui s'hydrate, comme elle, par l'ébullition avec l'acide sulfurique étendu et se dédouble en acide glutamique, $C^{16}H^{14}Az^2O^8$ et en ammoniaque. On la rencontre notamment en assez grande abondance dans les plantules de Courge, où elle forme 2 p. 100 de la substance sèche.

La leucine, $C^{12}H^{15}AzO^5$, cristallise dans l'alcool en lamelles nacrées onctueuses plus légères que l'eau. Elle se trouve en abondance avec l'asparagine dans les plantules de diverses Légumineuses, notamment de Vesce.

La tyrosine, $C^{18}H^{17}AzO^6$, est précipitée par l'alcool agissant sur une coupe du

(1) Notamment d'après les recherches de M. Schützenberger.

tissu, sous forme de fines aiguilles soyeuses isolées, ou groupées soit en pinceau, soit en étoile; cette forme les distingue aussitôt des cristaux d'asparagine qui se forment à côté d'eux dans les mêmes conditions.

Associées à l'asparagine, ces trois substances azotées ont la même origine et la même destinée. Elles s'accumulent comme elle dans les tissus quand les substances ternaires font défaut. En présence de celles-ci, elles disparaissent, au contraire, en s'y combinant pour régénérer les substances albuminoïdes du protoplasma. Ces quatre composés peuvent d'ailleurs aussi se mettre en réserve pour les développements ultérieurs. C'est ainsi que les racines de Betterave renferment de la glutamine, les tubercules de Pomme de terre et les amandes de l'asparagine.

Alcalis organiques. — Outre les amides, le suc cellulaire peut tenir en dissolution un grand nombre d'alcalis azotés, ordinairement quaternaires, doués souvent de propriétés actives qui les font utiliser en médecine. Les Papavéracées en renferment jusqu'à treize dont les plus importants sont la *morphine* $C^{54}H^{19}AzO^6$ et la *codéine* $C^{56}H^{21}AzO^6$. Les Quinquinas en contiennent quatorze autres dont les principaux sont la *quinine* $C^{80}H^{21}Az^2O^5$ et la *cinchonine* $C^{80}H^{23}Az^2O^2$. Les Solanées en produisent trois, parmi lesquels l'*atropine* $C^{51}H^{25}AzO^6$ et la *nicotine* $C^{20}H^{13}Az^2$, cette dernière remarquable parce qu'elle est dépourvue d'oxygène. Il faut y ajouter la *strychnine* des Strychnées $C^{12}H^{12}Az^2O^3$, la *conine* de la Ciguë $C^{16}H^{15}Az$, la *pipéridine* du Poivre $C^{20}H^{14}Az$, la *cafféine* du Café et du Thé $C^{16}H^{10}Az^2O^3$, la *théobromine* du Cacao $C^{18}H^{8}Az^2O^3$, la *bétaïne* ou *oxygévrine* de la Betterave et du *Lycium* $C^{12}H^{15}AzO^6$, et un très grand nombre d'autres.

Matières colorantes. — Le suc cellulaire de certaines cellules, qui abondent surtout dans les fleurs, tient en dissolution diverses matières colorantes azotées. La plus répandue est l'*anthocyanine*, qui est bleue si le suc cellulaire est alcalin, rouge s'il est acide. L'extrait aqueux des fleurs de Violette, par exemple, devient d'un rouge vif quand on l'acidifie; en le neutralisant avec précaution, puis ajoutant une trace d'alcali, on lui rend aussitôt sa couleur bleue violacée; un excès d'alcali le fait passer au vert. Les feuilles sont aussi quelquefois colorées en rouge par une substance dissoute, l'*érythrophyllé*.

Inuline (1). — Le suc cellulaire tient encore en dissolution un grand nombre de matières ternaires. Les plus généralement répandues sont l'inuline, la dextrine, les gommés, les sucres, les glucosides, les tannins et les acides végétaux. Nous allons les étudier séparément.

L'inuline est une substance ternaire de même composition que l'amidon, $(C^{12}H^{10}O^{10})^n$, mais déviant à gauche le plan de polarisation, d'où le nom de *lévuline* ou de *sinistrine* qu'on lui a donné quelquefois; son pouvoir rotatoire est -52° dans l'Aunée, -26° dans le Dahlia. On la rencontre en dissolution dans le suc cellulaire chez certaines Algues comme l'*Acetabularia*, chez certains Champignons du groupe des Lichens comme le *Ramalina*, chez certaines Ombellifères, Datiscées et Colchicacées, mais surtout chez un grand nombre de Composées, comme l'Aunée (*Inula Helenium*), le Dahlia, le Topinambour et chez certaines

(1) Sachs: Botanische Zeitung, 1864, p. 77. — Prantl: Das Inulin, Munich, 1870. — Dragendorff: Materialien zu einer Monographie des Inulins, Saint-Petersbourg, 1870. — Kraus: Botanische Zeitung, 1877, p. 529.

familles voisines des Composées, telles que les Campanulacées, Lobéliacées, Goodéniacées, Stylidiées, etc. Partout elle a le caractère d'une matière mise en réserve pour les développements ultérieurs. Les plantes qui la produisent contiennent parfois aussi du sucre, mais jamais d'amidon; dans leurs réservoirs nutritifs.

Dans le suc de ces plantes, obtenu par expression ou décoction, l'inuline se sépare spontanément après quelque temps, sous forme d'un précipité blanc finement granuleux (fig. 542, *F*). Redissoute dans l'eau, elle cristallise en formant ce qu'on appelle des sphéro-cristaux, c'est-à-dire des amas sphériques de prismes rayonnants (fig. 542, *A*).

Par la dessiccation ou par une rapide absorption d'eau provoquée par l'addition d'alcool absolu, l'inuline se dépose à l'intérieur des cellules sous forme de fins granules. Il suffit souvent d'immerger dans l'alcool absolu une tranche mince de l'organe étudié, pour voir l'inuline apparaître dans les cellules sous forme de petits sphéro-cristaux qui deviennent plus nets quand on ajoute de l'eau (fig. 542, *B*). On en obtient de beaucoup plus grands en plongeant pendant longtemps dans l'alcool ou dans la glycérine un plant

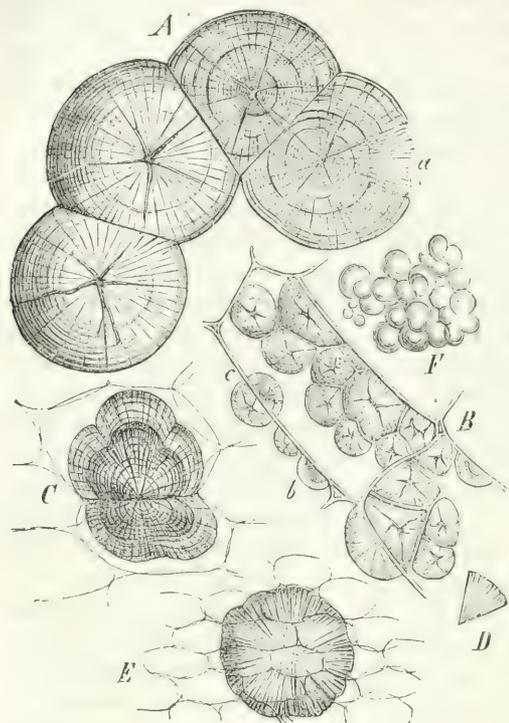


Fig. 542. — Sphéro-cristaux d'inuline. *A*, séparés d'une solution aqueuse après deux mois et demi; en *a*, commencement d'action de l'acide nitrique; *B*, cellules d'un tubercule de Dahlia, ayant séjourné vingt-quatre heures dans l'alcool à 90°; *C*, deux cellules d'une tige de Topinambour avec deux moitiés de sphéro-cristaux ayant leur centre commun sur la membrane mitoyenne; *E*, un grand sphéro-cristal envahissant plusieurs cellules; *F*, inuline précipitée par évaporation de la solution aqueuse (Sachs).

entier d'Acétabulaire, ou de gros fragments d'organes riches en inuline tels que des tubercules d'Aunée, de Dahlia ou de Topinambour. Dans ce dernier cas, un sphéro-cristal envahit souvent plusieurs cellules du tissu (fig. 542, *C* et *E*), ce qui prouve que l'action des forces moléculaires qui détermine l'arrangement cristallin n'est pas empêchée par l'interposition d'une membrane. Des nodules semblables se produisent quand les organes chargés d'inuline se trouvent congelés; au dégel, ils ne se redissolvent pas dans le suc cellulaire.

Formés, comme on vient de le voir, d'éléments cristallins biréfringents disposés suivant les rayons d'une sphère, les sphéro-cristaux d'inuline présentent dans la lumière polarisée la croix qui caractérise ce genre de disposition. L'eau ne les gonfle pas; ce sont de vrais cristaux et non des cristalloïdes. Ils sont très peu solubles dans l'eau froide; aussi est-ce sans doute à cause de sa réaction acide

que le suc cellulaire dissout facilement l'inuline. Ils se dissolvent rapidement dans l'eau chauffée vers 50-55°. Ils sont insolubles dans l'alcool et l'éther. La potasse, les acides sulfurique et chlorhydrique les dissolvent promptement, et l'attaque progresse toujours de dehors en dedans (fig. 542, A, a). Par l'ébullition avec l'acide sulfurique ou chlorhydrique très étendu, l'inuline s'hydrate et se transforme en lévulose. La solution aqueuse ou alcoolique d'iode pénètre bien à travers les fentes étroites des sphéro-cristaux, mais sans y provoquer de coloration particulière. A ces diverses réactions et à son aspect particulier, on reconnaîtra toujours facilement et sûrement l'inuline.

Dextrines. — Dans tous les organes en cours de végétation active et partout où de l'amidon préalablement formé se trouve en voie de résorption sous l'influence de la diastase, le suc cellulaire contient en dissolution diverses dextrines, et notamment la dextrine proprement dite $C^{12}H^{10}O^{10}$, dernier terme de l'action de la diastase sur l'amidon, comme il a été dit à la page 516. Vitreuse, incolore ou faiblement teintée de jaune, insoluble dans l'alcool concentré et dans l'éther, cette substance est hygrométrique et se dissout en toutes proportions dans l'eau, à laquelle elle communique une certaine viscosité. Cette dissolution dévie énergiquement à droite le plan de polarisation, comme on l'a vu p. 515; c'est de là que la substance tire son nom.

On peut regarder la dextrine comme la forme principale sous laquelle la matière amylicée chemine de cellule en cellule, soit pour fournir aux régions en voie de croissance les éléments nécessaires à la formation des membranes cellulaires, soit pour constituer de nouvelles réserves nutritives loin des points où l'accumulation première a eu lieu. Son rôle est très important et l'on peut s'étonner que l'étude de ses localisations ait été jusqu'à présent si négligée.

Gommes. — Les gommes sont très répandues dans les plantes. Elles se rencontrent en dissolution plus ou moins épaisse et mucilagineuse dans le suc cellulaire (racines tuberculeuses de beaucoup d'Orchidées, racines de Guinauve, de Saponaire, de Consoude, écorce et moelle de la tige des Cactées, etc.), et c'est pourquoi nous en parlons ici; elles peuvent alors être déversées au dehors à travers la membrane dans des espaces intercellulaires, comme on le voit dans les canaux gommifères de la tige et des feuilles des Cycadées. Mais parfois aussi elles prennent naissance dans la membrane même, par une transformation de la cellulose, et à cause de cela nous aurons à y revenir plus tard.

Ces gommes, et notamment l'*arabine* des *Acacia* qui en est le type principal, ont la même composition chimique que l'inuline et la dextrine. Comme l'inuline, l'arabine est lévogyre, avec un pouvoir rotatoire de — 56°. Par l'ébullition avec les acides étendus, les gommes s'hydratent et se changent en lévulose; peut-être cette transformation s'opère-t-elle aussi par une diastase quelconque dans la cellule vivante. L'acide nitrique les oxyde à l'ébullition et produit de l'acide mucique $C^{12}H^{10}O^{16}$.

Des gommes on peut rapprocher la *viscine*, matière visqueuse et très collante que l'on rencontre en grande abondance dans les fruits du Gui, les racines de Viorne, l'écorce du Houx, les réceptacles fructifères de l'*Atractylis* et des *Carduacées*, etc.; elle sert à fabriquer la *glu*.

On doit en rapprocher encore les *matières pectiques* qui donnent aussi de

l'acide mucique sous l'influence de l'acide nitrique. Ce sont probablement des combinaisons de l'arabine, ou d'une gomme isomère, avec quelques autres principes. La *pectine* existe en dissolution dans le suc cellulaire d'un grand nombre de fruits mûrs (poires, pommes, etc.). Sous l'influence d'une diastase spéciale, la *pectase*, elle se transforme en un acide gélatineux, l'*acide pectique*. C'est ce changement qui semble déterminer la prise en gelée des sucs de certains fruits.

Principes sucrés. — Les principes sucrés, qui se rencontrent si fréquemment en dissolution dans le suc cellulaire et qui y cristallisent dans certaines circonstances, forment, comme on sait, trois familles bien distinctes. Les premiers sont des *glucoses*; les bases alcalines les détruisent à 100° et même à froid; ils répondent à la formule $C^{12}H^{20}O^{12}$. Les seconds sont des *saccharoses*; ils ne sont pas altérés à 100° par les alcalis, et répondent à la formule $C^{24}H^{42}O^{22}$. Par l'ébullition avec les acides étendus, et dans la cellule vivante sous l'influence de l'invertine ou d'autres principes analogues, les saccharoses s'hydratent et se dédoublent en deux glucoses isomères ou identiques. Ils sont, comme on dit, *invertis*. Enfin les sucres du troisième groupe diffèrent des précédents, qui sont des hydrates de carbone, parce qu'ils renferment un excès d'hydrogène sur les proportions de l'eau; ce sont les *mannites*. Quelques mots sur ces trois sortes de sucres.

Glucoses. — Parmi les glucoses, il en est deux qui sont extrêmement répandus dans les plantes: le glucose ordinaire ou sucre de raisin, nommé aussi dextrose, et le lévulose.

Le glucose ordinaire dévie à droite le plan de polarisation; son pouvoir rotatoire est + 57°,6. Il est très soluble dans l'eau et y dépose, par un repos prolongé, des cristaux maclés, assemblés en mamelons ou en choux-fleurs, généralement opaques et mal définis. Dans la solution alcoolique, il cristallise en prismes rhomboïdaux obliques. Il réduit le tartrate cupro-potassique. Il est produit dans la cellule de diverses manières; tantôt par le dédoublement du sucre de canne, sous l'influence de l'invertine; tantôt par l'hydratation du maltose sous l'action d'un agent encore inconnu; tantôt peut-être directement à la suite de l'assimilation du carbone par la chlorophylle. Il y est décomposé avec formation d'alcool, d'acide carbonique, de glycérine, d'acide succinique et de quelques autres produits, toutes les fois que la cellule est privée d'oxygène. Certaines plantes, qui résistent longtemps à cette asphyxie, deviennent dans ces conditions d'énergiques agents de décomposition du glucose, ou, comme on dit, des *ferments alcooliques* (divers *Saccharomyces*, divers *Mucor*) (voir p. 165).

Le lévulose se rencontre, associé à poids égal au glucose ordinaire, dans la plupart des fruits mûrs et acides; on le trouve aussi, à la reprise de végétation, dans les réservoirs nutritifs qui renfermaient auparavant de l'inuline. Il dévie à gauche le plan de polarisation. Son pouvoir rotatoire [est de — 106° à la température de 15°; il diminue rapidement à mesure que la température s'élève, ce qui distingue le lévulose de tous les autres sucres connus; à 90°, il est réduit de moitié. Le lévulose est très soluble dans l'eau, et sa saveur est plus sucrée que celle du glucose. Il cristallise en longues aiguilles brillantes dont l'aspect rappelle la mannite. Il réduit comme le glucose le tartrate cupro-potassique. Il est produit dans la cellule, tantôt par le dédoublement du sucre de canne sous l'influence de l'invertine, tantôt directement par l'hydratation de l'inuline sous

une influence encore inconnue. Il s'y décompose alcooliquement dans les mêmes conditions d'asphyxie que le glucose, mais un peu moins facilement.

Les autres glucoses sont plus rares, comme la *sorbine* dans les baies du Sorbier, les fleurs d'Amandier et de Coignassier; l'*inosine* dans les fruits du Haricot, les feuilles du Noyer, du Frêne, du Chou, etc. La sorbine réduit le tartrate cupro-potassique que l'inosine n'altère pas. Ni l'un ni l'autre ne subissent la décomposition alcoolique.

Saccharoses. — Parmi les saccharoses, le plus répandu dans les cellules, notamment dans les organes de réserve comme les racines de Betterave et de Carotte, les tiges de Maïs, de Canne à sucre et d'Érable, les graines de Chataigner ou de Fève, les nectaires, c'est le saccharose proprement dit ou sucre de canne. Il est très soluble dans l'eau et cristallise en prismes rhomboïdaux obliques, munis de facettes hémédriques, qui se montrent phosphorescents quand on les brise dans l'obscurité. Il est dextrogyre avec un pouvoir rotatoire de $+75^{\circ},8$. Il ne réduit pas le tartrate cupro-potassique. En présence d'une cellule privée d'oxygène, notamment de certains *Saccharomyces* (*S. apiculatus*, etc.) et de certains *Mucor* (*M. spinosus*, *circinelloides*, etc.), il ne subit pas la décomposition alcoolique qui frappe dans ces mêmes conditions le glucose et le lévulose; à moins que cette cellule ne produise en même temps de l'invertine, comme chez d'autres *Saccharomyces* (*S. cerevisie*, etc.), chez le *Penicillium*, etc. En effet, sous l'influence de l'invertine, il fixe deux équivalents d'eau et se dédouble en un équivalent de glucose et un équivalent de lévulose; ce mélange, qu'on appelle le *sucre de canne interverti*, est lévogyre avec un pouvoir rotatoire de -25° à la température de 15° , réduit le tartrate cupro-potassique et subit la décomposition alcoolique, qui frappe d'abord le glucose, puis le lévulose. Il est généralement admis que cette inversion préalable est nécessaire pour que le saccharose mis en réserve devienne assimilable au corps de la plante. Pourtant la Levûre apiculée et les Mucors, qui ne produisent pas d'invertine, se nourrissent tout aussi bien de sucre de canne que la Levûre de bière et le Pénicillium, qui en produisent abondamment.

Le maltose résulte, comme on sait, de la dissolution et du dédoublement de l'amidon par la diastase; il est par conséquent très répandu dans les plantes. Il est dextrogyre avec un pouvoir rotatoire de $+150^{\circ},5$. Il réduit le tartrate cupro-potassique; son pouvoir réducteur est les $\frac{2}{3}$ de celui du glucose. Sous l'action des acides étendus, il s'hydrate et se dédouble en deux équivalents de glucose; le même dédoublement s'opère sans doute dans la cellule vivante, mais on ignore encore si c'est par l'invertine ou par quelque autre principe analogue.

Les autres saccharoses sont moins généralement répandus. Le *synanthrose* se rencontre chez diverses Composées et notamment dans les tubercules de Topinambour où il accompagne l'inuline; il existe aussi dans la graine du Seigle, tandis que celles du Blé, de l'Avoine, de l'Orge et du Maïs ne contiennent que du sucre de canne. Il n'agit pas sur le plan de polarisation et ne réduit pas le tartrate cupro-potassique. Par l'ébullition avec les acides étendus, il se dédouble en glucose et lévulose. L'invertine le dédouble de même; aussi la Levûre de bière lui fait-elle subir la décomposition alcoolique. Le *mélitose* se trouve dans les *Eucalyptus*; l'invertine l'hydrate et le dédouble en glucose et eucalyne, le pre-

mier seul subissant la décomposition alcoolique. Le *tréhalose* ou *mycose* se rencontre dans les *Echinops* et dans beaucoup de Champignons, seul (*Agaricus Eryngii*, *sulfureus*, etc., *Lactarius viridis*, *Mucor Mucedo*, etc.), ou en compagnie de la mannite (*Agaricus fusipes*, etc., *Lycoperdon pusillum*). Il est fortement dextrogyre avec un pouvoir rotatoire de $+200^{\circ}$ et ne subit pas la décomposition alcoolique. Le *mélézitose* se trouve dans le Méléze, le *mannitose* dans le Frêne, dans la miellée du Chêne et du Sureau, le *lactose* ou sucre de lait dans le Sapotilier (*Achras sapota*), etc.

Mannites. — Le plus répandu de tous les principes sucrés à excès d'hydrogène est la mannite ordinaire $C^{12}H^{14}O^{12}$, que l'on rencontre en abondance dans l'Érable, le Frêne et l'Olivier, dans le Tamaris, le Céleri et le Chiendent, dans beaucoup de grandes Algues brunes (*Laminaria saccharina*, etc.) et de Champignons (*Agaricus campestris*, *albus*, etc., *Cantharellus cibarius*, *Penicillium glaucum*, etc.). Très soluble dans l'eau, elle cristallise en prismes rhomboïdaux droits, ordinairement très fins, d'un éclat soyeux, souvent groupés en rayonnant autour d'un centre. Elle est très faiblement lévogyre, ne réduit pas le tartrate cupropotassique et subit la décomposition alcoolique avec dégagement d'hydrogène dans les cellules asphyxiées qui la renferment.

Avec la même composition que la mannite, la *dulcité*, qu'on rencontre en abondance dans le Mélampyre (*M. nemorosum*) et dans le Fusain (*Evonymus europæus*), cristallise en prismes rhomboïdaux obliques assez volumineux et n'a pas de pouvoir rotatoire. La *sorbite*, qui se rencontre notamment dans les baies du Sorbier (*S. aucuparia*), et l'*isodulcité*, qui résulte du dédoublement du quercéitrin et se trouve dans un assez grand nombre de plantes (*Quercus tinctoria*, *Esculus Hippocastanum*, *Sophora japonica*, *Capparis spinosa*, *Ruta graveolens*, etc.), sont aussi des isomères de la mannite, douées de propriétés semblables. Enfin la *pinite* et la *quercite* que l'on observe notamment dans les Pins et les Chênes, ont une composition un peu différente, $C^{12}H^{14}O^{10}$, avec des propriétés analogues.

Glycosides. — Aux saccharoses se rattachent les glycosides. Ce sont, en effet, des corps neutres ou faiblement acides qui, sous l'influence des acides étendus ou de certaines diastases, s'hydratent et se dédoublent comme les saccharoses; mais au lieu de produire deux glucoses, ils donnent du glucose ordinaire et un ou plusieurs corps neutres ou acides. Plusieurs de ces glycosides se trouvent en dissolution dans le suc cellulaire d'un grand nombre de plantes.

La *salicine* $C^{26}H^{18}O^{14}$ se rencontre dans la tige du Saule et du Peuplier, dans les bonges floraux de la Spirée ulmaire, etc. C'est une substance très amère, dextrogyre, cristallisant en aiguilles très brillantes. Par l'ébullition avec les acides sulfurique et chlorhydrique très étendus, ou par l'action de l'*émulsine* à la température ordinaire, elle s'hydrate et se dédouble en glucose et *saligénine* $C^{18}H^{20}O^5$. La *phlorizine* $C^{32}H^{24}O^{20}$, contenue dans l'écorce du Poirier, du Pommier, du Prunier, du Cerisier, etc., est lévogyre, légèrement amère; les acides étendus la dédoublent en glucose et *phlorétine* $C^{50}H^{44}O^{10}$.

L'*esculine* $C^{50}H^{60}O^{18}$, renfermé dans l'écorce de la tige du Marromier, dans la racine du *Gelsemium sempervirens*, etc., donne des solutions aqueuses extrêmement fluorescentes. Sous l'influence des acides ou de l'*émulsine*, elle s'hydrate et se dédouble en glucose et *esculéine* $C^{48}H^{60}O^8$.

L'*arbutine* $C^{24}H^{46}O^{14}$, contenue notamment dans les feuilles de l'*Arctostaphylos uva-ursi*, se dédouble, par les acides et par l'émulsine, en glucose et *hydroquinon* $C^{12}H^{10}O^4$. La *coniférine* $C^{52}H^{22}O^{16}$, renfermée dans la tige de diverses Conifères (Mélèze, Sapin, etc.), est lévogyre, amère, et se dédouble, sous l'influence de l'émulsine, en glucose et en *alcool coniférylique* $C^{20}H^{12}O^6$.

Citons encore le *rubian* de la Garance, qui se résout en glucose et en un principe colorant rouge, l'*alizarine*; la *digitaline* de la Digitale, substance amère et très vénéneuse; qui se dédouble en glucose et en un autre corps à peine entrevu; la *saponine*, substance abondante dans les racines de Saponaire et de *Gypsophila Struthium* qui en renferment 25 à 55 p. 100 de leur poids, dans l'écorce de la tige du *Quillaja smegmadermos*, une Rosacée du Chili, et du *Chryso-phyltum glycyphleum*, une Sapotée du Brésil, etc., toxique, communiquant à l'eau la propriété de former une mousse persistante et employée à ce titre pour le nettoyage des étoffes, se dédoublant en glucose et *sapogénine*; la *fraxine* du Frêne; la *convallarine* du Muguet; la *daphnine* du Daphné; la *convolvuline* du *Convolvulus Schiedeanus*, etc., etc.

D'autres glucosides donnent, en s'hydratant par les acides ou les diastases, outre le glucose, plusieurs autres principes. Telle est l'*amygdaline* $C^{30}H^{27}AzO^{22}$, contenue dans la graine d'un grand nombre d'Amygdalées, dans les feuilles du Laurier-Cerise et de divers Pruniers et Sorbiers, etc. Soumise à l'action des acides ou à celle de l'émulsine qui l'accompagne dans les amandes, elle s'hydrate et se dédouble en glucose, essence d'amandes amères $C^{14}H^{10}O^2$ et acide cyanhydrique C^2H^3Az . Tel est encore l'acide myronique $C^{20}H^{19}AzS^2O^{20}$, acide azoté et sulfuré qui, renfermé dans la graine de Moutarde noire à l'état de myronate de potasse, s'hydrate sous l'influence de la myrosine contenue à côté de lui dans cette graine, et se dédouble en glucose, essence de moutarde $C^8H^5AzS^2$ et acide sulfurique.

Tannins. — Mais, de tous les glucosides, les plus répandus dans les végétaux sont les *tannins* ou *acides tanniques*. Ce sont des acides faibles, caractérisés par deux propriétés. D'une part, ils précipitent les solutions de gélatine et de matières albuminoïdes; un morceau de peau fraîche les absorbe rapidement en formant avec eux une combinaison rigide et imputrescible; c'est la base du procédé de tannage des peaux. D'autre part, ils communiquent aux solutions ferriques une coloration noirâtre, bleue ou verte suivant les cas; c'est la base du procédé de fabrication de l'*encre* ordinaire.

Le tannin ordinaire $C^{24}H^{20}O^{23}$ est le plus souvent en dissolution dans le suc cellulaire; parfois cependant il y forme des gouttes ou de petites masses molles, comme on le voit dans les écorces du Chêne, du Peuplier, du Bouleau, ainsi que dans les renflements moteurs des feuilles des *Mimosa*, des *Ovalis*, etc. On en manifeste la présence en plongeant la section de l'organe à étudier dans une dissolution de sulfate ou de chlorure de fer; toutes les cellules qui se colorent en bleu noir ou en vert noir renferment du tannin. Le tannin est très abondant dans l'écorce et le jeune bois de beaucoup d'arbres, surtout de certaines espèces de Chêne (*Quercus pedunculata*, *sessiliflora*, *Cerris*) qui en contiennent de 16 à 20 p. 100; les galles du Chêne (noix de galles) en renferment jusqu'à 26 p. 100. Il est aussi très répandu dans les feuilles et dans les fleurs (*Thea*, *Vaccinium*,

Erica, *Arbutus*, *Pyrola*, etc.), dans certains fruits (*Acacia*, *Juglans*, etc.), dans certaines racines (*Aspidium filix-mas*, etc.). Il est remarquable qu'il n'exerce aucune action coagulante sur les substances albuminoïdes du protoplasma.

Le tannin, même en dissolution concentrée, peut servir d'aliment carboné à certaines moisissures (*Penicillium glaucum*, *Sterigmatocystis nigra*), sur le protoplasma desquelles il n'exerce aucune influence nuisible, et qui y acquièrent une vigueur extrême. En même temps, si le développement de ces Champignons a lieu au sein de la liqueur, le tannin se transforme peu à peu complètement sous son influence: il fixe les éléments de l'eau et se dédouble en glucose et en acide gallique $C^{12}H^{10}O^{10}$. Il faut peut-être y voir l'action d'une diastase formée en très petite quantité dans les cellules de la plante. Le même dédoublement s'opère par l'ébullition avec les acides étendus. Il est probable qu'il a lieu aussi à l'intérieur des cellules tannifères par les progrès de la végétation, car on voit quelquefois ces cellules perdre peu à peu leur tannin et acquérir à mesure une proportion de plus en plus forte de glucose, transformation qui est surtout sensible pendant la maturation des fruits.

Aux glucosides et aux tannins se rattache la *phloroglucine* $C^{12}H^{10}O^6$, substance très répandue dans le suc cellulaire et facile à caractériser. Quand la membrane de la cellule qui la renferme est lignifiée, cette membrane se colore en rouge vif sous l'influence des acides nitrique, chlorhydrique, sulfurique, etc. Nous reviendrons sur cette réaction.

Acides organiques. — Le tannin, qui est un glucoside acide, nous mène à considérer les acides organiques proprement dits tenus en dissolution dans le suc cellulaire et qui lui donnent, on l'a vu, une réaction plus ou moins fortement acide. Ils sont tantôt libres, tantôt combinés avec des bases minérales ou organiques. Les plus répandus sont: l'acide gallique $C^{12}H^{10}O^{10}$ dans les feuilles de Sumac (*Rhus coriaria*) et de Buserolle (*Arctostaphylos uva-ursi*), les fleurs d'Arnie, les cupules du Chêne vèlani (*Quercus Ægylops*), les gousses de Libidibi (*Casalpinia coriaria*), les graines de Manguier (*Mangifera indica*), etc.: l'acide citrique $C^{12}H^{10}O^7$, dans la plupart des fruits acides et particulièrement dans le citron, l'orange, la groseille; l'acide tartrique $C^8H^6O^{12}$, dans la plupart des fruits acides et notamment dans le raisin; l'acide malique $C^8H^6O^{10}$, associé aux deux précédents dans les fruits et qui domine dans les sorbes; l'acide acétique $C^4H^4O^2$, que l'on rencontre dans les embryons des graines; l'acide oxalique $C^2H^2O^4$, qu'on trouve libre dans les plantes grasses (Crassulacées, Mésembryanthémées et Cactées), dans les poils glanduleux du *Cicer arietinum*, et qui est extrêmement répandu à l'état d'oxalates. D'autres sont plus rares, comme l'acide benzoïque $C^7H^6O^2$ dans la Vanille, le benjoin, etc., et l'acide formique, le plus simple de tous, $C^2H^2O^2$, dans les poils urticants de diverses plantes (Ortie, etc.), qui lui doivent peut-être leurs propriétés irritantes, dans les feuilles du Sapin, de la Joubarbe, etc.

Sels minéraux. — Le suc cellulaire tient enfin en dissolution les divers sels minéraux solubles que la plante a absorbés dans le milieu extérieur, et qui sont la source où elle puise les éléments nécessaires à l'édification de son corps: nitrates, sulfates, phosphates, silicates, chlorures, de potasse, de soude, de magnésium, de chaux, de fer, etc. On y rencontre aussi des carbonates divers et des bi-

carbonates alcalins, provenant de l'union de ces bases avec l'acide carbonique qui est incessamment produit par l'organisme lui-même.

§ 5

Le noyau et ses dérivés.

Chez les plantes vasculaires, les Muscinées et un grand nombre de Thallophytes, la cellule possède, comme on sait, dans son corps protoplasmique, un noyau doué de propriétés spéciales. Ce noyau est primitif, comme on le verra plus tard, c'est-à-dire antérieur à l'individualisation de la cellule à laquelle il appartient et qui est formée autour de lui. Quelquefois il produit dans sa masse diverses substances qui y prennent une forme déterminée. Étudions d'abord le noyau en lui-même, puis ses dérivés inclus.

I. Le noyau.

Forme, dimension et position du noyau dans la cellule. — Toujours nettement limité du côté du protoplasma qui l'enveloppe, le noyau est tantôt sphérique, tantôt ovoïde ou lenticulaire (fig. 509). Dans la cellule jeune, il occupe une place considérable, mais comme il s'accroît peu par la suite, sa dimension relative diminue de plus en plus et souvent son volume devient en définitive très petit par rapport à celui de la cellule entièrement développée. En grandeur absolue, il est compris entre 0^{mm},004 et 0^{mm},058; c'est chez les Liliacées, les Commélynées et les Orchidées qu'on trouve les noyaux les plus grands.

La position du noyau dans la cellule développée dépend de la disposition même du protoplasma au sein duquel il est et demeure plongé. Tantôt il est au centre, enveloppé par une couche de protoplasma elle-même reliée par des bandelettes rayonnantes à la couche pariétale (fig. 509, *E*); il fait alors l'effet d'une saignée dans sa toile (*Spirogyra*, etc.). Mais le plus souvent le protoplasma se trouvant tout entier accumulé contre la paroi, le noyau est lui-même pariétal, niché dans l'épaisseur de la couche protoplasmique (fig. 509, *D*, fig. 516). Il est alors entraîné passivement par le mouvement de rotation qui anime cette couche (*Elodea*, *Vallisneria*, etc.).

Structure du noyau (1). — A l'origine, le noyau est homogène et transparent comme le cristal; il a la même réfringence et la même consistance que la couche périphérique du protoplasma. Aussi le distingue-t-on très nettement au milieu de la masse granuleuse qui l'entoure. Bientôt il se différencie. Sa couche externe prend ou garde plus de dureté, de résistance et devient membraneuse. Au centre, il se sépare ordinairement de la masse un corpuscule arrondi plus réfringent, qu'on appelle *nucléole* (fig. 509 et 516); il peut y avoir côte à côte dans le même noyau plusieurs nucléoles. Quand le nucléole est volumineux, il peut offrir lui-même à la périphérie une couche plus dense et au centre une partie plus réfringente, un *nucléolule*.

En même temps, la substance interposée entre la paroi externe et le nucléole absorbe de l'eau, devient plus molle en certains endroits et se sépare en deux

(1) Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, 5^e édition, 1880. — Baranetzky : *Botanische Zeitung*, 1880.

matières : l'une, dense et réfringente, qui est la substance primitive et qui se colore seule par les réactifs colorés, forme soit des granules arrondis ou des bâtonnets isolés, soit un ou plusieurs longs filaments enroulés sur eux-mêmes et pelotonnés (fig. 545, *a*), soit un réseau continu ; l'autre, plus ou moins aqueuse, que les réactifs colorés teignent très faiblement ou pas du tout, remplit soit les interstices entre les granules, les bâtonnets et les filaments, soit les mailles du réseau. La première, jointe à la couche périphérique et au nucléole, constitue la substance propre, comme le squelette du noyau, ce qu'on appelle la substance *nucléaire* ou encore la *chromatine* : la seconde, introduite ultérieurement et accessoire, forme ce qu'on peut appeler le *suc* du noyau.

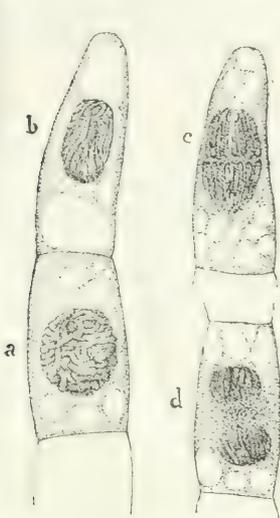


Fig. 545. — Poil staminal du *Tradescantia virginica*. A gauche, noyau montrant la disposition des filaments de chromatine, pelotonnés dans tous les sens en *a*, rangés parallèlement en *b*. A droite, bipartition du noyau commençant en *c*, s'achevant en *d* (d'après Baranetzky).

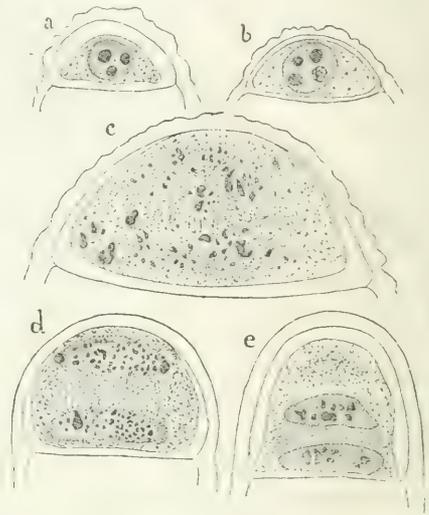


Fig. 544. — Cellule terminale du *Chara fetida*. *a*, le noyau a trois grains de chromatine ; *b*, les grains ont grandi et pris des vacuoles, après quoi ils se fragmentent ; *c*, le suc du noyau s'est confondu avec le protoplasma, et les grains de chromatine s'y sont éparpillés ; *d*, ils se rassemblent en deux groupes ; *e*, les deux nouveaux noyaux s'achèvent en se limitant par un contour net (d'après Johow).

La proportion de ces deux substances, et par conséquent l'aspect du noyau, varie beaucoup suivant les plantes. Il y a des noyaux très riches en matière nucléaire, où celle-ci forme de longs filaments pelotonnés (*Tradescantia*, fig. 545, etc.) ou un réseau à mailles très fines ; il y en a d'autres très pauvres, où la matière nucléaire ne forme que des granules épars au milieu du suc (*Chara*, fig. 544), ou bien deux ou trois grains plus gros dont l'un est le nucléole (fig. 544, *a*), ou encore un réseau à larges mailles remplies de suc. Dans ce dernier cas, il arrive que ces mailles se creusent de véritables vacuoles pleines d'un liquide clair, qui rendent le noyau écumeux. On constate alors, le long des bandelettes qui séparent ces vacuoles, dans la substance molle qui revêt en dedans la couche périphérique et dans celle qui entoure le nucléole, des courants de granules analogues à ceux qui animent le corps protoplasmique lui-même. Avec sa couche périphérique plus dense et plus résistante, son nucléole, sa substance

intermédiaire creusée de vacuoles et agitée de mouvements internes, le noyau fait alors l'effet d'une petite cellule emboîtée dans la grande.

Lorsque la substance nucléaire forme un réseau ou un système de filaments pelotonnés, la couche périphérique du noyau n'est pas limitée à l'intérieur par un contour continu ; elle se confond directement avec le réseau ou avec les filaments externes. Quand, au contraire, la substance nucléaire forme des granules arrondis ou des bâtonnets libres, la couche périphérique prend un contour interne et fait l'effet d'une membrane.

Mouvements propres du noyau (1). — Le noyau n'est pas seulement animé quelquefois de mouvements internes, comme on vient de le voir ; il n'est pas seulement transporté quelquefois passivement dans la cellule par les divers déplacements du corps protoplasmique ; il possède aussi un mouvement propre de translation à travers la masse du protoplasma qui l'enveloppe. On le voit, s'il est central, traverser la cellule, venir à la périphérie, ramper quelque temps dans la couche pariétale, puis traverser de nouveau la cavité cellulaire soit jusqu'au centre, soit de part en part. Son mouvement est tantôt plus lent, tantôt plus rapide, toujours entrecoupé par des repos plus ou moins longs. Il est tout à fait indépendant du déplacement propre du corps protoplasmique et peut, à un moment donné, s'opérer en sens inverse de ce déplacement. Il ne commence toutefois que lorsque le protoplasma lui-même est devenu capable de se mouvoir.

En même temps qu'il se meut ainsi, le noyau change incessamment de forme. Son contour irrégulier se modifie à tout instant et les nucléoles s'y déplacent constamment. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'il est toujours allongé dans le sens de son mouvement actuel.

En résumé, le noyau se meut comme un amibe à l'intérieur du corps protoplasmique de la cellule. C'est donc seulement quand il n'a pas encore commencé, ou quand il a cessé de se mouvoir, ou encore dans ses intervalles de repos, qu'il prend cette forme stable, sphérique ou ovoïde, qu'on lui assignait tout à l'heure.

Composition et propriétés chimiques du noyau. Nucléine (2). — Comme le protoplasma, le noyau est composé d'une matière albuminoïde mélangée avec une certaine quantité d'eau et une petite proportion de sels. Aussi présente-t-il toutes les réactions générales du protoplasma : coloration en jaune par l'iode, en violet par le sulfate de cuivre et la potasse, en rouge par le nitrate acide de mercure, etc. Il semble d'abord qu'on ait affaire à une simple portion du protoplasma, différenciée morphologiquement au sein de la masse générale. Mais on ne tarde pas à y apercevoir des propriétés spéciales. Souvent il est attaqué par l'eau : tantôt on le voit se gonfler, diffuser ou éclater au contact de ce liquide ; tantôt, au contraire, il se contracte sous son influence et se réduit à un volume plus petit. Diverses matières colorantes se fixent sur lui avec une grande énergie et le colorent fortement au sein du protoplasma incolore ou faiblement coloré : en rouge (fuchsine, carmin), en vert (vert de méthyle), en violet (violet de Paris, hématoxyline), en bleu (bleu d'aniline), etc. L'acide osmique le colore en noir.

Ces diverses réactions dénotent dans le noyau l'existence d'un principe albuminoïde spécial, qui en compose la totalité au début, quand il est homogène, et

(1) Hanstein : *Bewegungserscheinungen des Zellkerns* (Botanische Zeitung, 1872, p. 22).

(2) Zacharias : *Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns* (Botan. Zeitung, 18 mars 1881).

qui plus tard, après sa différenciation, y forme seulement la chromatine; on lui a donné le nom de *nucléine*. La nucléine est une matière albuminoïde contenant du phosphore et pour laquelle on a trouvé la composition exprimée par la formule : $C^8H^{12}Az^2Ph^2O^6$. Elle est très difficilement attaquée par le suc gastrique, qui dissout au contraire facilement le protoplasma et les divers leucites; elle est presque insoluble dans l'eau, insoluble dans les acides minéraux étendus, très soluble au contraire dans les alcalis étendus, dans l'ammoniaque, ainsi que dans les acides nitrique et chlorhydrique concentrés. Une dissolution de sel marin la transforme en une gelée cohérente et élastique. Ces diverses réactions distinguent la nucléine de toutes les autres matières albuminoïdes.

Bipartition du noyau. Cellules à noyaux multiples (1). — Ordinairement

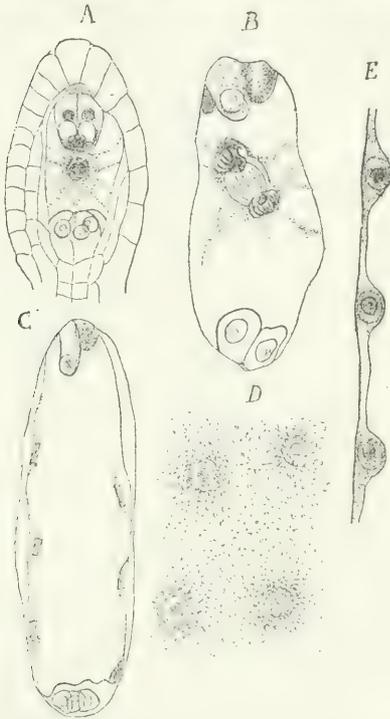


Fig. 515. — *Myosurus minimus*. A, section longitudinale du nucelle montrant le sac embryonnaire avec son noyau; en haut l'oosphère et les deux synergides, en bas les trois antipodes; B, première bipartition du noyau; C, noyaux multiples en voie de bipartition dans la couche pariétale; D, noyaux multiples, après la multiplication, régulièrement espacés dans la couche pariétale, vus de face; E, les mêmes, vus dans la section longitudinale (d'après Strasburger).

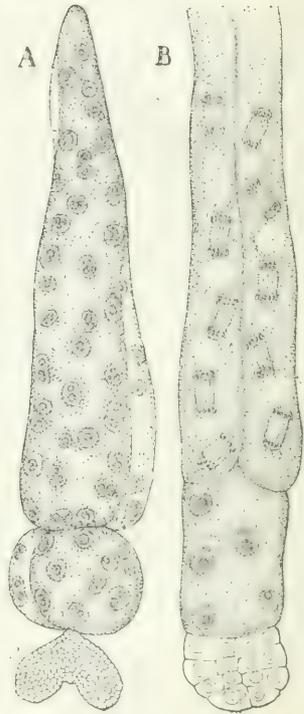


Fig. 516. — Suspenseur de l'embryon des Viciées. A, de *Orobus angustifolius*. B, du *Pisum sativum*; les noyaux y sont en voie de bipartition (d'après Guignard).

il n'y a qu'un seul noyau par cellule. Il n'est pas rare cependant que, d'une manière temporaire ou définitive,

une cellule renferme plusieurs noyaux à la fois, et même un très grand nombre, des centaines et des milliers de noyaux.

(1) Strasburger : *loc. cit.*, 1880. — Schmitz : Sitzungsberichte der Naturf. Gesellsch. zu Halle, 1878 et 1879. — Treub : Archives néerlandaises, XV, 1880. — Guignard : Ann. des sc. nat., 6^e série, XII, 1881.

Peu de temps après la formation de l'œuf, le sac embryonnaire des Phanérogames nous offre un bel exemple d'une pluralité temporaire de noyaux (fig. 545). Cette pluralité est définitive dans cer-

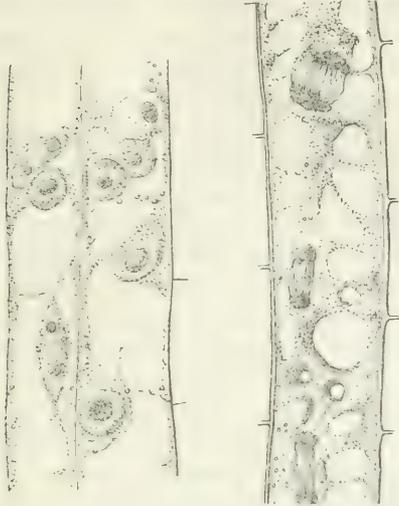


Fig. 547. — Portions de cellules laticifères d'Ortie (*Urtica dioica*). A gauche, les deux laticifères contigus ont des noyaux multiples, arrondis et fusiformes. A droite, les noyaux sont en voie de bipartition (d'après Treub).

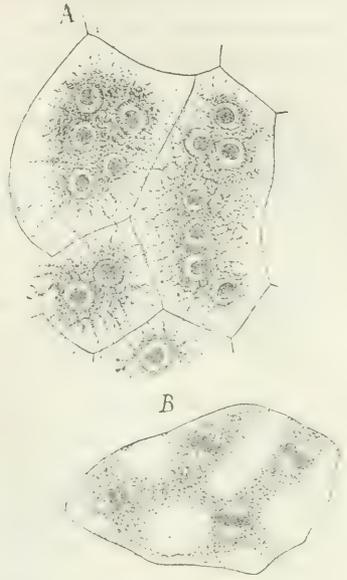


Fig. 548. — Cellules à noyaux multiples de l'albumen du *Corydallis cava*; en B, ils sont en voie de bipartition (d'après Strasburger).

taines grandes cellules du suspenseur de l'embryon chez diverses Phanérogames

(notamment parmi les Légumineuses chez les Viciées, fig. 546, dans le *Corydallis ochroleuca*, etc.), dans les fibres libériennes de diverses plantes (Houblon, Ortie, Pervenche, etc.), dans les grandes cellules ramifiées qui renferment le latex chez les Euphorbiacées, Urticées (fig. 547), Apocynées, Asclépiadées, dans les cellules de l'albumen de certains végétaux (*Corydallis cava*, fig. 548), enfin dans les cellules qui constituent le corps végétatif de certains Thallophytes, tant Algues (*Vaucheria*, *Valonia*, *Codium*, *Cladophora*, fig. 549, etc.), que Champignons (Saprolégnées, fig. 550, *Penicillium*, etc.).

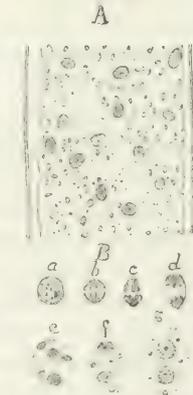


Fig. 549. — *Cladophora laevivirens*. A, portion d'une cellule montrant les nombreux noyaux; B, phases successives de la bipartition d'un de ces noyaux (d'après Strasburger).

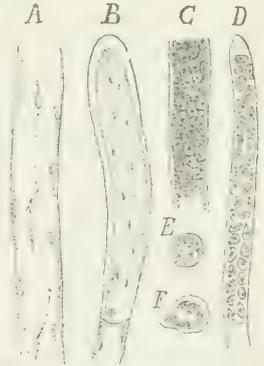


Fig. 550. — *Saprolegnia ferax*. A, portion du tube végétatif, avec ses nombreux noyaux; B, un sporange avec ses noyaux multiples; C, formation des zoospores autour de chaque noyau; D, sporange mûr; E, zoospore devenue immobile et revêtue d'une membrane de cellulose; F, la même commençant à germer (d'après Strasburger).

Cette multiplication a lieu par la bipartition répétée d'un noyau primitif, et cette bipartition s'opère chaque fois de la manière suivante.

Si la substance nucléaire est disposée en granules ou bâtonnets isolés, ou en un réseau continu, elle se rassemble, par la fusion de ces éléments, en un certain

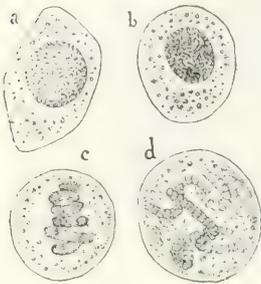


Fig. 551. — Cellule mère du pollen du *Tradescantia virginica*; premières phases de la bipartition du noyau. En *c*, le contour du noyau a disparu et les filaments pelotonnés se déroulent; en *d*, ils se développent dans toute l'étendue de la cellule (d'après Baranetzky).

nombre de filaments plus ou moins longs, irrégulièrement recourbés et enchevêtrés; si elle offre déjà cette disposition pelotonnée, les filaments du peloton grossissent seulement en diminuant de nombre. Le nucléole persiste d'abord, mais plus tard il se fusionne à son tour avec la substance des filaments. La couche périphérique aussi disparaît comme telle en se retirant dans les filaments. Dès lors, le suc du noyau et le protoplasma de la cellule sont en communication directe et se confondent; les filaments recourbés, où se trouve condensée toute la substance propre du noyau, sont désormais plongés directement dans le protoplasma de la cellule et peuvent même, en s'écartant, s'y répandre assez loin (fig. 551, *c* et *d*, fig. 544, *c*). A vrai dire, à la fin de cette première phase, le noyau a morphologiquement disparu.

Un peu plus tard, les filaments tendent à se disposer parallèlement; leur ensemble forme une figure sphérique ou ovale, aux pôles de laquelle ils convergent et parfois même se réunissent; ils s'unissent aussi çà et là par des brides transversales, qui se forment surtout dans la région

équatoriale où elles dessinent une ceinture continue ou presque continue. Dans cet état, si le noyau était pauvre en substance nucléaire, la figure d'ensemble des filaments occupe un volume moindre que celui du noyau primitif (*Epipactis*, etc.); s'il était riche, elle occupe un volume aussi grand, ou même plus grand à cause de l'écartement des filaments (*Tradescantia*, fig. 545, *b*).

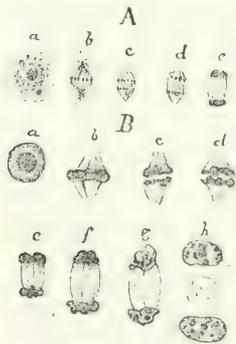


Fig. 552. — Bipartition du noyau dans le sac embryonnaire; phases successives. *A*, dans le *Viola palustris*; *B*, dans le *Corydallis cava* (d'après Strasburger).

Plus tard, les filaments ainsi disposés se contractent dans leur longueur et se retirent vers l'équateur, après s'être d'abord désunis aux pôles, s'ils s'y trouvaient confondus. Dans les noyaux pauvres en substance nucléaire, les filaments sont grêles et se rétractent beaucoup, de manière à former à l'équateur autant de granules ou de courts bâtonnets rapprochés dont l'ensemble constitue une plaque équatoriale plus ou moins épaisse (fig. 548, *B*, fig. 552, *b, b*, fig. 555, *c*). Dans les noyaux riches en chromatine, les filaments sont plus gros et se raccour-

cissent peu, se bornant à quitter les pôles, ou même ne se raccourcissent pas du tout, continuant à courir sans discontinuité d'un pôle à l'autre (fig. 545, *b*). Entre ces deux cas extrêmes, il y a naturellement tous les intermédiaires.

En même temps que les filaments nucléaires subissent cette rétraction vers l'équateur, et dans la mesure même où ils se raccourcissent, ils entraînent à leur

suite le protoplasma voisin des pôles, qui comble le vide laissé derrière eux. Ainsi étiré, ce protoplasma dessine dans la figure primitive des filets minces et tendres qui, suivant exactement la trace des filaments, convergent comme eux aux pôles et parfois s'y réunissent. De nature protoplasmique, ils ne se colorent pas par les réactifs colorants; leur nombre est plus grand que celui des filaments nucléaires et, tandis que certains leur correspondent exactement et paraissent en être la continuation, d'autres leur sont intercalés et peuvent être suivis sans discontinuité d'un pôle à l'autre, entre les bâtonnets de la plaque équatoriale. Ces filets atteignent naturellement leur plus grand développement dans les noyaux moyennement pourvus de substance nucléaire, c'est-à-dire là où les filaments de chromatine, tout en étant assez nombreux, subissent une forte rétraction et se rassemblent en une mince plaque équatoriale (fig. 548, B, fig. 552, b, b). Ils ne se forment ni dans les noyaux les

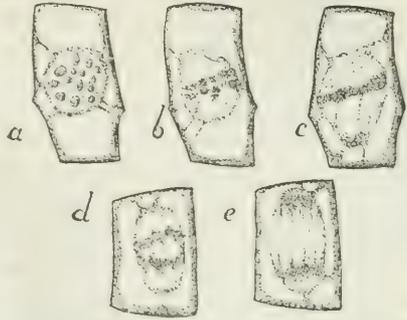


Fig. 555. — Cellule d'*Epipactis palustris*, aux diverses phases de la division du noyau; a, grossissement des bâtonnets de chromatine; b, formation de la plaque équatoriale précédée de la disparition du contour; c, division de la plaque; d, écartement des deux moitiés; e, condensation des deux nouveaux noyaux aux pôles de la figure (d'après Treub).

plus riches en substance nucléaire, où les filaments ne se retirent pas des pôles (fig. 545), ni dans les noyaux les plus pauvres où les quelques granules de chromatine ne se rassemblent pas au pôle et demeurent noyés dans le protoplasma (fig. 544). Dans les cas intermédiaires, ils prennent un développement correspondant. On peut d'ailleurs rencontrer dans la même plante, suivant les cellules considérées, de notables différences à cet égard.

Plus tard enfin, tous les éléments nucléaires ainsi disposés et orientés s'étranglent et se découpent en deux moitiés dans le plan de l'équateur; pour les filaments qui peuvent se trouver allongés dans ce plan, la division est longitudinale. La plaque équatoriale, quand il en existe une, se trouve par là divisée en deux moitiés, qui s'écartent aussitôt l'une de l'autre en se dirigeant vers les pôles (fig. 552, c, c et d, d, fig. 555, b, d). Dans ce trajet, les divers granules ou bâtonnets qui la composent glissent le long des filets protoplasmiques externes, qui deviennent intérieurs et qui relient l'une à l'autre les deux demi-plaques en voie d'écartement. Tous les éléments nucléaires se trouvent donc bientôt condensés aux deux pôles de la figure, où ils se fusionnent en deux masses arrondies, qui sont les origines des deux nouveaux noyaux (545, B, 546, 547, 549, d, 552, e, f, g, 555, e).

Ceux-ci, d'abord homogènes et formés exclusivement de substance nucléaire, ne tardent pas à s'accroître en absorbant de l'eau et en se nourrissant dans le protoplasma environnant; en même temps ils se différencient. Une couche membraneuse plus dense se dessine à leur surface; plusieurs nucléoles apparaissent dans leur masse, même quand plus tard il n'en doit subsister qu'un seul; enfin la région intermédiaire se partage, suivant les cas, en bâtonnets isolés, en fila-

ments pelotonnés, ou en un réseau continu, dont les interstices sont occupés par du suc. Les deux nouveaux noyaux ont alors repris la constitution et en même temps la dimension du noyau primitif (fig. 549, *f*, *g*, 552, *h*) : ils se trouvent prêts à subir une nouvelle bipartition. Quant aux filets protoplasmiques qui les reliaient au début, ils ne tardent pas à disparaître en se confondant de nouveau dans la masse du protoplasma général.

Telle est la marche ordinaire et moyenne. Elle subit parfois quelques modifications, en rapport avec la proportion relative de chromatine et de suc. Dans les noyaux très riches en chromatine (*Tradescantia*, fig. 545, *c*, *d*), les filaments nucléaires, qui ne se sont pas condensés vers l'équateur, ne se rétractent pas non plus vers les pôles après leur division équatoriale ; leurs extrémités libres demeurent en regard à une petite distance. Puis ils se fusionnent latéralement de chaque côté en une masse unique, qui est un nouveau noyau. Dans les noyaux très pauvres (*Chara*, fig. 544), les quelques granules de chromatine, dont l'un est le nucléole, grossissent, prennent des vacuoles et se fragmentent. Puis le contour du noyau s'efface, et sa substance molle se confond avec le protoplasma, au milieu duquel les granules de chromatine se trouvent éparpillés (*e*). Plus tard, ils se rapprochent en deux groupes ; le protoplasma interposé dans chaque groupe se différencie, se sépare du protoplasma général par un contour net et les deux nouveaux noyaux sont constitués (*e*). Dans le premier cas, comme dans le second, mais pour une cause toute différente, il ne se forme pas de plaque équatoriale.

En résumé, la bipartition d'un noyau comprend ordinairement cinq phases successives : 1° condensation de la substance nucléaire en filaments ou bâtonnets plus ou moins recourbés, enchevêtrés et pelotonnés, rejet du suc dans le protoplasma général, destruction de la forme du noyau ; 2° orientation parallèle des filaments nucléaires en une figure sphérique ou ovale avec deux pôles ; 3° division équatoriale des filaments, préalablement ramassés s'il y a lieu à l'équateur de manière à offrir une suffisante épaisseur ; 4° fusion des demi-filaments de chaque moitié de la figure, préalablement ramenés s'il y a lieu aux deux pôles ; 5° croissance et différenciation des deux nouveaux noyaux.

C'est par une série de pareilles bipartitions, s'opérant d'ordinaire dans des plans successivement perpendiculaires, que, dans les exemples cités plus haut, le noyau unique de la jeune cellule se multiplie, à mesure qu'elle grandit, de manière à donner à la cellule entièrement développée des centaines et même des milliers de noyaux régulièrement espacés.

Fragmentation du noyau. — Il existe pourtant de grandes cellules qui doivent leur multiplicité de noyaux à un mode de division du noyau primitif bien différent du précédent, et beaucoup plus simple. Le noyau s'allonge, s'étrangle en son milieu et enfin se partage en deux moitiés, qui s'isolent l'une de l'autre. Bientôt chacun des nouveaux noyaux s'allonge à son tour, s'étrangle, se découpe en deux moitiés et ainsi de suite. Parfois les étranglements successifs demeurent incomplets et les noyaux restent mis



Fig. 534. — Fragmentation progressive d'un noyau dans une cellule internodale d'un *Chara* d'après Strasburger.

en chapelet. Aucune disparition du contour propre du noyau, aucune fusion de sa substance molle avec le protoplasma de la cellule n'accompagne ce mode de division; il paraît donc utile de le distinguer de la bipartition normale, sous le nom de *fragmentation*. Les choses se passent ici comme dans la bipartition de la plupart des leucites en général et notamment des corps chlorophylliens.

Il en est régulièrement ainsi dans les grandes cellules internodales des Characées (fig. 554), où les noyaux en voie de division se montrent allongés, recourbés et lobés d'une façon très irrégulière (fig. 555), dans les parties les plus âgées de la grande cellule des *Valonia*, dans les cellules âgées du parenchyme de diverses Phanérogames (*Tradescantia*, *Allium*, *Anthurium*, *Orchis*, etc.). Il en est de même dans les cellules dont on détermine l'hypertrophie par une cause quelconque, une blessure, par exemple, ou l'action d'une trop forte chaleur. Chez les Ophioglossées on trouve, dans les cellules âgées, des noyaux diversement entaillés et lobés; toutefois, il ne paraît pas que les étranglements se rejoignent au centre pour rendre la fragmentation complète. De pareils noyaux lobés ont été observés aussi dans les grains de pollen des Angiospermes.

Fusion de plusieurs noyaux en un seul. —

Dans les cellules à noyaux multiples formés par voie de bipartition normale, il n'est pas rare de voir deux noyaux se rapprocher, se toucher et se confondre en un seul en fusionnant jusqu'à leurs nucléoles. C'est ainsi que le noyau qui occupe la région centrale du sac embryonnaire des Angiospermes au moment de la fécondation (fig. 265, 266, 267 et 504) résulte, comme on le verra plus tard, de la fusion de deux noyaux distincts. Ailleurs trois, quatre noyaux ou davantage s'unissent en un seul; celui-ci présente, tant que la fusion n'est pas complète, un contour échancré qui pourrait le faire prendre pour un de ces noyaux lobés par fragmentation incomplète dont il vient d'être question. On a des exemples de cette fusion multiple dans les cellules de l'albumen de diverses Angiospermes (fig. 556).

Enfin, quand deux corps protoplasmiques pourvus de noyau viennent à s'unir et à se confondre, comme il a été dit p. 485, leurs noyaux s'unissent également et se confondent en un seul.

Origine et fin du noyau. — Tout noyau dérive d'un noyau antérieur par voie

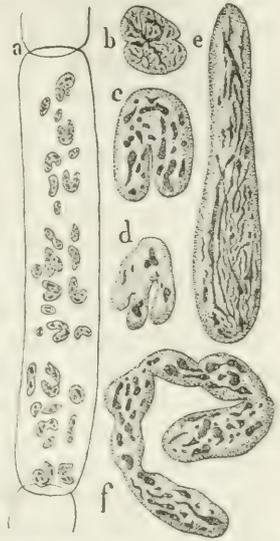


Fig. 555. — *Chara fetida*, noyaux multiples en voie de fragmentation; la chromatine y est colorée par l'hématoxyline (d'après Johow).

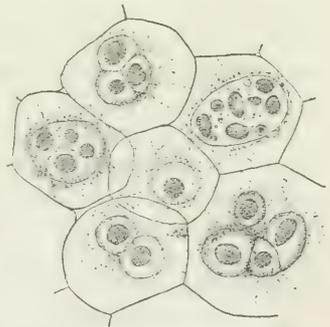


Fig. 556. — Fusion progressive des noyaux multiples en un seul dans l'albumen du *Corydalis cava* (d'après Strasburger).

de bipartition ou de fragmentation. L'apparition d'un nouveau noyau au sein d'un corps protoplasmique qui en aurait été jusque là dépourvu, est un phénomène qui n'a été jusqu'ici observé chez aucune plante. La substance nucléaire ou chromatine a donc sa première origine cachée dans le passé le plus reculé; actuellement elle ne naît pas, elle se continue seulement.

A chaque nouvelle bipartition du noyau, une partie de sa masse, le suc, fait retour, comme on sait, au protoplasma général, mais sa substance fondamentale se conserve distincte et se retrouve tout entière dans les deux nouveaux noyaux. La disparition complète d'un noyau pendant l'activité de la cellule, non par conjonction avec un autre, mais par dissolution de la substance nucléaire dans le protoplasma fondamental, est un phénomène très rare, mais dont on connaît pourtant quelques exemples. Dans les tubes polliniques, un peu avant la fécondation, il est impossible de retrouver les noyaux qui y existaient auparavant; même dans certains grains de pollen, le noyau a déjà disparu. Les plasmodes adultes des Myxomycètes paraissent également dépourvus de noyaux. Ce n'est pas à dire pourtant que dans ces exemples la substance nucléaire soit réellement détruite, elle peut n'être qu'éparpillée dans le protoplasma sous forme de très fins granules.

Quand la cellule perd son activité et meurt, le noyau y disparaît, naturellement, en même temps que le protoplasma.

Absence du noyau. — Dans la très grande majorité des plantes, la cellule possède un ou plusieurs noyaux. Beaucoup de Thallophytes qui passaient pour en être dépourvus ont en réalité dans leurs cellules un plus ou moins grand nombre de petits noyaux qui, par leur multiplicité et leur petitesse, ont échappé longtemps aux observateurs. Il reste cependant bon nombre de ces plantes où aucun noyau n'a pu être mis en évidence : tels sont les Algues du groupe des Cyanophycées et du groupe voisin des Bactériacées, les Champignons du groupe des Saccharomycètes, etc. Ce n'est pas à dire pour cela que la substance albuminoïde qui constitue la chromatine du noyau, que la nucléine y soit absente; au contraire, on a réussi à en constater la présence dans la Levûre de bière; mais elle est sans doute répandue, éparpillée sous forme de fins granules dans toute l'étendue du corps protoplasmique, et non pas condensée en un ou plusieurs noyaux.

Rôle du noyau. — Il n'en est pas moins vrai que l'existence très générale du noyau suffit à lui faire assigner dans la cellule un rôle très important. Mais quel est ce rôle? Quelle part prend la nucléine qui le compose essentiellement dans les phénomènes de nutrition et d'activité cellulaire? Est-il simplement le lieu de concentration et d'utilisation du phosphore? C'est ce qu'il n'est pas encore possible de préciser.

On sait que si l'en vient à fragmenter le corps protoplasmique d'une cellule renfermant de nombreux noyaux (Mucorinées, Siphonées, etc.), chaque fragment renfermant un ou plusieurs noyaux suffit à régénérer une cellule complète (voir p. 15). Il conviendrait, au point de vue qui nous occupe, de s'assurer si une portion du protoplasma de ces mêmes plantes assez petite pour ne contenir aucun noyau, ou encore une portion du protoplasma d'une cellule possédant un noyau unique, est capable ou non de vivre ultérieurement, en se reformant un noyau

et une membrane. Il paraît probable que non, mais il serait du plus haut intérêt de changer cette probabilité en certitude.

2. Dérivés inclus dans le noyau.

Substances diverses produites par le noyau. — Il se produit quelquefois dans la substance du noyau divers leucites et notamment des grains de chlorophylle, semblables à ceux du corps protoplasmique. Ces grains y sont assez nombreux pour que le noyau paraisse complètement vert (*Blasia pusilla*, diverses espèces de *Piper*, feuilles de *Magnolia grandiflora*, jeunes fruits de *Physalis Alkekengi*, etc.).

Il s'y forme aussi, dans quelques végétaux, une substance albuminoïde spéciale qui y cristallise et s'y dépose en nombreux cristalloïdes, comme on le voit dans toutes les régions de la plante chez les *Lathraea squamaria*, *Utricularia* et *Pinguicula*. Ce sont de minces tables en forme de rectangle, de losange ou de trapèze.

Le noyau sépare parfois dans sa masse de petits grains d'amidon (*Tradescantia*, *Emea*, *Chara crinita*, etc.), ou de fines gouttelettes d'huile grasse (*Arum*, etc.). Diverses matières colorantes le teignent çà et là uniformément soit en beau bleu (*Ajuga pyramidalis*, *Solanum nigrum*, etc.), soit en rouge rosé ou violacé (*Tradescantia*, *Solanum quincense*, *Podocarpus sinensis*, etc.). Il renferme quelquefois du tannin qui se colore en vert noirâtre par le chlorure de fer.

En résumé, le noyau paraît doué dans certaines circonstances d'une activité chimique comparable à celle du protoplasma général de la cellule ou de ses divers leucites. Mais sans doute c'est qu'alors il n'est plus véritablement le noyau, et qu'en perdant ses caractères propres il a passé en réalité à l'état de leucite.

§ 4

La membrane et ses dérivés (1).

À l'origine, le corps protoplasmique de la cellule est nu, protégé seulement par sa couche périphérique plus ferme et plus résistante. Cet état persiste quelquefois assez longtemps, comme on le voit dans les zoospores et les anthérozoïdes des Algues, dans les myxamibes et les plasmodes des Myxomycètes; la cellule se déplace alors, soit à l'aide de cils vibratiles, en conservant sa forme comme dans le premier exemple (fig. 510, 512, 515), soit en rampant et en modifiant incessamment son contour comme dans le second (fig. 515, 514, 515). Mais ordinairement le corps protoplasmique ne tarde pas à former dans son intérieur, à l'état de dissolution, une substance ternaire de nature encore inconnue, sans doute un hydrate de carbone, qui se rend peu à peu à la surface et s'y solidifie en une pellicule de cellulose, continue et transparente, limitée par un double contour: c'est la membrane. Pour la mettre en évidence, il suffit de contracter le protoplasma

(1) Mohl : *Vermischte Schriften*, Tübingen, 1845. — Trécul : *Ann. des sc. nat.*, 4^e série, II, p. 275, 1854. — Schacht : *Lehrbuch der Anat. und Physiol. der Gewächse*, 1856. — Nägeli : *Sitzungsberichte der Münch. Akademie*, 1864. — Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, 1867. — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877.

par l'action ménagée de l'alcool ou de la glycérine; elle reste en place (fig. 541, C).

Une fois formée et tant qu'elle demeure étroitement appliquée contre la couche périphérique du protoplasma, la membrane croît, d'abord en surface pour suivre l'extension du corps protoplasmique, puis en épaisseur pour lui assurer une protection de plus en plus efficace. En même temps ses propriétés physiques et chimiques se caractérisent de plus en plus. Quand sa croissance est achevée, il arrive souvent qu'elle se modifie; il se forme dans son épaisseur des substances nouvelles, issues, soit du corps protoplasmique et ne faisant alors qu'imprégner la cellulose primitive, soit d'une transformation locale de la cellulose elle-même. Ces modifications ultérieures sont très variées et le rôle en est très important. Pour étudier la membrane cellulaire, nous avons donc, comme pour le protoplasma et pour le noyau, à considérer d'abord la membrane fondamentale, et puis ensuite ses dérivés inclus.

1. La membrane.

Croissance de la membrane en surface. Forme de la cellule. — La croissance superficielle de la membrane est directement liée à celle du corps protoplasmique, qui la provoque et qui la règle. Tout accroissement de volume du protoplasma exerce, en effet, contre la membrane de dedans en dehors une pression qui la distend. Entre les molécules ainsi écartées viennent s'interposer de nouvelles particules similaires formées à l'état de dissolution dans le corps protoplasmique et bientôt il en résulte un nouvel état d'équilibre où la pression est nulle. Le protoplasma continuant à grandir détermine plus tard une nouvelle distension de la membrane, suivie aussitôt d'une nouvelle interposition de particules similaires venues de l'intérieur, et ainsi de suite. A la pression due à la croissance du corps protoplasmique s'ajoute, pour distendre la membrane, celle qui naît du jeu des phénomènes osmotiques dont le suc cellulaire est le siège, et qui provoque la turgescence de la cellule, sur laquelle on reviendra plus tard. Sans se rompre jamais et sans cesser pourtant d'être toujours étroitement appliquée à sa surface, la membrane suit de la sorte pas à pas l'extension progressive du corps protoplasmique.

Quelle que soit donc la forme, sphérique ou en parallélépipède, allongée en tube ou aplatie en table, étoilée ou rameuse, etc., que prend le corps protoplasmique par l'effet de sa croissance uniforme ou diversement localisée, intercalaire ou terminale (voir page 485), en se moulant toujours sur lui la membrane fixe cette forme et la conserve ensuite indéfiniment après qu'il a disparu. Aussi, remontant de l'effet durable à la cause éphémère, c'est par la forme de la membrane qu'on juge le plus souvent de la forme de la cellule tout entière, et c'est en étudiant les diverses particularités de cette forme que l'on arrive à connaître toutes les particularités correspondantes de la croissance du protoplasma qui la détermine (fig. 517). Si donc l'accroissement superficiel de la membrane est le même en tous les points, de façon qu'en grandissant la cellule conserve sa forme primitive, c'est la preuve que la croissance du protoplasma est elle-même uniforme. Ce cas est assez rare (spores, grains de pollen). Bien plus souvent, cer-

taines parties de la membrane s'accroissent pendant que les autres ne s'étendent pas, ce qui modifie la forme de la cellule et indique une localisation correspondante dans la croissance du protoplasma. Cette localisation peut s'opérer de deux manières dans la membrane, dont la croissance est tantôt terminale, et tantôt intercalaire.

La croissance est terminale quand, en un point de la périphérie, l'accroissement superficiel atteint un maximum, et va décroissant de tous côtés à partir de ce point pour devenir nul à une certaine distance. Ce point occupe alors l'extrémité arrondie d'une excroissance ou d'un tube cylindrique (poils, Algues filamenteuses, etc.). Si la cellule, primitivement ronde, possède dans sa membrane plusieurs maxima, plusieurs points de croissance terminale, elle devient étoilée (fig. 517, F). S'il se produit, au-dessous du sommet d'un tube en voie d'allongement terminal, de nouveaux centres de croissance dans la membrane, le tube se ramifie (beaucoup d'Algues filamenteuses : *Vaucheria*, *Bryopsis*, etc.; filaments des Champignons). Quand la croissance terminale se poursuit longtemps sur le tube principal et sur ses ramifications de divers ordres, qui vont se multipliant de plus en plus, la cellule ramifiée acquiert une grande dimension et si elle est libre couvre une grande surface (Siphonées, Mucorinées, fig. 518). Parfois cette croissance terminale est pour ainsi dire indéfinie, et c'est alors par dizaines et centaines de mètres que l'on peut estimer la longueur de la cellule, comme on le voit dans les énormes cellules laticifères des Mûriers, des Figuiers, etc., qui dans ces arbres s'étendent sans discontinuité depuis les extrémités des racines les plus basses jusqu'aux sommets des feuilles les plus hautes.

La croissance est intercalaire quand la distension de la membrane et l'interposition consécutive de nouvelles particules de cellulose est localisée dans une certaine zone de la paroi; zone qui seule s'étend et compose peu à peu une pièce nouvelle intercalée aux anciennes (*Spirogyres*, etc.)

Terminale ou intercalaire, la croissance superficielle de la membrane atteste et présuppose une localisation semblable dans la croissance du corps protoplasmique.

Croissance de la membrane en épaisseur. Sculpture. — A mesure qu'elle s'étend et surtout après qu'elle a terminé sa croissance superficielle, la membrane s'épaissit souvent et parfois jusqu'à acquérir plus de cent fois son épaisseur primitive. Tantôt l'épaississement a lieu vers l'intérieur en rétrécissant de plus en plus la cavité cellulaire, parfois jusqu'à l'oblitérer complètement (cellules périphériques de la graine des *Cydonia vulgaris*, *Plantago Psyllium*, *Cucurbita Pepo*, *Collomia*, fibres libériennes du Lin, du *Corchorus capsularis* (juté), du *Sponia Wightii*, etc.) : il est *centripète*. Tantôt il se produit vers l'extérieur en élargissant le contour externe de la cellule : il est *centrifuge*. Tantôt il s'opère à la fois vers l'intérieur et vers l'extérieur, avec rétrécissement de la cavité et dilatation simultanée du contour externe : il est *mixte*. Le mode centripète est le plus fréquent; il s'exerce toutes les fois que la cellule est étroitement appliquée de tous côtés contre les cellules voisines. Le mode centrifuge et le mode mixte se manifestent au contraire dans les cellules qui ont leur surface libre en totalité ou en partie.

Dans chacun de ces trois modes, l'épaississement peut être uniforme et le

même en tous les points (fig. 557) ; les deux contours de la membrane sont lis-

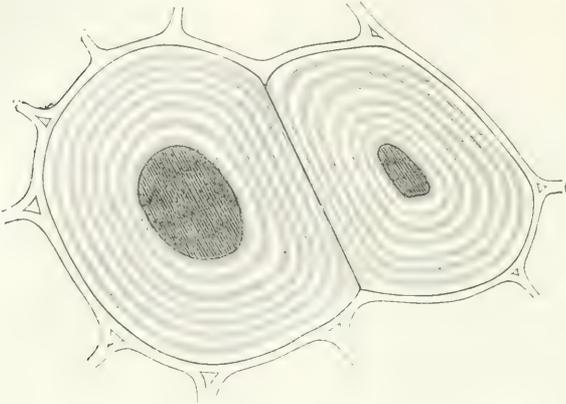


Fig. 557. — Section transversale de deux fibres libériennes de *Dionn edule*. La membrane est uniformément épaissie et composée de couches concentriques, alternativement plus denses (ombrées), et plus molles (laissées en clair) (Reinke).

ses (grains de pollen, spores, fibres libériennes de diverses plantes, etc.). Mais le plus souvent il est inégal, certaines places s'épaississant beaucoup, les autres peu ou pas du tout ; de là une sculpture, qui se dessine soit en creux, soit en relief, soit à la fois en creux et en relief, suivant l'étendue relative des places qui s'épaississent et de celles qui ne s'épaississent pas. Si la plus grande

partie, si ce qu'on peut appeler le fond de la membrane demeure très mince, la sculpture est tout entière

en relief ; elle est tout entière en creux, au contraire, si le fond s'épaissit beaucoup ; elle est partie en relief, partie en creux, si le fond prend une épaisseur moyenne. Sous l'une ou l'autre de ces trois formes, elle se dessine sur la face interne de la membrane quand l'épaississement est centripète, sur la face externe quand il est centrifuge, à la fois sur les deux faces quand il est mixte. D'où neuf cas à distinguer, dans chacun desquels, suivant la forme et la grandeur des places minces ou épaissies, la sculpture de la membrane peut revêtir les aspects les plus variés. Sans vouloir les décrire tous, il est nécessaire pourtant de signaler les principaux en les groupant dans l'ordre indiqué.

Épaississement centripète. — 1° Sculpture en relief.

— Le fond de la membrane restant mince, si l'épaississement n'a lieu qu'en certains points isolés, il en résulte autant de proéminences en forme de verrues, de cônes, de pointes (poils radicaux du *Marchantia polymorpha*, fig. 558). Dans le thalle des *Caulerpa* ces protubérances s'allongent en filaments, traversent la cavité de part en part, s'anastomosent fréquemment, s'épaississent et forment un lacs de cordons solides qui donnent à cette énorme cellule le soutien dont elle a besoin

Fig. 558. — Cellules du *Marchantia polymorpha*, diversement épaissies vers l'intérieur. A, moitié d'une élatère extraite du sporange, avec deux rubans spiralés ; A', portion de la même, plus fortement grossie ; B, une cellule du thalle avec épaississements réticulés ; C et D, poils radicaux munis de proéminences disposées sur un sillon spiralé de la membrane (Sachs).

(fig. 559). Un pareil lacs se rencontre dans le sac embryonnaire de quelques plantes (Véronique, Pédiculaire, Plantain). C'est encore par un épaississement

local de la membrane que se forment dans la feuille du Figuier, du Mûrier, de l'Ortie, ces protubérances en forme de poire où se dépose du carbonate de chaux et que nous étudierons plus tard sous le nom de *cystolithes*.

Quand la cellule est polyédrique, l'épaississement se localise parfois le long des arêtes (fig. 560) en formant dans chaque angle une sorte de demi-colonne (cellules dites de *collenchyme* dans les Umbellifères, Aroïdées, etc.), ou le long de la ligne médiane de deux faces longitudinales opposées et des deux bases qui les relie, de manière à envelopper la cellule d'un cadre continu (cellules de l'avant-dernière assise corticale dans la racine de l'If, du Thuia, du Cyprés, etc.). Ou bien encore, il se concentre sur chaque face en une série de bandes transversales, parallèles, équidistantes, de même longueur, qui se rattachent de chaque côté comme les barreaux d'une échelle à un montant provenant d'un épaississement le long de l'arête; c'est la sculpture dite *scalariforme* (fig. 561). Ailleurs, il forme, soit une série d'anneaux parallèles (fig. 562), soit un ruban spiralé continu ou plusieurs rubans spiralés parallèles montant le plus souvent vers la gauche (fig. 558, A), soit un réseau à mailles plus ou moins serrées (fig. 558, B). Anneaux et spires peuvent coexister et se continuer sur la même cellule. Parfois, comme dans la tige des Cactées,

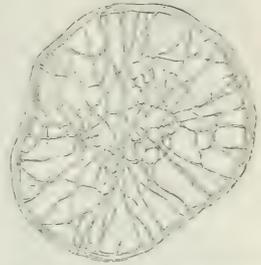


Fig. 559. — Section transversale du thalle unicellulaire du *Caulerpa prolifera*, montrant le lacs de cordons celluloseux (Reinke).

ils se projettent fort loin vers l'axe, sous forme d'une série de diaphragmes perforés au centre, ou d'une lame spiralée. Ils se trouvent quelquefois mis en liberté dans l'intérieur de la plante, soit parce que la mince membrane qui les porte se résorbe complètement (tige de Prêle, de Maïs, etc.), soit simplement parce qu'ils se décollent de la membrane sous l'influence des tractions dues à la croissance longitudinale du corps. Ainsi décollés, les rubans spiralés se déroulent sous le moindre effort, quand par exemple on vient à déchirer l'organe qui les renferme; ils continuent à relier l'une à l'autre et sur une grande longueur les parties séparées. C'est dans le bois des plantes vasculaires que l'on observe les exemples les plus beaux et les plus variés de ces diverses sculptures : scalariforme, annelée, spiralée, réticulée; dans les tiges à longs entre-nœuds et surtout dans les feuilles de ces plantes, on observe très fréquemment ce décollement des spires

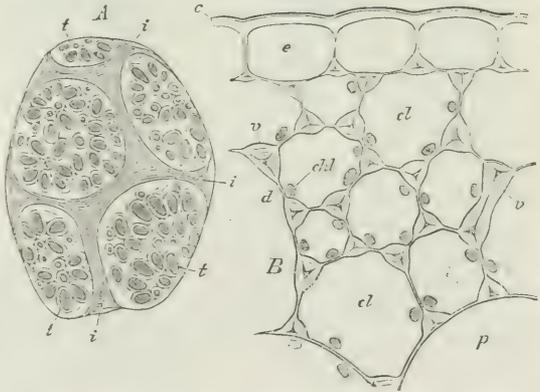


Fig. 560. — A, une cellule du parenchyme cotylédonaire du *Phaseolus multiflorus*, isolée par la macération; i, i, arêtes épaissies; t, t, faces munies de punctuations simples; B, c, épiderme et cl, collenchyme d'un pétiole de *Begonia*, montrant les épaississements v localisés dans les angles (Sachs).

effort, quand par exemple on vient à déchirer l'organe qui les renferme; ils continuent à relier l'une à l'autre et sur une grande longueur les parties séparées. C'est dans le bois des plantes vasculaires que l'on observe les exemples les plus beaux et les plus variés de ces diverses sculptures : scalariforme, annelée, spiralée, réticulée; dans les tiges à longs entre-nœuds et surtout dans les feuilles de ces plantes, on observe très fréquemment ce décollement des spires

qui deviennent déroulables. Enfin c'est encore à la sculpture en relief que se rattache le cas où, dans une cellule polyédrique, la membrane s'épaissit uniformément sur une seule de ses faces, en demeurant mince sur toutes les

autres; il en est ainsi d'ordinaire dans les cellules périphériques des feuilles, qui n'épaississent le plus souvent que leur face externe (fig. 560, B).

Quelle qu'en soit la forme particulière, ces accidents en relief ont toujours le même rôle, qui est tout mécanique. Avec la moindre dépense de matière, ils assurent à la membrane et à la cellule tout entière le soutien, la solidité qui lui est nécessaire, et cela sans nuire aux échanges osmotiques d'une cellule à l'autre, qui trouvent toujours à s'exercer largement à travers le fond de la membrane demeuré mince et très perméable.

2° Sculpture en creux.

— A mesure qu'il rétrécit ses mailles en élargissant les bandes qui les séparent, qu'il rapproche et élargit ses anneaux, ses tours de spire,

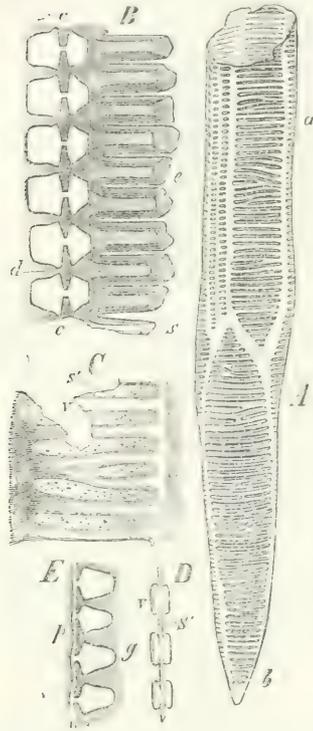


Fig. 561. — *Pteris aquilina*. A, moitié d'une cellule à sculpture scalariforme, isolée par la macération; B, portion de cette membrane, vue de face en *e*, en section en *cc*, pour montrer la forme d'abord élargie, puis rétrécie des bandes d'épaississement; C, partie d'une jeune cellule vue de face; D, la même en section; E, portion de membrane appliquée contre une cellule ordinaire, vue en section (Sachs).

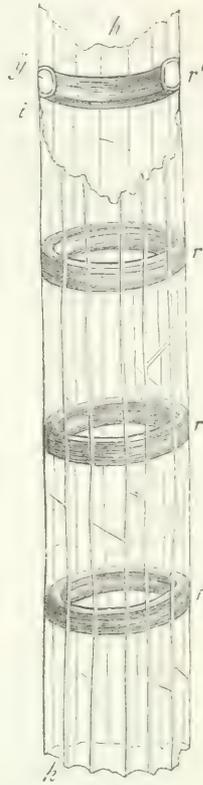


Fig. 562. — Cellule à sculpture annelée de la tige du Maïs. Sur la mince membrane *h*, on voit nettement les lignes de séparation des petites cellules voisines; *r, r'*, anneaux d'épaississement Sachs.

ses barreaux d'échelle, l'épaississement réticulé, annelé, spiralé, scalariforme, passe insensiblement à une sculpture correspondante en creux. Le plus souvent, en s'épaississant ainsi dans la majeure partie de sa surface, la membrane ne conserve sa minceur primitive que dans un certain nombre de petites places isolées qui, vues de face, tranchent en clair sur le fond terne, et qu'on appelle des *punctuations* (fig. 560, A, *t, t*). Elles sont arrondies ou ovales, parfois étendues transversalement en forme de *raies* qui, si elles sont très étroites, prennent l'aspect de fentes. Si ces raies ou ces fentes se trouvent disposées parallèlement les unes au-dessous des autres sur chaque face d'une cellule prismatique, on retombe sur la sculpture scalariforme en creux. Sur les cellules allongées

en tube, les punctuations sont disposées d'ordinaire en une ou plusieurs séries spiralées.

Quand elles sont étroites et traversent une membrane très épaisse, les punctuations deviennent autant de fins canalicules rayonnants; à mesure qu'ils avancent vers l'intérieur, ces canalicules convergent souvent et se réunissent plusieurs ensemble (fig. 565). Il en résulte que, si l'on en suit un de dedans en dehors, il paraît se ramifier progressivement pour aller poser ses multiples extrémités en divers points de la périphérie contre la membrane primitive. Ces canalicules s'anastomosent parfois en formant un réseau très compliqué (noyau du fruit de *Bertholletia excelsa*).

Quelle qu'en soit la forme, les punctuations se correspondent toujours exactement sur les deux faces en contact des cellules voisines; les canalicules de l'une, par exemple,

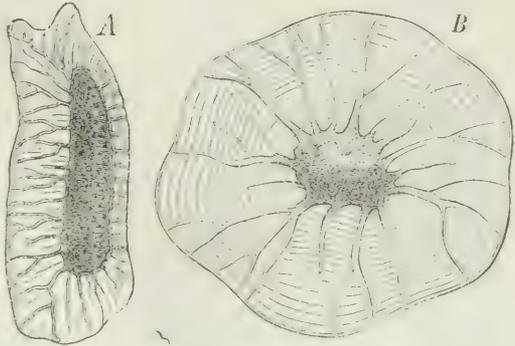


Fig. 565. — A, cellule sous-épidermique du rhizome du *Pteris aquilina*, isolée par la macération; à droite les canalicules sont simples, à gauche ils sont rameux (Sachs); B, cellule du péri-carpe ligneux de la noisette (Reinke).

continuent les canalicules de l'autre, dont ils sont seulement séparés par la mince membrane primitive. Tant que les cellules sont actives et vivantes, cette mince membrane persiste et maintient closes les punctuations; mais quand elles vieillissent et meurent, elle se résorbe quelquefois et, par les punctuations ouvertes, les cavités cellulaires communiquent désormais librement. La même résorption peut d'ailleurs s'opérer sur les punctuations qui occupent les faces libres des cellules périphériques; la cavité de la cellule morte communique alors directement avec le milieu extérieur, comme on le voit, par exemple, dans les feuilles des Sphaignes.

Cette exacte correspondance des punctuations de toute forme nous montre aussitôt leur rôle et en général celui de toute sculpture en creux. Le besoin de soutien et de protection étant ici largement assuré par l'épaississement du fond de la membrane, il s'agit de permettre aux échanges osmotiques de continuer à s'exercer entre les cellules voisines avec une intensité suffisante, malgré l'épaisseur croissante de la double muraille qui sépare leurs protoplasmas. Les punctuations des faces libres répondent au même besoin d'échange entre la cellule et le milieu extérieur.

La punctuation conserve souvent, dans toute son épaisseur, sa dimension, sa forme et sa direction primitives; elle est cylindrique. Vue de face, elle se montre alors limitée par un contour unique; c'est une punctuation simple (fig. 565). Mais il n'est pas rare que sa largeur aille en augmentant ou en diminuant progressivement à mesure que la membrane s'épaissit; elle prend la forme d'un tronc de cône qui tourne vers l'intérieur sa large base dans le premier cas, sa petite base dans le second. Il arrive même qu'après s'être d'abord élargie, la punctuation se rétrécit de nouveau, ou qu'après s'être rétrécie, elle s'élargit de nouveau; elle acquiert alors la forme de deux troncs de cône superposés par

leurs grandes bases dans le premier cas, par leurs petites bases dans le second. Dans une membrane suffisamment épaisse, la ponctuation peut même s'élargir et

se rétrécir plusieurs fois de suite (fibres âgées du *Caryota urens*). Vue de face, la ponctuation se montre dans ces divers cas pourvue d'un double contour, entourée par exemple de deux cercles concentriques, dont le second forme une aréole autour du premier; on la dit toujours *aréolée*.

Les longues cellules à quatre faces qui sont les principaux éléments du bois de la tige des Conifères ont sur les deux faces latérales une rangée de ponctuations aréolées rétrécies, tandis que les faces antéro-postérieures n'ont que des ponctuations simples (fig. 564). Exactement adossées, les ponctuations aréolées de deux cellules voisines dessinent dans

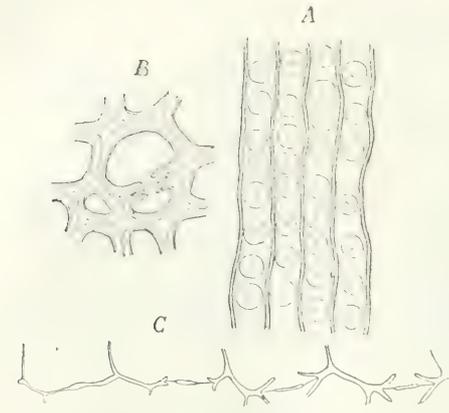


Fig. 564. — Ponctuations aréolées des cellules du bois de *Pinus Laricio*. A, vues de face sur les parois radiales; B, une ponctuation en coupe transversale; C, développement des ponctuations dans le *Pinus sylvestris* (d'après Sanio).

l'épaisseur de la double membrane de séparation autant d'espaces lenticulaires coupés en deux par la mince membrane primitive; épaissie au centre, celle-ci

se maintient quelquefois plane, mais le plus souvent elle se bombe et vient s'appliquer contre l'un des pores internes qu'elle bouche entièrement. Cette circonstance a fait croire qu'elle se résorbait. Ces ponctuations aréolées rétrécies sont d'ailleurs beaucoup plus fréquentes que les autres (vaisseaux du bois des *Dahlia* (fig. 565), *Populus*, *Punica*, *Gleditschia*, *Bassia*, etc., etc.). On trouve des ponctuations aréolées élargies dans les vaisseaux du bois de diverses Dicotylédones; en s'adossant d'un vaisseau à l'autre, elles dessinent dans l'épaisseur de la double membrane autant de vides en forme de sablier. Dans la sculpture scalariforme qui caractérise les éléments du bois des Fougères et autres Cryptogames vasculaires, la ponctuation allongée se rétrécit d'abord comme dans les Conifères, puis s'élargit de nouveau (fig. 561, B, D, E).

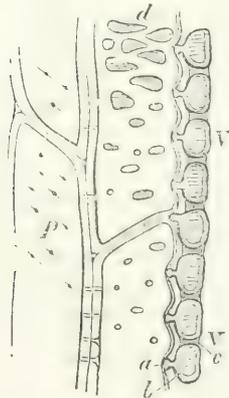


Fig. 565. — *Dahlia varriabilis*. V, portion de la membrane d'un vaisseau du bois à sculpture aréolée rétrécie confinante à des cellules munies de ponctuations simples; d, épaissement; a, b, épaissement; c, ouverture rétrécie de la ponctuation (Sachs).

En se rétrécissant, la ponctuation aréolée conserve souvent sa forme: circulaire par exemple, elle demeure circulaire et vue de face se montre bordée de deux cercles concentriques. Mais il n'est pas rare de voir sa forme s'altérer par les progrès de l'épaississement; largement circulaire au début, c'est-à-dire en dehors, elle se réduit, par exemple, en dedans à une étroite ellipse. Vue de face, elle affecte alors la forme d'un cercle entou-

rant une petite ellipse plus ou moins allongée (vaisseaux du bois de *Populus*, *Ilex*, *Parkia*, etc.); l'ellipse s'étire parfois en une fente qui traverse le cercle et même le dépasse fortement (bois de *Tacodium*, etc.). Si ces sortes de ponctuations aréolées sont très rapprochées, il arrive que leurs fentes, en s'allongeant ainsi, se confondent çà et là en une fente unique qui traverse jusqu'à cinq ou six aréoles voisines (vaisseaux du bois de *Gleditschia sinensis*). Sur les ponctuations adossées de deux cellules voisines, les ellipses ou fentes internes se croisent souvent à angle droit au centre de l'aréole circulaire. Un pareil croisement de fentes peut se manifester aussi dans l'épaisseur d'une membrane simple, dans une cellule isolée par exemple, parce que la ponctuation d'abord circulaire, puis allongée en fente, change ensuite de direction, tourne sur elle-même par les progrès de l'épaississement et s'ouvre enfin dans la cavité cellulaire perpendiculairement à sa direction primitive; c'est ce qu'on appelle une ponctuation *tournante* (fig. 566).

Les ponctuations simples se groupent parfois de manière à former des ponctuations composées. Il en est ainsi par exemple dans les cellules qui constituent les éléments essentiels du liber dans les plantes vasculaires. Toujours sur les faces transversales et souvent aussi sur les faces longitudinales, la membrane de ces cellules offre d'abord de larges places uniformément minces, à la surface desquelles se dessine bientôt un fin réseau d'épaississement, ressemblant à un grillage posé sur la vitre d'une fenêtre; aussi ces larges plages, ainsi décomposées en un grand nombre de ponctuations très fines, sont-elles nommées ponctuations *grillagées*. Elles se correspondent exactement d'une cellule à l'autre. Bientôt la mince membrane se résorbe au centre de

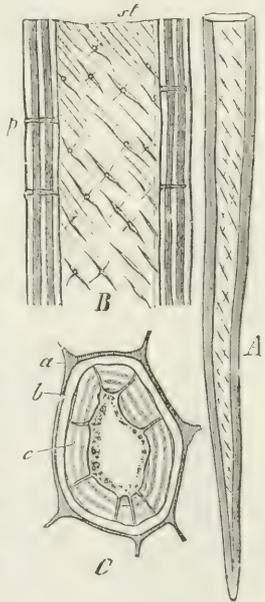


Fig. 566. — *Pteris aquilina*. A, moitié d'une cellule brune et épaissie de la tige, isolée par la macération et munie de ponctuations tournantes; B, une partie de la même, plus fortement grossie; C, section transversale de cette cellule (Sachs).

chaque maille du réseau; la double ponctuation grillagée devient une ponctuation *criblée* ou un *crible*, à travers les pores duquel les contenus gélatineux des cellules communiquent librement et se continuent directement par autant de filaments très étroits. Plus tard, à l'automne, les bandes anastomosées du réseau s'épaississent beaucoup et se gonflent latéralement de manière à obstruer les pores et à former tous ensemble en se rejoignant une plaque dite *callose*; cet épaississement calleux, ce *cal*, se résorbe au printemps suivant, ce qui rouvre les pores. La substance des plaques calleuses se colore fortement par le bleu d'aniline, qui ne colore pas le reste de la membrane, ce qui a permis récemment de la rechercher et d'en démontrer l'existence générale dans les cellules criblées des Phanérogames et çà et là chez les Cryptogames vasculaires (1). Quand la cloison transverse est horizontale, elle ne porte d'ordinaire qu'un seul

(1) Russow: *Ueber die Verbreitung der Callusplatten bei den Gefäßpflanzen* (Sitzungsberichte der Naturf. Gesellsch. zu Dorpat, 1881).

crible (fig. 567 et 568); quand elle est fortement oblique, on y voit une série de ponctuations criblées, échelonnées comme dans la sculpture scalariforme (fig. 569).

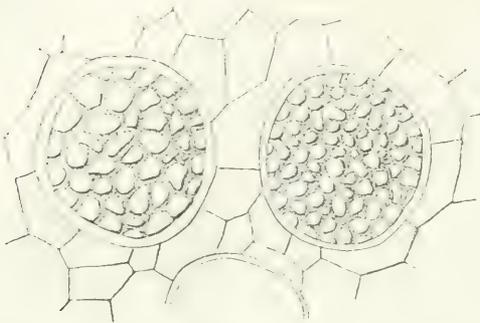


Fig. 567. — Portion d'une section transversale de la tige du *Lageneria vulgaris*, montrant deux cloisons transverses munies chacune d'une large ponctuation criblée (d'après de Bary).

Bien plus, si une cellule allongée vient à toucher successivement par un même côté plusieurs cellules courtes diversement sculptées, ce côté pourra offrir, suivant la hauteur, toutes les sculptures correspondantes.

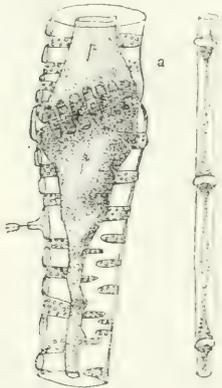


Fig. 538. — Cellules d'Érable portant de nombreuses ponctuations grillagées sur les faces latérales et une large plaque criblée sur la cloison transverse. Les épaississements calleux sont forminés en *a*, mais les pores sont encore ouverts et font communiquer les deux corps protoplasmiques *p, p*, contractés par l'alcool. A droite, une série de cellules ne portant que des cribles horizontaux; la plaque calleuse est complète et les pores fermés (d'après Hartig).

grains de pollen (fig. 206, 207 et suiv.) et sur les spores que l'on observe ces divers accidents en relief. Chez plusieurs Marattiacées (*Kaulfussia*, etc.), les cel-

La sculpture en creux se correspondant toujours sur les deux faces en contact des membranes voisines, il en résulte que si une cellule polyédrique touche par ses divers côtés des cellules portant différentes sortes de sculptures, elle y pourra être diversement sculptée. Elle présentera, par exemple, des ponctuations simples sur l'une, des ponctuations aréolées sur une autre, des raies sur une troisième, un réseau sur une quatrième, etc.

Bien plus, si une cellule allongée vient à toucher successivement par un même côté plusieurs cellules courtes diversement sculptées, ce côté pourra offrir, suivant la hauteur, toutes les sculptures correspondantes.

5° *Sculpture mi-partie en relief et en creux.* — Sur un fond de membrane moyennement épaissi, où les places demeurées minces dessinent des ponctuations, si certains points continuent de croître en formant des proéminences, la membrane se trouve sculptée à la fois en creux et en relief. On en voit un exemple dans les éléments du bois de l'If et du Cyprés-chauve qui portent en même temps des ponctuations aréolées et un ou plusieurs rubans spirales parallèles faisant saillie à l'intérieur.

Épaississement centrifuge. — Lorsque l'épaississement inégal est centrifuge, ce qui a lieu quand la cellule a sa surface libre en partie ou en totalité, le contour interne de la membrane est uniforme et c'est la face externe qui présente une sculpture soit en relief, soit en creux, soit mi-partie en relief et en creux.

1° *Sculpture en relief.* — Suivant la disposition des points où l'épaississement se localise, la mince membrane primitive se trouve recouverte de tubercules ou d'épines, de crêtes, de bandes anastomosées en réseau, d'anneaux parallèles, ou d'une spire continue. C'est principalement sur la face externe des cellules périphériques de la tige et des feuilles, sur les poils qui hérissent ces membres (fig. 52, *b, c*), surtout sur les

lules internes de la feuille projettent dans les interstices qui les séparent de longs filaments grêles, rameux, çà et là anastomosés, qui relient entre elles les faces externes des membranes dissociées. Ils sont en dehors ce que le lacis filamenteux de *Caulerpa* est en dedans.

Quelle qu'en soit la forme, le rôle de ces accidents en relief est de soutenir et de protéger la cellule. En outre, quand elle est libre et doit être disséminée (grains de pollen, spores), ils offrent une prise au vent et plus tard permettent à la cellule d'adhérer fortement où elle tombe.

2° *Sculpture en creux*. — Les places réservées dans l'épaississement général de la membrane sont encore ici des punctuations, mais qui s'ouvrent en dehors. On ne les observe que dans les cellules entièrement libres. Dans les grains de pollen, les punctuations arrondies sont les *pores* dont il a été déjà question (p. 597); quand elles sont allongées, elles y constituent les *plis*; pores et plis pouvant d'ailleurs, comme on sait, coexister sur le même grain (fig. 204-211). Les spores des Cryptogames présentent fréquemment aussi des punctuations de ce genre; on en constate jusque sur les spores extrêmement petites des Bactériacées (*Bacillus subtilis*, *B. Amylobacter*, etc.).

Leur rôle est toujours, d'abord de permettre au liquide extérieur, malgré la grande épaisseur et le peu de perméabilité du fond de la membrane, de pénétrer dans la cellule en quantité suffisante pour la nourrir, et plus tard de fournir des points d'expansion à son développement. En un mot, ce sont toujours des punctuations germinatives.

3° *Sculpture mi-partie en relief et en creux*. — Sur les spores et les grains de pollen, il n'est pas rare de voir la membrane moyennement épaissie présenter à la fois à sa surface externe des saillies et des creux: un réseau saillant, par exemple, au fond de chaque maille duquel est creusée une punctuation, ou bien des épines séparées çà et là par des pores (fig. 205, A et B). Chacune de ces sculptures exerce d'ailleurs indépendamment la fonction qui lui est propre.

Épaississement mixte. — Dans les cellules libres, la membrane s'épaissit parfois inégalement aussi bien vers l'intérieur que vers l'extérieur, et ses deux faces portent alors une sculpture. Ainsi des grains de pollen déjà munis en dehors d'accidents en relief ou en creux, comme il vient d'être dit, présentent parfois en dedans un certain nombre de tubercules proéminents, disposés d'ordinaire exactement en regard des punctuations externes (fig. 205, B, fig. 502, B).

Épaississement transitoire faisant fonction de réserve. — Comme on l'a vu déjà pour l'épaississement calleux du réseau des punctuations criblées, ces proéminences internes des grains de pollen n'ont qu'une existence éphémère.

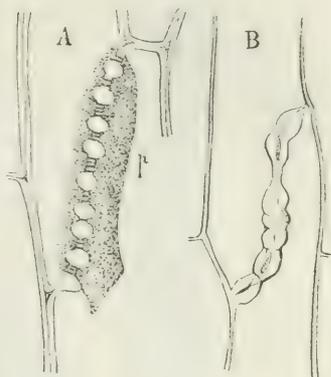


Fig. 509. — *Vitis vinifera*. Section longitudinale d'une cloison oblique qui sépare deux cellules criblées superposées. Elle est munie d'une série de punctuations criblées échelonnées. A, en été; les pores sont ouverts et traversés par le protoplasma *p*, contracté par l'alcool. B, en hiver; les pores sont fermés par le développement du cal, qui se rejoint d'une punctuation à l'autre en une plaque calleuse générale (d'après de Bary).

Quand la cellule se développe et se dispose à pousser un tube pollinique par quelqu'un de ses pores, le tubercule correspondant s'amollit et s'étire en s'amincissant pour entrer dans la constitution de la membrane du tube (fig. 502). Son rôle est dès lors évident : c'était une réserve de cellulose accumulée par avance au lieu même d'utilisation.

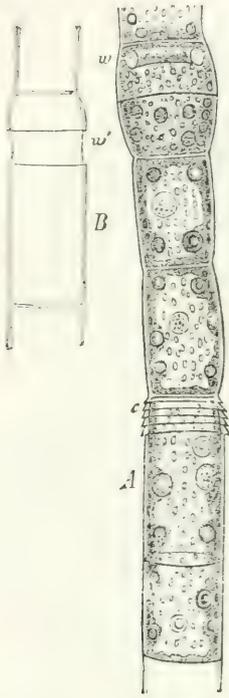


Fig. 570. — A, portion du thalle d'un *Oedogonium*, montrant en *w* le bourrelet d'épaississement. B, montre en *w'* la membrane rompue et le bourrelet étalé en une zone intercalaire. C'est cette rupture répétée en des points voisins qui donne lieu aux calottes *c* (Sachs).

Les *Oedogonium* nous offrent un autre exemple d'épaississement interne transitoire faisant fonction de réserve pour la croissance superficielle (fig. 570). Au-dessous de la cloison transverse qui sépare deux cellules consécutives du filament, la membrane s'épaissit le long d'un anneau et forme un bourrelet proéminent. Plus tard, elle se fend circulairement en dehors le long de cet anneau et se sépare en deux portions qui s'écartent progressivement l'une de l'autre ; mais en même temps le bourrelet amolli s'étale à mesure, de manière à former une zone de nouvelle membrane intercalée entre les deux portions anciennes. C'est par ce curieux mécanisme que la cellule de ces plantes s'agrandit.

Cet épaississement transitoire de la membrane se présente ailleurs sous un autre aspect. C'est la membrane tout entière, fortement épaissie, d'une cellule ou d'un groupe de cellules semblables, qui à un moment donné est redissoute et disparaît pour servir à la formation des membranes des cellules nouvelles qui se produisent dans le voisinage. Il en est ainsi, par exemple, dans la graine du Dattier, du Caféier, du Caroubier, etc., au moment de la germination.

Épaississement local amenant le cloisonnement centripète de la cellule. — Qu'un anneau d'épaississement, comme celui des *Oedogonium*, s'avance progressivement vers l'intérieur, en étranglant à mesure le corps protoplasmique, jusqu'à oblitérer l'orifice central, la cavité cellulaire se trouvera partagée en deux par

une cloison complète. C'est ainsi que les cellules superposées qui composent le corps filamenteux des *Spirogyra* et *Cladophora*, quand elles ont atteint une certaine longueur, se divisent en deux moitiés égales par une cloison centripète très mince qui s'épaissit plus tard. C'est de la même manière que se cloisonne çà et là, notamment à la base des sporanges, la cavité de l'unique cellule ramifiée des *Bryopsis*, *Codium*, *Valonia*, *Derbesia*, etc., avec cette légère différence, que le bourrelet annulaire s'épaissit beaucoup avant de se fermer en une cloison complète. C'est encore ainsi que se forment les cloisons dans les cellules rameuses des Mucorinées, des Saprôlégnées et autres Champignons, ainsi que dans les tubes polliniques (*Allium ursinum*, etc.), toutes les fois qu'au point considéré le protoplasma est creusé d'une cavité remplie par le suc cellulaire. Dans les Floridées aussi, les cellules se cloisonnent souvent de la sorte, avec cette dif-

férence que le diaphragme demeure incomplet, perforé au centre d'un pore à travers lequel les corps protoplasmiques se continuent directement.

Cloisonnement simultané ou centrifuge. — Mais le plus souvent la lame membraneuse qui cloisonne la cellule a une origine un peu différente; elle ne procède pas de la membrane primitive par voie d'épaississement annulaire; elle n'est pas centripète. Sa substance se dépose dans la masse même du protoplasma et s'y solidifie en une mince lamelle continue, ordinairement précédée au même endroit par une couche de très petits granules qui sont, ici de l'amidon, là une matière voisine, et qui disparaissent à mesure qu'elle se forme. Tantôt cette lamelle apparaît en même temps dans toute la largeur de la cellule, reliant du même coup l'une à l'autre les faces opposées de la membrane externe: la cloison est simultanée. Tantôt elle se forme d'abord dans la région centrale et s'avance peu à peu vers la périphérie pour se raccorder tout autour avec la membrane externe; la cloison est centrifuge. Cette différence dépend de la richesse de la cellule en protoplasma. Le cloisonnement simultané est surtout extrêmement répandu.

C'est de cette manière que dans une tige, une feuille, une racine en voie de croissance, les cellules se divisent en deux dès qu'elles ont acquis une certaine dimension; c'est aussi de la sorte que se cloisonnent les cellules du thalle des Algues et des Champignons, toutes les fois qu'au point considéré le protoplasma est continu dans toute la largeur. Nous aurons à revenir plus loin sur ce cloisonnement.

Structure et propriétés physiques de la membrane. — A mesure qu'elle s'épaissit, que ce soit uniformément ou inégalement, vers l'intérieur ou vers l'extérieur, la membrane se différencie en une série de couches concentriques, alternativement plus brillantes et plus ternes, la couche la plus externe ainsi que la plus interne étant toujours brillantes. Faiblement épaissie, la membrane n'a ordinairement que trois couches; fortement épaissie, elle peut en compter jusqu'à cinquante et plus (fig. 557, 565). Ici, comme dans les grains d'amidon, cette stratification est due à une inégalité alternative dans la répartition de l'eau de constitution suivant l'épaisseur; les couches les plus denses et les plus réfringentes sont les moins aqueuses; les couches les plus molles et les plus ternes sont les plus hydratées. L'eau n'est pas non plus distribuée uniformément suivant la surface dans toute l'étendue d'une même couche. Les couches se montrent, en effet, composées d'un système de lames minces, qui les traversent toutes ensemble, alternativement plus réfringentes, moins aqueuses, et plus ternes, plus hydratées.

C'est sur les coupes transversales et longitudinales de la cellule que l'on voit le mieux les couches concentriques; c'est de face au contraire que l'on aperçoit le mieux les lamelles, sous forme de stries parallèles. Il y a deux systèmes croisés de lamelles ou de stries; quelquefois l'un est longitudinal, l'autre transversal formant des anneaux superposés (fibres libériennes du *Welwitschia*, etc.); le plus souvent ils sont obliques, parfois enroulés en hélice (fibres libériennes de la Pervenche, etc.). L'un des deux systèmes est souvent beaucoup plus net que l'autre, qui devient parfois méconnaissable (fig. 571, bois du Pin, du Mélèze, etc.). Ou bien encore, l'un des systèmes est plus accusé dans une couche de la membrane et l'autre dans une autre couche.

On a comparé avec raison cette triple stratification aux trois plans de clivage des cristaux clivables suivant trois directions. Due à une inégale répartition de l'eau dans les trois sens, elle disparaît avec la cause qui la produit, toutes les fois que l'on uniformise l'eau dans la membrane, soit en la desséchant, soit au contraire en la gonflant fortement sous l'influence des acides ou des alcalis.

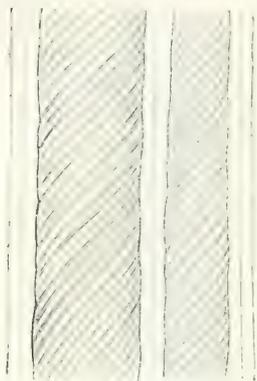


Fig. 571. — Stries spiralées sur les éléments du bois du Mélèze (Reinke).

Dans le premier cas, les couches molles en perdant leur eau deviennent semblables aux couches dures; dans le second, ce sont les couches dures qui en gagnant de l'eau s'assimilent aux couches molles. On la fait apparaître, au contraire, dans toute sa netteté en amenant au maximum l'inégalité de répartition de l'eau entre les diverses couches; à quoi l'on arrive, soit en provoquant un léger gonflement de la membrane par l'action modérée des acides ou des alcalis, soit au contraire par une légère dessiccation.

C'est dans les larges cellules à membrane uniformément épaissie que les stries se voient avec le plus de netteté (*Valonia utricularis*, poils des *Opuntia*, cellules des tubercules de *Dahlia* où elles sont extrêmement marquées); mais on les reconnaît aussi sur des membranes ornées de sculptures plus ou moins compliquées, par exemple sur les larges vaisseaux du bois de la tige et surtout de la racine de la Courge, sur les cellules aréolées du bois des Conifères, etc.

Ceci posé, la structure de la membrane est facile à comprendre. Faisons pour un moment abstraction des couches concentriques; aux points de rencontre des stries denses se trouvent les places les plus denses, les moins aqueuses de la membrane, aux points de croisement des stries molles, les places les plus molles, les plus hydratées, enfin aux points d'intersection des stries denses et des stries molles, les places de moyenne densité, moyennement aqueuses. Par ces intersections de lamelles, la membrane se trouve donc découpée en prismes juxtaposés perpendiculaires à sa surface. Les couches concentriques découpent maintenant chacun de ces prismes parallèlement à sa base en tranches alternativement dures et molles; aussi, quand elles sont peu développées, la structure prismatique de la membrane apparaît-elle avec beaucoup de netteté (macrospores de Pilulaire, certains grains de pollen, etc.). En définitive, la membrane est composée, comme on voit, de petits parallépipèdes juxtaposés et superposés, qui diffèrent entre eux par la proportion d'eau qu'ils renferment.

Les propriétés physiques de la membrane sont étroitement liées à sa structure. Elle est solide, mais très perméable à l'eau et aux gaz. Sa résistance à la pression et à la traction varie beaucoup dans une même plante suivant les cellules considérées, et dans une même sorte de cellules suivant les plantes. Ainsi, pendant que diverses membranes se déchirent sous le moindre effort, celles de certaines fibres libériennes ont une résistance comparable à celle de l'acier. Dans une même membrane, la résistance augmente d'ailleurs à mesure que diminue l'eau d'imbibition.

La membrane est élastique et son élasticité augmente d'ordinaire avec la quantité d'eau d'imbibition, en même temps que sa densité et son pouvoir réfringent diminuent. Dans les cellules allongées, comme celles du bois, le coefficient d'élasticité a une valeur très différente suivant la longueur, suivant le rayon et suivant la tangente transversale; en d'autres termes, la membrane a trois axes d'élasticité. L'axe de plus grande élasticité est toujours dirigé suivant la longueur, celui de moyenne élasticité suivant le rayon, celui de plus petite élasticité suivant la tangente transversale. Ainsi, par exemple, dans le bois de la tige de l'Orme, on trouve pour la valeur du coefficient d'élasticité : suivant la longueur 1165, suivant le rayon 125, suivant la tangente 65. La conductibilité de la membrane pour l'eau, le son, la chaleur, l'électricité, varie dans les trois directions rectangulaires de la même manière que son élasticité. Au contraire, le coefficient de dilatation par la chaleur est beaucoup plus grand dans le sens du rayon que suivant la longueur : 25 fois plus grand dans le Buis, 12 fois dans le Chêne, 8 fois dans l'Érable. Il en est de même du gonflement par l'eau, qui dans le Sapin est 28 fois plus fort suivant le rayon que suivant la longueur.

Au point de vue optique, la membrane est biréfringente et d'autant plus qu'elle renferme moins d'eau de constitution. Sa double réfraction est presque toujours négative, contrairement à celle des grains d'amidon qui est toujours positive; seules, les membranes de quelques Algues marines (*Caulerpa*) ont la double réfraction positive. L'un des axes d'élasticité optique est toujours dirigé suivant le rayon, c'est-à-dire perpendiculairement aux couches concentriques, les deux autres, égaux ou inégaux, sont dans le plan tangent, perpendiculaires aux deux systèmes de stries. Mais la grandeur de ces trois axes varie suivant les cellules; elle change même quelquefois d'une couche à l'autre dans une même membrane. Ainsi, dans le *Chara hispida*, la membrane est formée de trois couches concentriques; dans l'externe et dans l'interne, le plus grand axe d'élasticité optique est transversal, le moyen longitudinal, le plus petit radial; dans la moyenne au contraire, c'est le plus petit axe qui est transversal. En conséquence de sa biréfringence et de sa structure prismatique, toute membrane fortement épaissie présente sur sa section transversale, avec les Nicols croisés, la croix noire bien connue dans les grains d'amidon. Ni la pression, ni la traction ne modifient la biréfringence de la membrane; cette propriété appartient donc bien aux éléments qui la constituent, elle ne résulte pas des pressions internes auxquelles ils peuvent être soumis.

Enfin, la membrane est diamagnétique.

En résumé, la stratification de la membrane et l'ensemble des propriétés physiques qui en dépendent, surtout les caractères optiques, conduisent à y admettre, comme dans les grains d'amidon, une structure cristalline, à la considérer comme résultant de la juxtaposition de cristalloïdes prismatiques biréfringents.

Composition et propriétés chimiques de la membrane. — La membrane de la cellule vivante est formée de substance solide et d'une certaine quantité d'eau d'imbibition, inégalement répartie dans la masse, comme on sait, mais dont la proportion moyenne varie beaucoup d'une cellule à l'autre. Si l'on fait abstraction d'une petite quantité de matières minérales, qui restent comme

endres après la combustion (1), la substance solide est constituée par un hydrate de carbone offrant la même composition que l'amidon et la dextrine ($C^{12}H^{10}O^{10}$)ⁿ, mais plus fortement condensé, pour lequel par conséquent n est supérieur à 5. On lui donne d'une façon générale le nom de *cellulose*; mais c'est ici comme on l'a vu plus haut pour la dextrine : il y a plusieurs celluloses diversement condensées, sans qu'on soit arrivé encore à définir chaque degré de condensation par des propriétés et des réactions bien tranchées. Par l'ébullition avec les acides, la cellulose la plus condensée s'hydrate et se dédouble en un équivalent de maltose et en une cellulose moins condensée d'un degré. En prolongeant l'action, celle-ci s'hydrate à son tour et se dédouble de la même manière. On arrive ainsi, après trois ou quatre hydratations et dédoublements successifs, à la granulose bleissant directement par l'iode, point à partir duquel le chemin nous est connu qui, par l'amidon soluble, conduit aux dextrines pour aboutir d'abord au maltose et enfin au glucose. Le glucose est le terme final de l'action des acides sur la membrane.

La moins condensée des celluloses, dont la formule peut s'écrire ($C^{12}H^{10}O^{10}$)⁶, celle qui constitue la membrane de la plupart des jeunes cellules et qu'on peut nommer la cellulose proprement dite, a les propriétés suivantes. Elle est solide, blanche, translucide, insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, les acides et les alcalis étendus. Sa densité est égale à 1,45. Un seul liquide la dissout, c'est la solution ammoniacale d'oxyde de cuivre. Elle est précipitée de cette dissolution sous forme de flocons gélatineux par l'eau, les acides étendus et par certains sels. Bouillie dans un mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, la cellulose est attaquée, dissoute, oxydée, et produit finalement de l'acide oxalique. Les acides chlorhydrique et sulfurique concentrés, le chlorure de zinc sirupeux, l'attaquent à froid et, en l'hydratant, la transforment d'abord en granulose. Elle ne se colore pas par l'iode seul, mais, après l'action de l'acide sulfurique concentré ou du chlorure de zinc, l'iode la colore en bleu. Le bleu de quinoléine et le brun d'aniline se fixent sur elle et colorent la membrane.

Définie par ces diverses réactions, la cellulose proprement dite se présente sous deux variétés : l'une est attaquée et dissoute par le *Bacillus Amylobacter*, qui la décompose en acide butyrique, acide carbonique et hydrogène (cellules des tubercules de Pomme de terre, de l'amande des graines, du parenchyme des feuilles, etc.); l'autre n'est pas attaquée par lui (membrane des fibres libériennes, des cellules laticifères, etc.). Par l'action de cet agent, c'est-à-dire en faisant macérer dans l'eau à une douce chaleur les organes qui les renferment, on parvient donc à isoler complètement les cellules inattaquées. Bien plus, ces deux variétés de cellulose se rencontrent parfois dans les diverses couches d'une même membrane. La couche externe, par exemple, qui réunit toutes les cellules en tissu est dissoute par l'*Amylobacter*, tandis que la couche interne n'est pas attaquée; la macération ne fait alors que dissocier les cellules (rhizome de Moschatelline, etc.).

Beaucoup de membranes sont formées par une cellulose plus condensée, qu'on

(1) Autant qu'on en peut juger par les analyses des cendres obtenues avec les membranes mortes qui composent le bois des arbres, les matières minérales de la membrane vivante consistent en sulfates, phosphates, silicates et quelquefois chlorures, de potasse, de chaux, de magnésie et quelquefois de soude.

peut écrire, par exemple, $(C^{12}H^{10}O^{16})^7$. Elle ne se dissout pas dans la solution cupro-ammoniacale; elle ne se colore pas en bleu par l'acide sulfurique et l'iode ou par le chlorure de zinc iodé. C'est seulement après l'ébullition avec les acides étendus, qui en l'hydratant et la dédoublant la ramène à l'état de cellulose proprement dite, qu'elle acquiert ces deux propriétés. Elle n'est pas attaquée par l'*Amylobacter*. On lui a donné le nom de *paracellulose* (1).

La plupart des Champignons, notamment les Ascomycètes et les Basidiomycètes, ont leurs membranes constituées par une cellulose encore plus condensée et plus résistante, qu'on a nommée tour à tour *fungine* et *métacellulose*. Ni l'ébullition avec les acides ou les alcalis étendus, ni même l'ébullition avec l'acide chromique, ou avec le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse ne suffisent à l'attaquer et à la ramener à l'état de cellulose proprement dite. On y réussit cependant quand on ajoute aux traitements précédents un séjour très long, de deux ou trois semaines et davantage, dans la potasse concentrée fréquemment renouvelée, surtout si l'on finit par une ébullition dans la potasse (2). La membrane bleuit alors par l'acide sulfurique et l'iode ou par le chlorure de zinc iodé; elle se dissout aussi dans le liquide cupro-ammoniacal (*Agaricus campestris*, *Polyporus fomentarius*, *Davalea quercina*, *Cladonia fragilis*, etc.). D'autres Champignons (Mucorinées, Saprologéniées, etc.), ont au contraire leurs membranes formées de cellulose proprement dite.

Enfin, parmi les Ascomycètes, il en est un certain nombre chez qui la membrane de certaines cellules bleuit en totalité ou en partie par l'iode seul, montrant ainsi qu'elle est formée de granulose (lichénine) (thalle du *Cetraria islandica*, asques des *Peltigera*, etc.). Ce bleuissement direct s'observe aussi çà et là chez les Phanérogames (cotylédons des *Schotia*, *Tamarindus*, *Hymenwa*, etc.).

En résumé, on voit que l'hydrate de carbone $(C^{12}H^{10}O^{16})^n$ entre dans la constitution de la membrane au moins sous quatre états de condensation différents, le degré inférieur se confondant avec la granulose; chacun de ces états peut d'ailleurs offrir, comme on l'a vu pour la cellulose proprement dite, plusieurs modifications secondaires.

Mécanisme de la croissance de la membrane. — Il est temps maintenant de se demander par quel mécanisme la membrane s'accroît en surface et en épaisseur.

La croissance superficielle ne peut s'expliquer que par l'introduction latérale de particules nouvelles de cellulose entre les anciennes; cette introduction est favorisée par la pression exercée de dedans en dehors contre la membrane, tant par le protoplasma qui s'accroît que par l'eau attirée par les propriétés osmotiques du suc cellulaire, pression qui distend la membrane et écarte les particules solides qui la composent. Les molécules nouvelles se déposent sur les faces latérales des petits prismes constitutifs, qui grossissent, ou bien elles se condensent en prismes nouveaux interposés aux anciens. En augmentant de volume, les prismes denses absorbent de l'eau, la répartissent inégalement dans leur masse et se séparent en plusieurs prismes de réfringence différente; de sorte que la membrane conserve sa structure primitive.

(1) Frémy et Urbain : *Études chimiques sur le squelette des végétaux* (Comptes rendus, 5 décembre 1881).

(2) Richter : *Sitzungsberichte der Wiener Akad.*, 5 mai 1881.

La croissance en épaisseur, si elle est centripète, paraît avoir lieu dans certains cas par apposition de particules nouvelles de cellulose sur les bases internes et denses des prismes constitutifs. A mesure que le prisme s'allonge ainsi vers l'intérieur, il absorbe de l'eau qui s'y répartit inégalement et son parallépipède interne se scinde en trois dont le médian est très hydraté; le nombre des couches concentriques se trouve ainsi augmenté, la plus interne demeurant toujours une couche dense. En est-il de même dans tous les cas? C'est ce qu'il est impossible d'affirmer pour le moment (1). Quand il est centrifuge, l'épaississement peut s'expliquer aussi par une apposition de cellulose sur les bases externes des prismes élémentaires, ce qui exige, il est vrai, que la membrane soit imbibée dans toute son épaisseur par une dissolution de la substance soluble qui devient de la cellulose, mais cette imbibition est exigée déjà pour la croissance en surface.

En résumé, la membrane cellulaire, constituée, on l'a vu, comme un grain d'amidon, s'accroît essentiellement comme un grain d'amidon, avec cette différence importante, qu'en raison de sa situation externe elle se trouve soumise à une forte pression du dedans; aussi longtemps que cette pression s'exerce, les prismes constitutifs fortement écartés peuvent se nourrir latéralement ou admettre entre eux de nouveaux éléments semblables, ce qui n'a pas lieu dans les grains d'amidon. Douée d'une structure cristalline, la membrane s'accroît en définitive comme les cristaux, c'est-à-dire par apposition de substance à la surface des éléments cristallins qui la constituent.

2. Dérivés inclus dans la membrane.

Par les progrès de l'âge, la membrane fondamentale que nous venons d'étudier subit souvent des modifications qui en changent de diverses manières les propriétés physiques et chimiques. Ces modifications s'étendent parfois à la membrane tout entière, mais le plus souvent, quand elle est très épaisse, elles ne frappent qu'un certain nombre de ses couches concentriques, les autres conservant leur caractère primitif. La membrane se trouve alors différenciée en plusieurs systèmes de couches, formant autant d'enveloppes ou de feuillets distincts; la différence de propriétés peut être assez grande pour amener la dissociation complète de ces divers systèmes de couches et l'exfoliation partielle de la membrane. Les changements ainsi introduits sont de deux sortes: tantôt c'est une transformation entière et irrévocable de la cellulose en un autre principe chimique; tantôt ce n'est qu'une imprégnation de la cellulose par une substance différente qui, une fois écartée, laisse reparaitre les caractères primitifs. Etudions d'abord les principales transformations de la cellulose, puis les plus importantes parmi les incrustations qu'elle subit.

(1) On admettait autrefois, à tort, que les diverses couches concentriques, alternativement brillantes et ternes, de la membrane proviennent directement d'un épaississement par apposition interne. Depuis M. Nägeli (1858), on est presque unanime à considérer, au contraire, l'introduction des particules nouvelles comme ayant lieu à la fois dans toute l'épaisseur de la membrane, ou comme on dit par *intussusception*, manière de voir qui paraît incompatible cependant avec plusieurs faits certains. Le récent travail de M. Schimper, en la démontrant inexacte pour les grains d'amidon, l'a rendue douteuse pour la membrane cellulaire.

Cutinisation et subérification. — Les cellules de l'assise périphérique des tiges, des feuilles, des thalles, les cellules qui deviennent libres, comme les spores et les grains de pollen, transforment progressivement de dehors en dedans les couches externes de leur membrane en une substance différente appelée *cutine*, tandis que les couches internes demeurent à l'état de cellulose pure. Entre les deux, on trouve souvent une série de couches où la cellulose n'a subi qu'une transformation incomplète, où elle est seulement imprégnée de cutine. L'ensemble des couches complètement cutinisées, forme ce qu'on appelle la *cuticule*: celles où la cutine n'existe qu'à l'état d'imprégnation sont dites *cuticulaires*.

Dans les cellules libres, la cutinisation a lieu également sur tout le pourtour de la membrane épaissie de la cellule et s'étend à tous ses accidents en relief; elle est nulle ou très faible sur les accidents en creux. L'ensemble des couches cutinisées forme ce qu'on appelle dans les grains de pollen l'*exine*, dans les spores l'*exospore*, tandis que l'ensemble des couches restées à l'état de cellulose y est nommé respectivement l'*intine*, l'*endospore* (voir fig. 204, 205 et 212, *e*). Dans les cellules de l'assise périphérique des tiges et des feuilles, la cutinisation tantôt se limite à la face externe des cellules, tantôt envahit aussi leurs faces latérales (feuilles de Houx, d'Agave, d'Aloës, etc.); la face interne ne se cutinise ordinairement pas.

La cutine se colore en jaune ou en brun par l'iode et par le chlorure de zinc iodé; elle fixe énergiquement les couleurs d'aniline, notamment la fuchsine qui la colore en rose. Elle est insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, dans le liquide cupro-ammoniacal et dans l'acide sulfurique concentré; l'acide nitrique, et mieux le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, l'attaque à l'ébullition et la décompose en donnant notamment de l'acide subérique. Elle se dissout aussi dans la potasse concentrée et bouillante. Elle résiste indéfiniment à l'action corrosive du *Bacillus Amylobacter* qui dissout, comme on sait les couches restées à l'état de cellulose pure, et plus tard aussi celles où la cellulose est seulement imprégnée de cutine. Sa composition chimique est ternaire, exempte d'azote, beaucoup plus pauvre en oxygène que la cellulose; elle peut s'exprimer par la formule $C^{12}H^{10}O^2$. Après l'ébullition dans l'acide nitrique ou la potasse, qui les débarrasse de la cutine, les couches cuticulaires bleuissent de nouveau par le chlorure de zinc iodé et se dissolvent dans le liquide cupro-ammoniacal.

Dans la tige et souvent dans la racine, les assises de cellules situées au-dessous de la couche périphérique, et parfois aussi certaines assises plus internes, subissent par les progrès de l'âge une transformation qui rend leur membrane peu perméable aux liquides et aux gaz, fortement élastique, très réfringente avec des reflets irisés, assez souvent colorée en jaune ou en brun. Leur ensemble forme ce qu'on appelle le *liège* ou *suber*, si fortement développé sur la tige de l'Orme, de l'Érable et surtout du Chêne-liège. La subérification s'étend de bonne heure à toute la surface et à toute l'épaisseur de la membrane; mais tantôt elle est totale et tantôt partielle. Dans le premier cas, la cellulose y est tout entière transformée en *subérine* (Saulle, Hêtre, etc.). Dans le second, la couche interne n'est qu'imprégnée de subérine et après l'action de la potasse elle bleuit par le chlorure de zinc iodé (Peuplier, Platane, etc.). Ainsi subérifiée, la membrane se colore en jaune par l'iode et le chlorure de zinc iodé; elle n'est pas attaquée

par l'acide sulfurique; l'acide nitrique la dissout à l'ébullition en formant de l'acide subérique; elle se dissout à chaud dans la potasse concentrée; elle résiste tout entière à l'action de l'*Amylobacter*. En un mot, la subérine se montre fort analogue, si elle n'est pas identique à la cutine.

Cutinisation et subérification ont d'ailleurs le même rôle: protéger les parties internes, la cellule à laquelle appartient la membrane dans le premier cas, l'ensemble des cellules sous-jacentes dans le second.

Gélification. — Dans certaines couches de la membrane, la cellulose se transforme souvent en une substance isomère, de consistance cornée à l'état sec, qui sous l'influence de l'eau se gonfle énormément et forme une sorte de gelée ou de mucilage; les couches ainsi modifiées sont dites *gélifiées*. Elles ne se colorent ni par l'iode, ni par le chlorure de zinc iodé; la potasse et les acides les gonflent encore davantage.

C'est souvent la couche externe de la membrane qui se gélifie. Il en est ainsi, par exemple, dans les spores de *Pilulaire* et de *Marsilia*, et aussi dans beaucoup d'Algues et de Champignons où les filaments constitutifs du thalle se trouvent enveloppés d'une épaisse gaine gélatineuse (fig. 572); quand ces filaments se rapprochent et s'enchevêtrent, leurs gaines confluent en une masse gommeuse qui peut atteindre une dimension considérable (*Nostoc*, *Trémelle*, etc.). Les cellules qui engendrent ces grandes masses gélatineuses sont quelquefois extrêmement petites et il faut de l'attention pour les y apercevoir; tels sont par

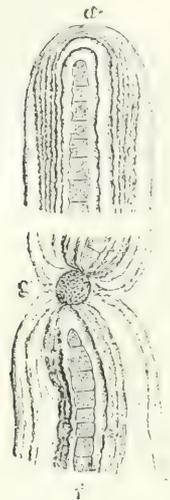


Fig. 572. — Portion d'un filament d'une Algue de la famille des Nostocacées (*Diplocolon Heppii*), montrant la gélification des couches externes des membranes; *g*, hétéro-cyste (Reinke).

exemple les corps appelés *gommes de sucrerie*, constitués par une sorte de *Nostoc* incolore (*Leuconostoc mesenteroides*), qui ont été regardés longtemps comme un simple précipité gélatineux. Quand les cellules qui géli-

fient leur couche externe sont unies de tous les côtés en un tissu, comme dans le thalle des *Fucacées*, dans l'albumen du *Caroubier* (fig. 575), etc., toute séparation disparaît et les corps protoplasmiques (*a*), enveloppés par les couches internes non transformées (*b*), paraissent plongés dans une substance gélatineuse homogène (*c*). Dans les cellules polliniques, c'est encore la couche externe de la membrane qui se gélifie d'abord pour se dissoudre plus tard et mettre en liberté la couche interne avec le corps protoplasmique qu'elle renferme, c'est-à-dire le grain de pollen (fig. 574).

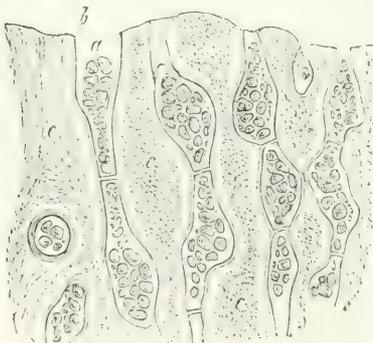


Fig. 575. — Section de l'albumen du Caroubier (*Ceratonia siliqua*) (Sachs).

Ailleurs, la gélification porte sur les couches moyennes de la membrane, dont la couche externe se cutinise et forme une mince cuticule. Il en est ainsi, par exemple, dans les cellules périphériques des graines du *Lin*, du *Coignassier* et de

quelques autres plantes (*Plantago Psyllium*, *Teesdalia nudicaulis*, *Ruellia*, etc.), dans celles du fruit de la Sauge, etc. Ainsi transformées, ces couches moyennes attirent l'eau du dehors avec une grande puissance, se gonflent fortement, déchirent la cuticule non extensible et, s'il y a peu d'eau, forment une bordure hyaline tout autour de la graine ou du fruit; si l'eau est abondante, cette bordure s'y dilue peu à peu en une gelée claire. C'est ce qu'on remarque encore dans les poils glanduleux de diverses plantes (ceux du pédicelle du Chanvre, par exemple), dans certaines Algues (*Schizochlamys*, fig. 575, etc.), dans les grains de pollen de diverses Conifères (If, Cyprès, Thuia, fig. 212, A, etc.).

Ailleurs, c'est la couche interne de la membrane qui se gélifie, tandis que la plus externe se cutinise. C'est ce qu'on observe à des degrés divers dans les cellules périphériques des feuilles des Diosmées du Cap (*Diosma alba*, *Agathosma*, etc.), et de bon nombre d'autres Dicotylédones (Sapindacées, divers Saules, Pruniers, Cytises, Bruyères, etc.). La masse gommeuse qui remplit les cellules mucilagineuses des Malvacées, Cactées, Lauracées, paraît provenir aussi de la gélification des couches internes de la membrane. Parfois cette gélification interne et la rupture qui en résulte ne portent que sur une partie de la surface de la cellule, sur la zone inférieure, par exemple, comme dans le sporange des *Pilobolus* et *Pilaira*.

Enfin, la gélification s'étend quelquefois à toute l'épaisseur de la membrane. La gomme adragant (bassorine) provient ainsi des cellules de la moelle et des rayons médullaires de la tige de certains Astragales (*A. Tragacantha*, *creticus*, etc.). Totalement gélifiées et fortement gonflées sous l'influence de l'eau, les membranes de ces cellules exercent une pression sur les parties périphériques de la tige, les déchirent et s'échappent au dehors par les fentes sous forme d'une masse gélatineuse qui ne tarde pas à se dessécher en une substance cornée. Le même phénomène a lieu çà et là dans l'écorce et le bois du Prunier, du Cerisier, de l'abricotier, de l'Amandier, etc. et produit la gomme (cérasine) qui s'écoule de ces arbres.

Liquéfaction et résorption. — La cellulose se transforme quelquefois en une substance immédiatement soluble dans l'eau sans gonflement, voisine sans doute de la dextrine; la membrane se liquéfie alors et se résorbe. Tantôt cette liquéfaction est locale, s'opérant seulement soit en une ou plusieurs petites places arrondies où la cellule s'ouvre (la plupart des cellules mères des zoospores, cellules

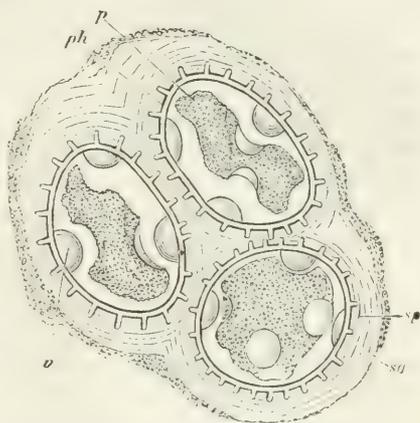


Fig. 574. — Cellule mère du pollen du *Cucurbita Pepo*, cloisonnée en quatre; *sq*, *sp*, couches externes de la membrane générale et couches médianes des cloisons en voie de gélification; *ph*, couche interne des cellules filles avec ses pointes externes et ses tubercules internes *r*, devenant plus tard la membrane des grains de pollen; *p*, protoplasma contracté par l'alcool (Saëls).



Fig. 575. — Cellule de *Schizochlamys gelatinosa*: la couche moyenne se gélifie et se gonfle en déchirant et rejetant la couche externe (Reinke).

punctuées des *Sphagnum*, cellules criblées, cloisons transverses des vaisseaux du bois, etc.), soit en un anneau suivant lequel elle se déboîte (cellules mères des zoospores dans les *Oedogonium*, *Microspora*, etc.). Tantôt elle s'étend à toute la membrane qui disparaît à la fois (sporangies des *Mortierella* et de diverses autres Mucorinées, cellules mères des anthérozoïdes des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, vaisseaux du bois de beaucoup de plantes aquatiques, etc.). Quand elle s'opère dans une cellule vivante, son rôle est de mettre en liberté les corps protoplasmiques qu'elle renferme.

Lignification. — Arrivons maintenant aux modifications par incrustation.

La plus généralement répandue est celle que nous offrent les diverses cellules du bois âgé des plantes vasculaires, et qui se rencontre aussi fréquemment çà et là en dehors du bois. La membrane s'y imprègne, dans ses couches externes, d'une substance ternaire encore assez mal définie appelée *lignine* ou *vasculose*, renfermant plus de carbone, plus d'hydrogène et moins d'oxygène que la cellulose, à laquelle on a assigné pour formule approchée $C^{10}H^{12}O^{10}$; la couche interne demeure assez souvent à l'état de cellulose pure (bois des Conifères, etc.).

Ainsi lignifiée, la membrane se colore en jaune par l'iode et le chlorure de zinc iodé, en rose par la fuchsine, en jaune par le sulfate d'aniline, en rouge par la phloroglucine additionnée d'acide chlorhydrique, laquelle est le réactif le plus sensible de la lignification. En même temps elle acquiert beaucoup plus de dureté, devient cassante et souvent se colore en jaune, en brun, ou en noir, comme on le voit dans le *cœur* des arbres. Insoluble dans le liquide cupro-ammoniacal, même après l'action des acides, elle résiste aussi à l'acide sulfurique concentré et à l'action corrosive de l'*Amylobacter*. Elle se dissout, au contraire, à l'ébullition dans le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, dans l'acide chromique; comme c'est la couche externe qui est le plus fortement lignifiée, les cellules ligneuses s'isolent par ce traitement. Traitée par l'acide nitrique ou par la potasse à chaud et sous pression, elle perd la lignine qui l'incruste et reprend tous les caractères de la cellulose, c'est-à-dire se dissout dans le liquide cupro-ammoniacal et se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé.

Le rôle de la lignification est tout mécanique; c'est de donner aux cellules le soutien dont elles ont besoin pour n'être pas écrasées par le poids des parties supérieures. Aussi ne s'opère-t-elle ni dans les Algues, ni dans les Champignons.

Cérification. — Les cellules de l'assise périphérique des tiges et des feuilles des plantes aériennes sont généralement recouvertes d'un dépôt cireux, comme il a été dit et figuré à la page 61; mais en outre leur membrane a sa cuticule et ses couches cuticulaires fortement imprégnées de cette même cire, tandis que les couches internes restées à l'état de cellulose pure n'en renferment pas. Cette cérification a lieu tout aussi bien quand il ne se forme pas de dépôt à la surface (tiges des *Acer striatum*, *Sophora japonica*, feuilles des *Cycas revoluta*, *Aloe verrucosa*, etc.). La cire ne s'aperçoit pas directement; mais si l'on chauffe la section sous l'eau on la voit exsuder sous forme de gouttelettes dans toute l'étendue de la cuticule et des couches cuticulaires. L'ébullition dans l'alcool en débarrasse la membrane, qui en même temps se contracte.

La cérification annule la perméabilité de la membrane pour l'eau, déjà rendue très faible par la cutinisation.

Minéralisation. — La membrane jeune renferme, comme on sait, une petite quantité de sels minéraux; à mesure qu'elle avance en âge, ces composés s'y accumulent assez souvent au point d'empêcher les réactions propres de la cellulose. La membrane ainsi minéralisée acquiert en même temps plus de consistance et de dureté. Tantôt la matière minérale imprègne uniformément la cellulose sans en troubler la transparence; tantôt elle s'y amasse en forme de granules qui la rendent opaque; tantôt enfin elle s'y dépose çà et là en cristaux plus ou moins bien développés. Il y a donc à distinguer la minéralisation homogène, la minéralisation granuleuse et la minéralisation cristalline.

1° *Minéralisation homogène.* — C'est le cas le plus fréquent. Les cellules de l'assise périphérique des tiges et des feuilles, qui sont cutinisées, les cellules du bois, qui sont lignifiées, amassent dans leur membrane des matières minérales qui l'incrument et en augmentent respectivement l'imperméabilité et la solidité. Aussi laissent-elles après la combustion une assez forte proportion de cendres. Les membranes des cellules du bois, par exemple, donnent, pour 100 de substance sèche : 2 de cendres dans le Sapin, 5 dans le Chêne et le Hêtre, 25 dans le Noyer et jusqu'à 28 dans le Marronnier. C'est la chaux qui domine, puis viennent la potasse, la magnésie et la soude; ces bases sont combinées aux acides phosphorique, silicique, sulfurique et au chlore. Les cendres du Noyer, par exemple, contiennent pour 100 : 56 de chaux, 17 de potasse, 8 de magnésie, 12 d'acide phosphorique, 5 d'acide silicique, 5 d'acide sulfurique et seulement 0,4 de chlore. En incinérant sur une lame de verre ou de platine des tranches minces de divers organes, on obtient un squelette minéral, principalement calcaire, où se trouve conservée la forme des cellules.

Quelquefois certaines de ces substances, primant toutes les autres, s'amassent en quantité beaucoup plus considérable dans la membrane. Telle est, par exemple, la silice qui en imprégnant la cellulose lui donne la dureté du quartz (Diatomées, cellules périphériques de diverses plantes : Prêles, Graminées, *Calamus*, etc.). Ces membranes silicifiées renferment 97 pour 100 de silice dans la Prêle d'hiver et jusqu'à 99 pour 100 dans le Rotang; aussi s'en sert-on pour polir les métaux (Diatomées, tige des Prêles). La silicification n'envahit ordinairement pas toute l'épaisseur de la membrane, mais seulement ses couches externes : par exemple, dans les cellules périphériques, la cuticule et les couches cuticulaires. L'incinération de cette assise périphérique laisse de la membrane un squelette siliceux qui conserve la forme et la disposition des cellules primitives (fig. 576).

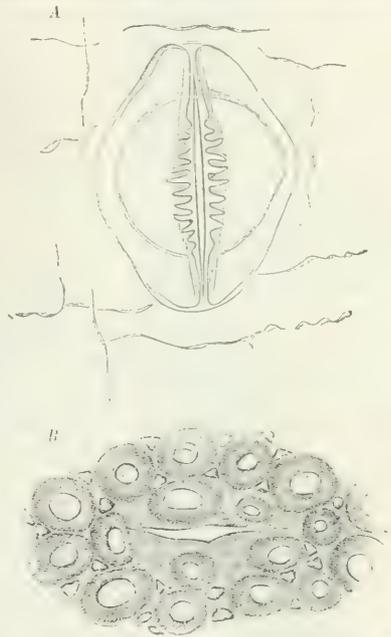


FIG. 576. — Squelettes siliceux : A, d'un stomate de Prêle ; B, d'une portion d'épiderme de Rotang, comprenant un stomate au milieu (Heinke).

On rencontre aussi des membranes silicifiées à l'intérieur des organes (feuilles de *Fagus sylvatica*, *Quercus suber*, *Ficus Sycomorus*, etc.)

2° *Minéralisation granuleuse.* — Le carbonate de chaux se dépose souvent dans la membrane en fins granules amorphes rapprochés en une croûte plus ou moins épaisse, qui la rend opaque, dure, pierreuse et cassante. L'action des acides, en dissolvant le sel calcaire avec effervescence, rend aux cellules leur transparence et leur mollesse. Il en est ainsi par exemple dans les Characées, où l'incrustation se localise parfois en une série de zones annulaires (fig. 577), ainsi que chez certaines Algues marines de la famille des Siphonées (*Halymeda*, *Acetabularia*, etc.). Mais le plus bel exemple de cette calcification nous est offert par les Algues Floridées appartenant aux familles des Corallinées et des Lithothamniées (fig. 578), où l'incrustation est assez compacte et assez profonde pour donner à la plante la solidité et le port d'un corail.



Fig. 577. — Incrustation annulaire de la tige du *Nitella capitata*, par du carbonate de chaux (Reinke).

Il ne faut pas confondre cette calcification des membranes avec le revêtement calcaire qui se forme à la surface des plantes aquatiques submergées (Renoncule, Potamot, etc.), ni avec les écailles calcaires que l'on remarque sur les feuilles de diverses plantes aériennes, soit au-dessus des extrémités des nervures (beaucoup de Fougères, certaines Saxifrages), soit sans rapport aucun avec les nervures (Plombaginées). Le premier provient sans doute de la décomposition du bicarbonate de chaux en dissolution dans l'eau pour l'assimilation de la feuille, les autres de l'évaporation d'un liquide exsudé qui tenait en dissolution du bicarbonate de chaux.

5° *Minéralisation cristalline.* — Les cristaux qui se déposent dans l'épaisseur de la membrane sont de l'oxalate ou du carbonate de chaux.



Fig. 578. — Thalle calcifié du *Lithothamnion racemosum* (Reinke).

Les cristaux d'oxalate de chaux se rencontrent fréquemment nichés directement dans la zone externe de la membrane : tantôt dans les cellules de l'assise périphérique, au sein de la cuticule ou des couches cuticulaires (fig. 579, B) (Conifères, *Dracæna*, *Mesembryanthemum*, *Sempervivum*, etc.); tantôt dans des cellules internes, notamment dans le liber de la tige des Taxinées, Cupressinées, etc., dans le parenchyme de la tige (fig. 579, A) et des feuilles de la plupart des Gymnospermes (à l'exception des Abiétinées), enfin dans les cellules allongées et fortement épaissies que l'on trouve disséminées dans les divers organes des Gymnospermes et qui atteignent leur plus beau développement dans les *Torreya* et *Welwitschia* (fig. 580). Parfois ils sont implantés perpendiculairement à la surface et proéminent au dehors sous forme de fines aiguilles, comme dans les sporanges de beaucoup de Mucorinées (*Mucor. Rhizopus*, *Pilobolus*, etc.); si la cellulose a subi en même temps la transformation qui la rend diffuente, une goutte d'eau, qui dissout la membrane, éparpille tous ces petits cristaux d'oxalate de chaux et met les spores en liberté (*Mucor. Rhizopus*, etc.) Ailleurs, au contraire, ils sont nichés, au centre de la cellule, dans une masse

de cellulose rattachée à la membrane par un pédicelle simple ou rameux, ou par une bande transversale qui provient d'un épaissement local. Ils sont alors tantôt isolés et clinorhombiques (feuille du Citronnier, écorce du Saule, du Peuplier, du Hêtre, du Platane, etc.), tantôt maclés (moelle des *Ricinus*, *Kerria*, pétiole des *Anthurium*, *Philodendron*, etc.).

C'est toujours sur un pareil prolongement plus développé, élargi en forme de

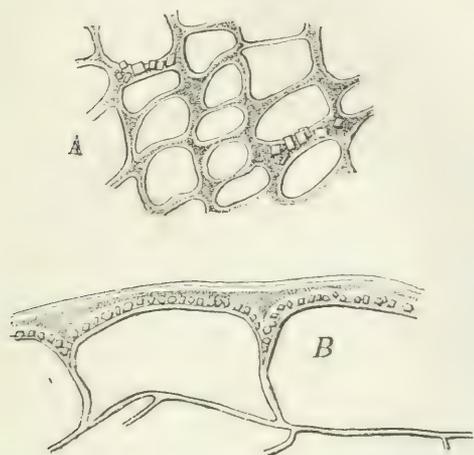


Fig. 579. — Cristaux d'oxalate de chaux dans la membrane. A, section transversale de l'écorce de la tige du *Cephaeloxys Fortunei*; B, coupe transversale de l'épiderme de la feuille du *Sempervivum calcarum* (d'après Solms-Laubach).

poire, ou étalé transversalement en forme de T, provenant d'un énorme épaissement local de la membrane et pourvu de couches concentriques très nettes, que se déposent et se groupent les cristaux de carbonate de chaux; l'ensemble ainsi constitué porte le nom de *cystolithe* (fig. 581). On trouve des cystolithes dans certaines cellules de la périphérie des feuilles et parfois aussi dans des cellules internes, chez beaucoup d'Urticées (Figuier, Mûrier, Ortie, Houblon, Chanvre, etc.), et d'Acanthacées (*Justicia*, *Ruellia*, etc.); leur forme varie d'une plante à l'autre. Dans tout le renflement de cellulose, hérissé de verrues coniques et dont le pied est silicifié, le carbonate de chaux se dépose en maclés de très petits cristaux rayonnants qui se dissolvent avec effervescence dans les acides.

Coloration. — Enfin, la membrane cellulaire s'imprègne parfois de diverses matières colorantes encore peu connues. Bien qu'elle se manifeste surtout dans les membranes déjà subérifiées ou lignifiées, cette coloration est pourtant indépendante de la subérification et de la lignification.

Les matières colorantes des écorces, appelées *phlobaphènes*, sont des composés

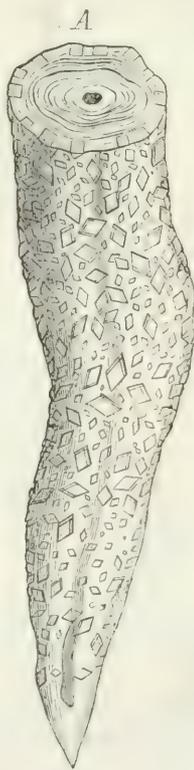


Fig. 580. — Moitié d'une cellule fusiforme très épaisse du *Welwitschia mirabilis*, avec cristaux d'oxalate de chaux dans la zone externe de sa membrane (Sachs).

ternaires insolubles dans l'eau, solubles dans l'alcool et les alcalis, se rapprochant des résines. Dans les membranes

des cellules corticales de beaucoup de plantes, il existe un phlobaphène rouge brunâtre de la composition $C^{20}H^{10}O^8$ (Pin, Chêne, Bouleau, etc.).

Les principes colorants se développent dans le bois de certains arbres des régions chaudes avec une abondance telle que plusieurs d'entre eux sont employés dans l'industrie comme bois de teinture; tels sont : le bois de Fernambouc (de divers *Caesalpinia*), coloré en rouge jaunâtre par la *brasiline* $C^{52}H^{14}O^{10}$, qui devient rouge carmin quand on y ajoute une trace d'alcali; le bois de Campêche (de l'*Hæmatoxylon campechianum*), coloré en rouge sombre par l'*hæmatoxylène* $C^{52}H^{14}O^{12}$, qui devient violet noirâtre par l'ammoniaque; le bois de Santal (du *Pterocarpus santalinus*), coloré en rouge par la *santaline* $C^{70}H^{14}O^{10}$; le bois jaune (du *Morus tinctoria*) coloré par un tannin, l'acide morintannique, et par la *morine* $C^{24}H^{10}O^{12}$, etc.

Résumé. — En résumé, que ce soit par transformation, par incrustation, ou, comme on vient de le voir dans le sporange de diverses Mucorinées, par la réunion d'une transformation avec une

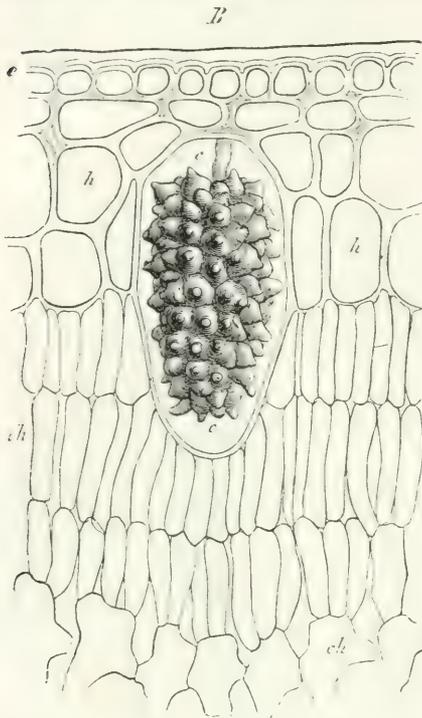


Fig. 581. — Un cystolithe *cc* dans une grande cellule de la face supérieure de la feuille du *Ficus elastica*; *e*, épiderme; *h*, parenchyme vert (Sachs).

incrustation, la membrane cellulaire peut se trouver partagée en plusieurs systèmes de couches doués des propriétés les plus différentes. Une cellule pollinique d'Ilf ou de Thuia, par exemple, différencie successivement sa membrane en quatre systèmes de couches; le système de couche le plus externe se gélifie, puis se dissout, ce qui met d'abord les grains de pollen en liberté; le second se cutinise, ce qui protège le grain de pollen pendant sa vie latente; le troisième en se gélifiant au retour de la vie active exfolie le second, puis en se liquéfiant il met le quatrième, qui est de la cellulose pure, directement en contact avec le milieu extérieur, où la cellule se nourrit et se développe en formant le tube pollinique. Le sort d'une membrane a donc parfois une histoire assez compliquée.

§ 5

Formation des cellules (1).

Après avoir étudié chacune des parties qui la constituent, revenons maintenant à considérer la cellule dans son ensemble pour en rechercher l'origine et le mode de formation.

Caractère général de la formation des cellules, et ses divers modes. — Le corps protoplasmique de la cellule provient toujours du corps protoplasmique d'une cellule antérieure, et s'il possède un noyau, ce noyau dérive aussi d'un noyau préexistant; en d'autres termes, ni le protoplasma ni le noyau de la cellule ne naissent, à proprement parler; ils se continuent seulement.

Cette loi générale pouvant se trouver satisfaite de trois manières différentes, on distingue trois types de formation cellulaire. Il y a *rénovation*, quand le protoplasma de la cellule mère, par suite d'un travail intérieur qui le pétrit à nouveau pour ainsi dire, produit *une* cellule nouvelle; le nombre des cellules n'augmente ni ne diminue. Il y a *fusion*, quand les corps protoplasmiques de plusieurs cellules viennent à s'unir et à se confondre en un seul; le nombre des cellules diminue. Il y a *multiplication*, quand le protoplasma de la cellule mère produit en se divisant plusieurs corps protoplasmiques nouveaux; le nombre des cellules augmente. Ce dernier type est de beaucoup le plus fréquent et présente aussi le plus grand nombre de modifications secondaires.

Une même plante peut employer tour à tour dans le cours de sa vie, ces divers modes de formation cellulaire. L'œuf d'une Cryptogame, par exemple, est produit par fusion; au sortir de la vie latente, il produit par rénovation une cellule dont la multiplication répétée donne naissance au thalle. Plus tard, c'est encore par rénovation que celui-ci, parvenu à l'état adulte, forme les deux corps protoplasmiques qui, en se fusionnant; constituent le nouvel œuf.

Rénovation. — Tantôt le corps protoplasmique de la cellule ancienne passe tout entier dans la cellule nouvelle; la rénovation est *totale*. Tantôt une partie seulement du protoplasma primitif contribue à former le corps de la cellule fille, le reste servant soit à nourrir celle-ci pendant les premiers instants, soit à jouer quelque autre rôle utile à son développement ultérieur; la rénovation est *partielle*.

1^o **Rénovation totale.** — La formation des zoospores des *Œdogonium* nous en

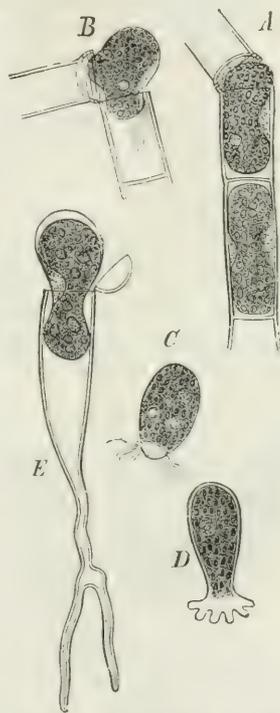


Fig. 582. — *Œdogonium*. A, formation des zoospores par rénovation totale; B, sortie de la zoospore; C, la même en mouvement avec sa couronne de cils; D, la même fixée par un crampon et germant; E, rénovation totale d'un jeune *Œdogonium* tout entier, sous forme d'une zoospore (d'apr. Pringsheim).

(1) Hofmeister: *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, Leipzig, 1867. — Strasburger: *Zellbildung und Zelltheilung*, 5^e édition, 1880.

offre un bel exemple (fig. 582). Le protoplasma tout entier d'une cellule ordinaire du filament, quittant la membrane et expulsant son suc cellulaire, qui se loge entre la membrane et lui, se contracte en une masse ovale (A). En même temps l'arrangement de ces diverses parties autour du noyau conservé se modifie profondément. Puis, la membrane se rompt vers le haut en deux moitiés inégales, par une fente circulaire transversale, et la zoospore est mise en liberté. En s'échappant, elle se déforme et s'allonge perpendiculairement à sa direction primitive (B). Elle possède, au-dessous de son extrémité hyaline, qui est antérieure pendant le mouvement, une couronne de nombreux cils vibratiles (C). Le mouvement terminé, c'est cette extrémité qui se fixe, en s'allongeant et se ramifiant en forme de crampon, en même temps que la cellule, nue jusque là, s'enveloppe d'une membrane de cellulose (D) : c'est l'extrémité opposée qui s'allonge ensuite pour former le thalle. Dans la cellule mère, la couronne de cils se forme, non en haut ou en bas, mais sur le côté du corps protoplasmique nouveau (A et E), qui, on l'a vu, se déforme en sortant. Celui-ci affecte donc dans l'espace une orientation essentiellement différente de l'ancien, puisque la section transversale de la cellule primitive se trouve être la section longitudinale de la cellule nouvelle et de la plante qui en provient. La matière, autant du moins qu'il est possible d'en juger, demeure la même, mais son arrangement est différent. Ce caractère est décisif; évident dans l'exemple actuel, il s'accuse plus ou moins nettement dans tous les cas analogues et suffit à montrer que toute rénovation est bien une formation de cellule nouvelle.

C'est de la même manière qui se forme la grosse zoospore des *Vaucheria* (fig. 585). La contraction y est moindre et le corps protoplasmique nouveau conserve dans son sein une cavité pleine de suc cellulaire. Les grains de chlorophylle se retirent un peu vers l'intérieur et laissent tout autour une large bordure hyaline couverte de cils. La cellule mère avait de nombreux petits noyaux nichés dans son protoplasma pariétal; ces noyaux se retrouvent dans la zoospore, distribués régulièrement dans la bordure hyaline à laquelle ils donnent une apparence striée (C). Ils sont pyriformes et pourvus d'un nucléole; en face de chacun d'eux, la couche périphérique porte une paire de cils attachés à un petit bouton. Ainsi constituée, cette zoospore peut être regardée comme une colonie de petites zoospores ayant chacune un noyau et deux cils. Elle s'échappe de la membrane par une fente terminale plus

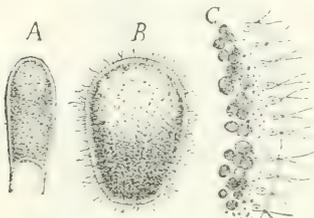


Fig. 585. — *Vaucheria sessilis*. A, formation de la zoospore par rénovation totale de la cellule terminale d'une branche; B, zoospore libre, toute couverte de cils; C, une portion de sa périphérie, plus fortement grossie, montrant les nombreux noyaux pyriformes avec nucléole, rangés côte à côte dans la couche membraneuse; en face de chaque noyau, sur un petit bouton saillant, s'attachent deux cils (d'après Strasburger).

étroite qu'elle, ce qui l'oblige à s'étirer au passage; une fois sortie à moitié, les mouvements des cils suffisent à retirer le reste. Dans ces efforts, il n'est pas rare de la voir se rompre en deux parties, dont l'une reste dans la cellule mère.

C'est encore ainsi que se produit la spore du *Padina Pavonia* (fig. 584). Elle s'échappe de la membrane primitive par une ouverture circulaire (B); ensuite, sans se mouvoir, elle s'enveloppe aussitôt d'une membrane de cellulose (A). L'u-

nique oosphère de certaines Fucacées (*Himanthalia*, *Bifurcaria*, *Cystosira*), se forme aussi par rénovation totale, pour être mise ensuite en liberté.

Ailleurs, le corps protoplasmique nouveau demeure inclus dans la membrane primitive; on en a des exemples dans la formation de l'oosphère de certaines Algues (*Oedogonium*, *Vaucheria*, etc.), de certaines Saprolégniées (*Aphanomyces*, etc.), des Muscinées enfin et des Cryptogames vasculaires. Parfois même il s'y entoure d'une membrane propre, pour ne s'en échapper que plus tard (spores des *Vaucheria hamata*, *geminata*, etc.).

Quand ils ont traversé une période de vie latente, les œufs et les spores subissent parfois, au moment de germer, une véritable rénovation totale. La membrane primitive est rejetée tout entière et le corps protoplasmique modifié s'entoure d'une membrane nouvelle, soit après s'être échappé (germination des œufs de *Cosmarium*, etc.) et même après s'être mu quelque temps sous forme de zoospore (germination des œufs de Pandorine, etc.), soit à l'intérieur de la membrane ancienne avant de se développer au dehors (germination des œufs de Spirogyre, de Mucor, etc., des spores de Fougères, etc.). Ailleurs, il se meut et se développe sans se revêtir d'une membrane (germination des spores des Myxomycètes, fig. 586).

²⁰ **Rénovation partielle.** — La formation des anthérozoïdes des Characées, des Muscinées et des Cryptogames vasculaires nous fait passer de la rénovation totale à la rénovation partielle (fig. 585). Dans tous ces cas, le noyau de la cellule mère se redissout dans le protoplasma, qui se contracte en une masse ovoïde; puis celle-ci se condense à la périphérie en un ruban spiralé homogène et très réfringent, muni de cils dans sa partie antérieure: c'est l'anthérozoïde. Cela fait, tantôt il ne reste plus trace de protoplasma dans la cellule mère, la rénovation est par conséquent totale; c'est le cas des Characées (b). Tantôt il subsiste au centre une mince couche de protoplasma entourant une vésicule où se trouvent suspendus divers granules et notamment des grains d'amidon; cette vésicule est enveloppée par l'anthérozoïde qui, après sa sortie de la cellule mère, l'entraîne quelque temps dans son mouvement, attachée à son extrémité postérieure (d, e). C'est déjà une rénovation partielle (Fougères, Prêles, Lycopodiacées). Mais la chose est plus marquée encore dans le *Marsilia* où, non seulement la partie vé-

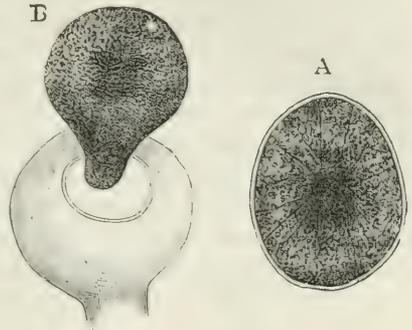


Fig. 584. — *Padina Pavonia*, formation de la spore par rénovation totale; B, sortie du corps protoplasmique; A, le même revêtu d'une membrane de cellulose (Reinke).

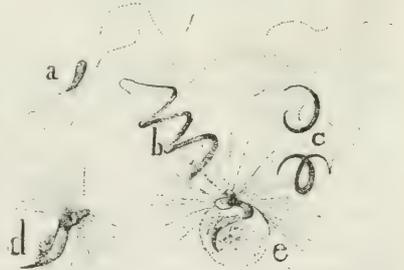


Fig. 585. — Anthérozoïdes des Cryptogames. a, du *Fucus platycarpus*; b, du *Chara fragilis*; c, du *Polytrichum commune*; d, de l'*Equisetum limosum*; e, du *Pteris aquilina* (d'après Thuret).

siéculaire centrale, mais encore la couche périphérique du protoplasma demeure sans emploi.

C'est aussi par rénovation partielle que prend naissance l'osphère des Péronosporées et de certaines Saprologéniées (*Rhizidium*). A cet effet, la portion centrale du corps protoplasmique de la cellule mère se condense en une sphère opaque, riche en matière grasse, nettement séparée par une zone claire du reste du protoplasma qui l'entoure et qui est destiné à nourrir l'œuf après sa formation. Enfin la spore des Bactériaciées se forme de même, dans chaque article, par une condensation locale du protoplasma, dont le résidu demeure sans emploi immédiat.

Fusion. — La formation d'une cellule par fusion peut avoir lieu de deux manières : par *anastomose*, ou par *conjugaison*.

1^o **Anastomose.** — Il y a anastomose lorsque deux cellules pourvues d'une membrane et de tout point semblables arrivent à se toucher, résorbent leurs deux

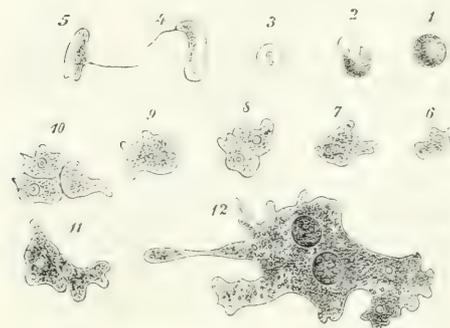


Fig. 586. — *Physarum album*. 1, spore; 2, 5, sortie du corps protoplasmique; 4, 3, il devient une zoospore à un cil; 6, 7, il perd son cil et devient amiboïde; 8, 9, 10, 11, fusion progressive des myxamibes; 12, un jeune plasmode (d'après Cienkowski).

membranes aux points de contact et joignent simplement leurs deux corps protoplasmiques en un seul. Le volume de la cellule nouvelle ainsi constituée est égal à la somme des volumes des deux cellules fusionnées. Un grand nombre de cellules peuvent ainsi s'aboucher progressivement l'une dans l'autre et finalement se trouver confondues en une grande cellule réticulée. Ces anastomoses sont très fréquentes dans le thalle des Champignons appartenant aux Asecomycètes et aux Basidiomycètes. On en rencontre cà et là dans le corps des plantes vasculaires, où elles donnent

naissance notamment comme on le verra plus tard, à des réseaux laticifères (diverses Composées, Aroïdées, etc.). On nomme en général *symplaste* un pareil ensemble de cellules anastomosées. C'est encore une anastomose, quand les cellules nues et douées de mouvements amiboïdes des Myxomycètes, toutes semblables entre elles, s'unissent progressivement en très grand nombre pour former le plasmode de ces plantes (fig. 586). En résumé, l'anastomose a lieu entre cellules équivalentes qui s'ajoutent sans contraction.

2^o **Conjugaison.** — Il y a conjugaison lorsque deux cellules nues, de quelque façon différentes, s'unissent et se pénètrent l'une l'autre au point de disparaître comme telles et de se fondre en une masse sphérique ou ovoïde qui ne tarde pas à s'envelopper d'une membrane propre. Le signe le plus apparent de cette pénétration réciproque est une contraction qui a pour résultat de rendre le volume de la cellule nouvelle plus petit que la somme des volumes des deux cellules fusionnées, à peine plus grand que l'une d'elles si elles sont égales, moindre que la plus grosse si l'une d'elles est très petite. Cette contraction est le signe certain d'une combinaison effectuée entre les deux corps protoplasmiques, combinaison qui fait apparaître de nouveaux caractères, qui en fait disparaître d'anciens, et qui pro-

duit de la sorte une cellule réellement *nouvelle*. A vrai dire, c'est le seul mode de formation cellulaire où il en soit ainsi. En résumé, la conjugaison a lieu entre cellules différentes qui se combinent avec contraction.

C'est toujours par conjugaison que se forme l'œuf, c'est-à-dire la cellule primordiale, la cellule mère de la plante (voir p. 75), et c'est la seule cellule qui soit produite de cette façon. Chez les Phanérogames le phénomène est demeuré jusqu'ici assez obscur, comme on l'a vu (p. 465) ; c'est chez les Cryptogames qu'il s'accomplit avec le plus de netteté. La différence entre les deux corps protoplasmiques qui se combinent s'y trouve très diversement accusée : tantôt faible et cachée, ne se montrant ni dans la grandeur, ni dans la forme, ni dans le chemin parcouru, tantôt forte et apparente, nettement exprimée à la fois dans la grandeur, dans la forme et dans le chemin. La conjugaison peut être dite *égale* dans le premier cas, *différenciée* dans le second ; mais il ne faut pas oublier que cette égalité n'est qu'apparente et qu'il y a tous les intermédiaires entre elle et la différenciation la plus profonde.

a. *Conjugaison égale*. — La conjugaison égale a lieu tantôt entre deux masses protoplasmiques immobiles, tantôt entre deux corps protoplasmiques ciliés, libres et mobiles, analogues à des zoospores.

Comme exemple du premier cas, prenons une Spirogyre (fig. 587). Deux filaments s'approchent et se disposent parallèlement ; les cellules en regard émettent l'une vers l'autre des protubérances latérales qui s'allongent jusqu'à se rencontrer (voir aussi fig. 522). Puis le corps protoplasmique de chacune des deux cellules se contracte, se sépare entièrement de la membrane qui l'entoure, s'arrondit en forme d'ellipsoïde et se rassemble autour du noyau en une masse de plus en plus compacte, en expulsant progressivement le suc cellulaire qu'il renfermait ; en un mot, c'est une rénovation qui s'opère simultanément dans les deux cellules en regard. La membrane cellulaire se résorbe ensuite et se perce au sommet des deux proéminences en contact ; après quoi, l'un des deux corps protoplasmiques s'introduit dans le canal de communication ainsi établi, glisse lentement vers l'autre, qui demeure en place, le touche et enfin se fond progressivement avec lui. La fusion accomplie, la masse ellipsoïdale qui en provient se montre à peine plus grande que l'un des deux corps qui la composent, preuve évidente qu'il s'est opéré au moment même de la réunion une nouvelle et forte contraction. Cette contraction suffit à montrer qu'il s'agit ici non d'un simple mélange, mais d'une véritable combinaison, ce que confirment d'ailleurs les faits suivants. Pendant la rénovation qui précède la conjugaison, le corps chlorophyllien spiralé conserve sa forme, mais se resserre étroitement dans chaque masse protoplasmique ; au moment de la fusion, les deux rubans verts s'ajustent bout à bout de manière à se continuer l'un l'autre et à ne former qu'un seul et même corps chlorophyllien spiralé. De même les deux noyaux s'a-

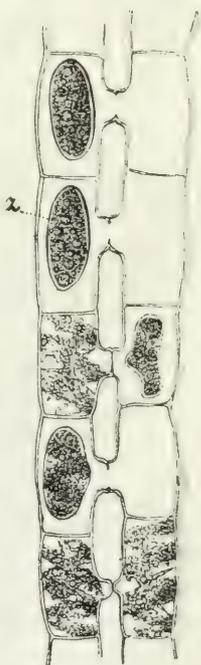


Fig. 587. — *Spirogyra nitida*, formation de l'œuf α par conjugaison égale.

justent et se confondent en un seul. Bientôt après, la masse conjuguée s'entoure d'une membrane de cellulose et l'œuf, qui porte ici le nom de zygospore, se trouve définitivement constitué. Il arrive quelquefois qu'une cellule se conjugue à la fois avec deux autres et en absorbe les deux protoplasmas; l'œuf provient alors de la fusion de trois corps protoplasmiques.

La seule différence extérieure qu'on aperçoit, dans les Spirogyres, entre les deux protoplasmas qui se conjuguent, c'est que l'un fait tout le chemin pour s'unir à l'autre, qui reste en place. Cette différence s'accroît dans le genre voisin *Syrgonium*, où les deux corps protoplasmiques sont très inégaux, le plus petit se rendant toujours vers le plus grand. Elle s'efface au contraire dans un autre genre voisin, le *Mesocarpus*, où les deux masses égales, faisant chacune pour s'unir la moitié du chemin, se rencontrent et se conjuguent au milieu du canal de communication. Il ne reste plus alors, pour différencier les deux cellules, que des caractères internes jusqu'à présent inconnus.

Chez un grand nombre d'Algues appartenant à diverses familles, ce sont des corps protoplasmiques ciliés, libres et mobiles, semblables à des zoospores, qui se conjuguent pour former l'œuf. Dans la Pandorine (*Pandorina morum*) par

exemple, l'une des Volvocinées les plus communes, les seize cellules à deux cils qui composent chaque famille se dissocient à un certain moment et nagent isolément dans le liquide. Arrondies et vertes en arrière, elles sont pointues, hyalines et pourvues d'un point rouge en avant où elles portent leurs deux cils. Isolés, ces petits corps sont incapables de germer; ce ne sont donc pas de vraies zoospores. Si on les suit dans leur mouvement, on les voit qui se rapprochent deux par deux en faisant pour se rencontrer des efforts égaux: ils se touchent soit par leurs pointes en



Fig. 588. — Conjugaison de zoospores, états successifs. A, dans le *Monostroma bullosum* (d'après Béincké); B, dans l'*Acetabularia mediterranea* (d'après Strasburger).

mêlant leurs cils, soit par leurs flancs, puis peu à peu se confondent et se contractent en une sphère. Celle-ci est d'abord pourvue de deux granules rouges et de quatre cils, mais tout cela disparaît bientôt, en même temps qu'il se forme tout autour une membrane de cellulose: l'œuf est alors constitué, et germe après un long temps de repos. Les choses se passent de même dans certaines Algues filamenteuses (*Ulothrix*, *Monostroma*, etc.). La fig. 588, A montre les diverses phases de la conjugaison dans le *Monostroma bullosum*. Parfois trois et même quatre corpuscules ciliés se conjuguent pour former l'œuf, phénomène que représente la fig. 588, D dans l'*Acetabularia mediterranea*.

b. *Conjugaison différenciée*. — Lorsque la conjugaison est nettement différenciée, le corps protoplasmique le plus petit est dit *mâle* et nommé *anthérozoïde*; l'autre est dit *féfelle* et nommé *oosphère*; il y a *sexualité*. Les deux composants de l'œuf sont parfois immobiles tous les deux comme dans les Algues brunes du genre *Diclyota*, parfois mobiles tous les deux, au moins au début, comme dans les Algues brunes du genre *Zanardinia*. Mais ordinairement le corpuscule mâle

est mobile et l'autre immobile, comme dans un grand nombre d'Algues vertes (*Oedogonium*, *Vaucheria*, *Sphaeroplea*, etc.) ou brunes (Fucacées), dans les Champignons du genre *Monoblepharis*, dans les Characées, les Muscinées et les Cryptogames vasculaires. Dans tous les cas, l'anthérozoïde pénètre dans l'oosphère et s'y fond en s'y combinant; si l'anthérozoïde et l'oosphère ont chacun un noyau, ces deux noyaux s'unissent en un seul; si l'oosphère a plusieurs noyaux comme dans les *Vaucheria*, ils s'unissent tous ensemble et avec le noyau de l'anthérozoïde pour en former un seul. Après quoi, la masse contractée s'entoure d'une membrane de cellulose et l'œuf est constitué.

Dans le *Zanardinia collaris*, par exemple (fig. 589), l'oosphère ovale et brune (*a*) porte deux cils attachés vers sa pointe hyaline et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière; l'anthérozoïde, beaucoup plus petit et tout entier incolore avec une tache jaune (*b*), porte aussi deux cils pareillement disposés. Isolés, ces deux corps s'arrêtent, et plus tard disparaissent sans germer. Rapprochés, ils se conjuguent de la manière suivante: Après s'être mue quelque temps, l'oosphère perd ses cils, se fixe à quelque corps solide, s'arrondit et présente au dehors une tache claire provenant de l'aplatissement de son extrémité hyaline. Vient maintenant un des nombreux anthérozoïdes qui nagent dans le liquide à toucher cette tache claire, il s'y fixe, s'y enfonce et bientôt disparaît complètement dans le sein de l'oosphère (*c*). Aussitôt la masse s'entoure d'une membrane de cellulose, et, devenue l'œuf (*d*), elle germe pour reproduire la plante.



Fig. 589. — *Zanardinia collaris*, formation de l'œuf par conjugaison différenciée. *a*, oosphère ciliée; *b*, anthérozoïdes ciliés; *c*, pénétration de l'anthérozoïde dans l'oosphère; *d*, œuf (Reinke).

Multiplication. — La multiplication cellulaire a toujours lieu par une division de la cellule en un certain nombre de parties ou segments, mais cette division s'opère, suivant les cas, de deux manières assez différentes. Tantôt c'est le protoplasma qui prend l'initiative du phénomène et tantôt c'est la membrane. le protoplasma demeurant passif. Dans le premier cas, le protoplasma *se divise*: il y a *division*. Dans le second, il *est divisé* par une ou plusieurs cloisons tendues à travers sa substance; il y a *cloisonnement*. Examinons ces deux modes.

Multiplication par division. — Comme la rénovation, à laquelle elle se rattache par bien des caractères et qui d'ailleurs la précède quelquefois, la division est *totale* ou *partielle*, suivant que la segmentation porte sur la masse entière du corps protoplasmique ou seulement sur une partie de cette masse, le reste servant d'abord à nourrir les cellules filles et plus tard à faciliter leur dissémination.

1° **Division totale.** — La division totale s'opère quelquefois sur une cellule sans membrane; c'est le cas le plus simple. C'est ainsi, par exemple, que se multiplient les cellules ciliées ou amiboïdes des Myxomycètes. Le corps protoplasmique cesse de se mouvoir et s'arrondit en sphère autour de son noyau en rétractant son cil ou ses bras. Puis il se fait en son milieu un étranglement annulaire, de plus en plus profond, qui après quelques minutes le partage en

deux moitiés. Celles-ci s'arrondissent, puis reprennent leur mouvement ciliaire ou amiboïde, pour se diviser de nouveau plus tard quand elles auront regagné, en se nourrissant, leur dimension primitive. Il est probable que le noyau se divise avant le protoplasma ou en même temps que lui; mais cette division n'a pas été observée jusqu'ici. Elle est au contraire très nette dans l'*Halosphaera viridis*. Algue formée d'une grande cellule sphérique, qui à un moment donné se résout en un grand nombre de petites cellules nues. Chacune de celles-ci s'allonge en cylindre et son noyau se divise en deux; puis il se fait au milieu du cylindre, entre les deux noyaux, un étranglement annulaire qui devient de plus en plus profond, et partage bientôt la cellule en deux moitiés semblables. Celles-ci se séparent et deviennent deux zoospores. La bipartition du protoplasma est précédée ici de la bipartition du noyau.

Quand la cellule est pourvue d'une membrane, la division totale y est quelquefois précédée d'une rénovation totale, et ce cas rentre alors dans le précédent, puisque c'est en réalité la nouvelle cellule nue qui subit la segmentation. Il en est ainsi, par exemple, lors de la germination des œufs des *Edogoniées* et du *Volvoce*. Le corps protoplasmique, contracté et écarté de la membrane, se sépare en deux moitiés par un étranglement annulaire de plus en plus profond, puis chaque moitié se divise en deux de la même manière. Les choses en restent là dans l'œuf des *Edogoniées* et il s'en échappe quatre zoospores. La bipartition se répète, au contraire, un grand nombre de fois dans l'œuf du *Volvoce*, et il en sort une famille de cellules ciliées dont le nombre peut dépasser 500. C'est encore de cette manière que naissent les zoospores dans les cellules végétatives de certaines Algues vertes (*Chaetomorpha*, *Microspora*, *Uva*, etc.). Le corps protoplasmique s'y contracte et se sépare de la membrane en expulsant son suc cellulaire, comme s'il s'agissait de former la zoospore unique d'un *Edogonium*. En même temps les grains d'amidon disparaissent, et bientôt la masse se trouve séparée par une division simultanée en un plus ou moins grand nombre de petits corps, d'abord en contact et polyédriques, qui s'arrondissent ensuite, s'isolent, acquièrent chacun deux cils, se meuvent et enfin s'échappent de la membrane, ordinairement par un petit orifice latéral, quelquefois par un déboitement circulaire (*Microspora*).

Le plus souvent pourtant la division d'une cellule pourvue de membrane n'est pas précédée d'une rénovation. Ce cas a déjà été étudié à propos du protoplasma (voir p. 484, fig. 519 et 520). On en voit de beaux exemples dans la formation des zoospores chez bon nombre d'Algues vertes (*Hydrodictyon*, *Bryopsis*, *Derbesia*, *Acetabularia*, *Siphonocladus*, *Cladophora*, *Ulothrix*, etc.). Étalé contre la membrane en une couche pariétale renfermant des grains de chlorophylle et un grand nombre de noyaux régulièrement distribués (fig. 549), le protoplasma se divise simultanément en petites tables polyédriques ayant chacune à son centre un noyau: ces petites tables s'arrondissent, se séparent, acquièrent des cils, se meuvent dans la cavité et ne tardent pas à s'échapper de la membrane, ordinairement par un orifice latéral ou terminal. C'est de la même manière que se forment les zoospores dans le sporange des Saprolégnées (voir la fig. 550), avec cette différence qu'ici le corps protoplasmique avec ses nombreux noyaux régulièrement espacés remplit ordinairement toute la cavité, sans laisser de

place à du suc cellulaire. Il ne s'en divise pas moins tout d'un coup en autant de petites masses qu'il y a de noyaux, d'abord polyédriques, bientôt arrondies, qui s'échappent ensuite par un orifice terminal et nagent dans le liquide avec leurs deux cils. Les spores de la plupart des Mucorinées, celles des Myxomycètes, se forment de même par une division simultanée du protoplasma qui remplit tout le sporange en un grand nombre de petites masses d'abord polyédriques, puis arrondies, englobant sans doute chacune un noyau; mais ici chacun de ces petits corps s'entoure d'une membrane de cellulose avant de s'échapper de la cellule mère. Dans certains *Mucor*, il subsiste entre les spores une matière gélatineuse, parfois granuleuse, qui est un reste du protoplasma primitif; d'où une transition vers la division partielle. C'est par le même procédé que naissent les tétraspores du *Padina Pavonia* (fig. 519), ainsi que les oosphères des Fucacées (fig. 520) et des Saprologniées, avec cette différence pour ces dernières que les cellules filles sont beaucoup plus écartées l'une de l'autre, et que chacune d'elles renferme plusieurs noyaux. Enfin, c'est encore par division totale que se forme le sporange des *Vaucheria* (fig. 585, A). A l'extrémité du tube, le revêtement protoplasmique pariétal renfermant de très nombreux noyaux s'épaissit, s'assombrit et se sépare du reste par une scission transversale, puis, rejoignant ses bords se ferme complètement à la base. La couche protoplasmique du reste du tube se contracte, s'écarte notablement de la portion séparée, puis se ferme à son tour vers le haut. Les deux corps protoplasmiques se rapprochent ensuite sans se mettre en contact, puis se recouvrent d'une lame de cellulose formée simultanément dans toute l'épaisseur et qui se raccorde latéralement avec la membrane du tube.

2^o **Division partielle.** — C'est par division partielle que se forment les spores

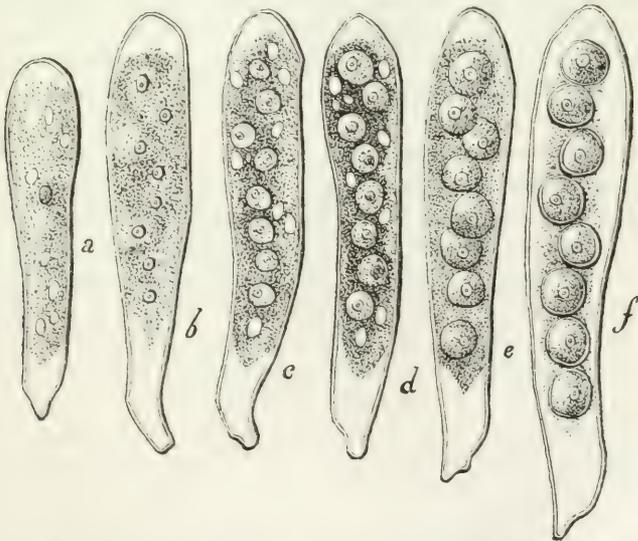


Fig. 590. — États successifs de la formation des spores par division partielle dans une *Peziza* (d'après Dippel).

dans les asques des Champignons du groupe des Ascomycètes (fig. 590). Pendant que la cellule mère grandit, son noyau d'abord unique (a) subit une série de

bipartitions qui en produisent ordinairement huit également espacés *b*), quelquefois un nombre beaucoup plus grand. Dans tous les cas, le protoplasma qui enveloppe chaque noyau se condense, se sépare du protoplasma général par un contour net, puis s'entoure d'une membrane de cellulose (*f*). Tantôt les huit spores, ainsi formées simultanément à une faible distance l'une de l'autre, n'occupent qu'une petite partie de la cellule mère; le résidu protoplasmique non employé à leur formation est considérable. Tantôt, au contraire, elles se touchent et remplissent presque complètement la cellule mère; le résidu est très faible. De là des transitions vers la division totale.

C'est encore par division partielle que se forment, dans le sac embryonnaire des Angiospermes, d'une part l'ooosphère avec ses deux synergides, d'autre part les trois antipodes (voir p. 428 et 546). Enfin, c'est de la même manière que se produisent, dans les tubes polliniques des Gymnospermes, quelques cellules libres dont l'existence n'est que transitoire (voir fig. 508).

En résumé, la division cellulaire est totale ou partielle, se trouve précédée ou non d'une rénovation, s'opère soit par une bipartition simple ou répétée, soit par une multipartition, a lieu par un étranglement progressif ou simultanément, se produit autour de chaque noyau isolé ou englobe à la fois un grand nombre de noyaux, rejette la membrane primitive comme dans la très grande majorité des cas ou la conserve comme dans le sporange des *Vaucheria* et le sac embryonnaire des Phanérogames: toutes modifications secondaires qui passent l'une à l'autre par d'insensibles transitions. Toujours est-il qu'elle joue un rôle très important dans la formation des cellules reproductrices des plantes (spores, zoospores, anthérozoïdes, oosphères).

Multiplication par cloisonnement. — Dans ce mode de multiplication, le corps protoplasmique de la cellule mère ne se divise pas, il est divisé par la formation d'une ou de plusieurs cloisons. S'il se fait une seule cloison, c'est une bipartition; si plusieurs cloisons se forment à la fois, c'est une multipartition.

1° Cloisonnement simple. — Le cloisonnement simple ou la bipartition est de beaucoup le cas le plus fréquent. C'est par lui qu'à partir de l'œuf ou de la spore s'édifie peu à peu et parvient à l'état adulte le corps des plantes dites multicellulaires. Il s'opère tout aussi bien si la cellule est dépourvue de noyau (Oscillaires, Bactéries, beaucoup de Champignons, etc.), que si elle en possède deux ou un plus grand nombre; il ne dépend pas du noyau. S'il n'a jamais lieu dans une cellule à un seul noyau, c'est qu'à moins de traverser la substance nucléaire, ce qui ne paraît pas possible, la cloison découperait la cellule en deux parties inégales, l'une gardant pour elle le noyau, l'autre en étant privée.

La cloison est centripète, toutes les fois qu'au niveau où elle se forme la cellule a sa région centrale occupée par du suc cellulaire. Nous en avons déjà cité des exemples: les Spirogyres avec deux noyaux issus d'une bipartition récemment opérée, les Cladophores avec un grand nombre de noyaux, certains Champignons et certains tubes polliniques sans aucun noyau (voir p. 564). Elle est centrifuge quand, au niveau considéré, le corps protoplasmique se trouve ramassé vers le centre de la cellule; formée d'abord dans la région centrale, elle vient alors se raccorder tout autour avec la membrane externe, à mesure que

le protoplasma se déplace vers la périphérie (fig. 591). Elle est unilatérale lorsque le corps protoplasmique est d'abord rassemblé sur un côté de la cellule; formée d'abord de ce côté, elle s'étend peu à peu vers la face opposée à mesure que le protoplasma se déplace dans cette direction (fig. 591, c). Enfin, elle est simultanée quand, au niveau où elle se forme, le corps protoplasmique est continu à travers la cavité cellulaire. Ce dernier cas est de beaucoup le plus fréquent. On en trouve d'innombrables exemples dans l'embryon en voie de développement à partir de l'œuf, dans les tiges, les feuilles et les racines en voie de croissance, etc. Aussi est-il nécessaire de l'étudier de plus près.

Comment la cloison simultanée prend-elle naissance au sein du protoplasma? Dans tous les cas, elle est précédée, au lieu où elle doit apparaître, par une couche de fins granules juxtaposés formant une lame qui traverse tout le protoplasma. Ces granules

sont les matériaux de la cloison; ils ne sont pas de nature albuminoïde, mais ternaires; tantôt ils se colorent en bleu par l'iode, ce sont de petits grains d'amidon; tantôt l'iode ne les colore pas. Il est probable qu'ils prennent naissance çà et là dans toute l'étendue du protoplasma et qu'ils se condensent ensuite dans la lame granuleuse. Quoi qu'il en soit, tout à coup ils disparaissent comme tels et se fusionnent tous à la fois pour former la cloison. Celle-ci est d'abord molle et se gonfle facilement; elle durcit peu à peu. Au début elle ne se colore pas en bleu par le chlorure de zinc iodé. Pendant que se prépare en lui la formation de la plaque granuleuse, le protoplasma de la cellule se comporte, suivant les plantes, de deux façons différentes. Chez les Thallophytes (Algues et Champignons), il ne présente aucun caractère particulier et conserve son homogénéité. Chez les Muscinées (y compris les Characées), les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames, au contraire, il affecte une disposition toute spéciale qui, en raison de sa généralité, mérite d'attirer un instant l'attention.

Considérons d'abord le cas où, dans une cellule à noyau unique, il s'écoule un intervalle assez long entre la bipartition du noyau et la formation de la cloison, de telle sorte que les filets protoplasmiques qui au début relient, comme on sait, les deux noyaux ont eu le temps de se fondre dans le protoplasma général et de disparaître complètement. On voit alors dans le protoplasma qui sépare les deux noyaux se former de nouveaux filets, pareils aux anciens mais plus nombreux, qui vont d'un noyau à l'autre et dont l'ensemble affecte la forme d'un tonneau ou mieux d'une lentille biconvexe; cette lentille prend toute la largeur de la cellule quand la cloison doit être, comme nous la supposons ici, simultanée (voir plus loin, fig. 594). C'est au milieu de chacun de ces filets, sur eux et paraissant alors en être des épaissements, ou entre eux, que se rassemblent les granules pour

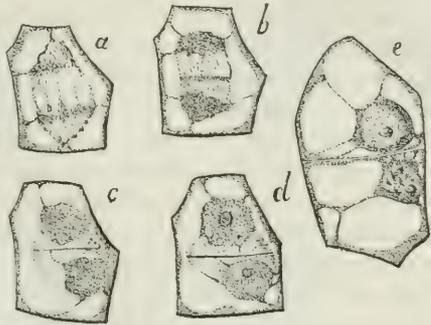


Fig. 591. — *Epipactis palustris*. États successifs de la formation de la cloison, dans le cas où elle est centrifuge ou unilatérale (d'après Treub). Cette figure fait suite à la figure 553 qui montre la division du noyau.

constituer, dans l'équateur de la lentille, la lame granuleuse qui précède la cloison. Celle-ci une fois formée, les filets disparaissent et le protoplasma reprend son homogénéité.

Supposons maintenant, ce qui est de beaucoup le cas le plus fréquent, que la formation de la cloison suive de très près la bipartition du noyau (fig. 555 et 591, fig. 592). Alors les filets protoplasmiques qui relient les jeunes noyaux n'ont pas le temps de disparaître; c'est dans leurs intervalles que le protoplasma en forme de nouveaux, et tous ensemble ils constituent le tonneau ou la lentille biconvexe où, comme il vient d'être dit, se constitue d'abord la lame équatoriale granuleuse, et plus tard la cloison. Tous ensemble aussi, ils disparaissent dans le protoplasma général aussitôt la cloison formée. A voir ainsi la bipartition du noyau et le cloisonnement de la cellule se suivre de près et empiéter l'un sur l'autre, on pourrait croire, et l'on a cru longtemps, que ce sont les deux phases successives d'un seul et même phénomène. On sait aujourd'hui, nous en avons donné des preuves nombreuses, que la division du noyau et la division de la cellule sont, au contraire, deux phénomènes complètement indépendants. Seulement, dans le cloisonnement simple simultané, qui est le cas le plus fréquent de la multiplication cellulaire, ils se suivent ordinairement de très près.

Si la lentille biconvexe constituée par les filets protoplasmiques n'atteint pas la largeur nécessaire pour occuper tout le diamètre de la cellule, la cloison est successive: centrifuge, ou unilatérale (fig. 591). La lame granuleuse apparaît d'abord dans toute l'épaisseur de la lentille, puis celle-ci se déplace de manière à la raccorder latéralement tout autour à la membrane primitive; la formation de la cloison suit pas à pas celle de la lame granuleuse. Il en est souvent ainsi, par exemple, dans le tégument de l'ovule en voie de croissance (*Epipactis*, *Orchis*, *Iris*, *Tradescantia*, *Clematis*, *Phaseolus*, etc.)

C'est encore par un cloisonnement simple simultané que prennent naissance, quatre par quatre dans une cellule mère, les grains de pollen des Phanérogames ainsi que les spores des Muscinées et des Cryptogames vasculaires; mais le phénomène y subit parfois une modification qui est un pas vers le cloisonnement multiple. Souvent la cellule mère se divise d'abord en deux moitiés par une cloison; puis chacune des deux moitiés se cloisonne à son tour de la même manière et dans une direction rectangulaire. On obtient ainsi par une double bipartition quatre grains de pollen, ou quatre spores, disposés tantôt dans un même plan, tantôt en tétraèdre, c'est-à-dire trois dans un plan et le quatrième au-dessus ou au-dessous (pollen de *Lilium*, *Allium*, *Anthericum* et de la plupart des Monocotylédones, microspores des *Isoetes*, etc.). Ailleurs (fig. 592) le noyau primitif se divise sans qu'il se fasse de cloison définitive entre ses deux moitiés; la lame granuleuse y apparaît cependant, mais pour s'évanouir bientôt. Les deux nouveaux noyaux se divisent à leur tour et c'est seulement quand les quatre noyaux sont séparés, que des cloisons de cellulose se forment simultanément et divisent l'ensemble du protoplasma en quatre portions renfermant chacune un noyau; c'est presque une véritable quadripartition simultanée (pollen de Capucine, de Pois, de Rhubarbe, d'Oseille et de toutes les Dicotylédones étudiées jusqu'ici, pollen d'Asphodèle et de quelques autres Monocotylédones, spores des *Psilotum*, *Ophioglossum*, *Equisetum*, *Pellia*, etc.).

Il arrive quelquefois, dans ce dernier cas, que le cloisonnement du protoplasma, ou du moins que la préparation au cloisonnement, précède la première division du noyau; la formation des spores de *Panthoceros* et des macrospores de *Isoetes* nous en est un exemple. Les systèmes lenticulaires de filets proto-

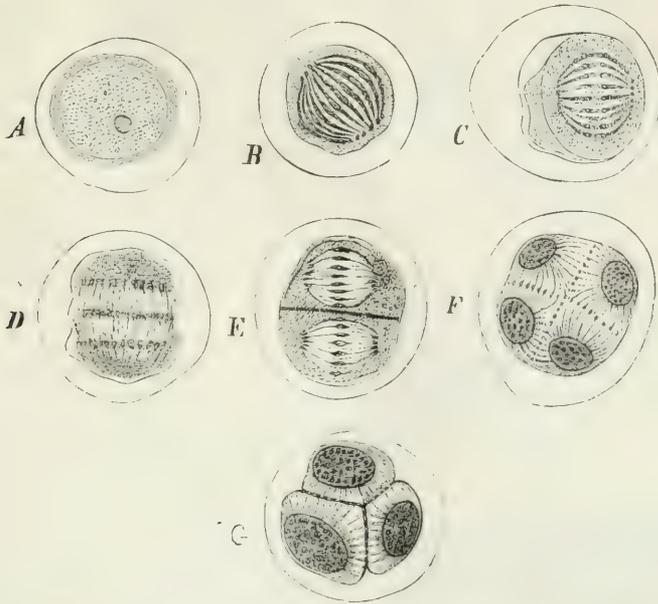


Fig. 592. — *Psilotum triquetrum*, états successifs de la division du noyau et de la formation des cloisons dans une cellule mère des spores, contractée par l'alcool. La lame granuleuse formée en *E* disparaît plus tard, et les nouvelles plaques rectangulaires naissent ensemble en *F* (d'après Strasburger).

plasmiques y sont déjà constitués, reliant entre eux quatre masses condensées de protoplasma, avant que le noyau latéralement situé ait commencé à se diviser. Il se divise ensuite à deux reprises de la façon ordinaire et chacun des nouveaux noyaux pénètre dans une des quatre masses protoplasmiques; après quoi se forment simultanément les lames granuleuses et bientôt après les cloisons. On trouve ici une preuve nouvelle de l'indépendance entre le cloisonnement du protoplasma et la division du noyau.

Le plus souvent la cloison est médiane et partage la cellule en deux moitiés semblables. Il n'est pas rare cependant qu'elle la découpe en deux parties très inégales. Elle est alors plane, comme dans la cellule terminale de la racine et de la tige des Cryptogames, ou courbée en verre de montre, comme dans le cloisonnement des grains de pollen (fig. 212), parfois même enroulée en cylindre ou en tronc de cône et ne s'ajustant à la membrane primitive que sur deux faces opposées, comme dans la formation de la cellule mère de l'antheridie et de certains stomates chez les Fougères, etc. Dans le pollen des Angiospermes, la lame granuleuse ou même la très mince cloison courbe qui en provient, se résorbe dans la plupart des cas et les deux noyaux se retrouvent disposés dans la même cellule (fig. 215). C'est encore à ce cloisonnement inégal que se rattache la formation des cellules

dite par *bourgeoisement*, telle qu'on la rencontre dans le thalle de la Levûre de bière et des autres *Saccharomyces* (fig. 595), ainsi que dans la production des spores des Agarics, des Bolets et des autres Basidiomycètes. La cellule mère localise d'abord sa croissance en un point de sa périphérie et forme un petit rameau renflé à base très étroite. Puis une cloison se forme dans l'étranglement basilaire et la cellule totale se trouve partagée en deux segments très inégaux : l'un, qui est le petit rameau renflé, le *bourgeon*, se détache plus tard; l'autre, qui occupe tout le volume de la cellule primitive reste en place et peut reformer de nouveaux bourgeons. Il semble alors que la cellule mère se conserve identique à elle-même en bourgeonnant, c'est à dire en produisant de nouvelles cellules à sa surface et c'est souvent ainsi que l'on exprime à tort le phénomène.

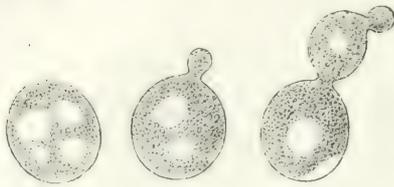


Fig. 595. — Multiplication des cellules par bourgeonnement dans la Levûre de bière (*Saccharomyces cerevisia*).

2^o **Cloisonnement multiple.** — Chez certaines Phanérogames, où le sac embryonnaire est étroit, l'albumen de la graine prend naissance par une série de cloisonnements simples (*Momotropa*, *Viscum*, Labiées, Scrophularinées, Campanulacées, Plantaginées, etc.). Mais le plus souvent, et cela aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes, le sac embryonnaire est très large et l'albumen résulte d'un cloisonnement multiple et simultané. Pendant que le sac embryonnaire grandit rapidement, son noyau se divise en deux; chaque moitié fait de même et ainsi de suite un grand nombre de fois. Quand sa croissance prend fin, le sac se montre revêtu à l'intérieur d'une couche protoplasmique où se trouvent répartis de nombreux noyaux également espacés et disposés ordinairement en une seule couche (fig. 594). C'est alors seulement, quand aucun noyau ne se divise plus, quand les fuseaux de filets protoplasmiques correspondant à la dernière division ont disparu dans le protoplasma général, que le cloisonnement commence.

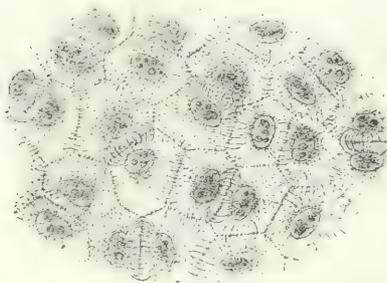


Fig. 594. — *Caltha palustris*. Cloisonnement multiple dans la couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire. Formation des lentilles de filets entre les nombreux noyaux et d'une lame granuleuse au milieu de chaque lentille (d'après Strasburger).

On voit apparaître d'abord dans le protoplasma des filets qui, rayonnant autour des noyaux, les relient les uns aux autres par des sortes de tonneaux ou de lentilles biconvexes (fig. 594 et fig. 595, A). Puis, dans l'équateur de chaque lentille, se condense une plaque granuleuse, bientôt remplacée par une cloison de cellulose. Appliquées en dehors contre la membrane, ajustées ensemble latéralement en réseau, libres en dedans, toutes ces cloisons dessinent sur la paroi du sac une série d'alvéoles polygonales ouvertes à l'intérieur, qui découpent le revêtement pariétal en autant de tables protoplasmiques contenant chacune ordinairement un noyau (fig. 595, B et C) : ce ne sont pas encore des cellules complètes. Mais

le plus souvent, et cela aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes, le sac embryonnaire est très large et l'albumen résulte d'un cloisonnement multiple et simultané. Pendant que le sac embryonnaire grandit rapidement, son noyau se divise en deux; chaque moitié fait de même et ainsi de suite un grand nombre de fois. Quand sa croissance prend fin, le sac se montre revêtu à l'intérieur d'une couche protoplasmique où se trouvent répartis de nombreux noyaux également espacés et disposés ordinairement en une seule couche (fig. 545). C'est alors seulement, quand aucun noyau ne se divise plus, quand les fuseaux de filets protoplasmiques correspondant à la dernière division ont disparu dans le protoplasma général, que le cloisonnement commence.

On voit apparaître d'abord dans le protoplasma des filets qui, rayonnant autour des noyaux, les relient les uns aux autres par des sortes de tonneaux ou de lentilles biconvexes (fig. 594 et fig. 595, A). Puis, dans l'équateur de chaque lentille, se condense une plaque granuleuse, bientôt remplacée par une cloison de cellulose. Appliquées en dehors contre la membrane, ajustées ensemble latéralement en réseau, libres en dedans, toutes ces cloisons dessinent sur la paroi du sac une série d'alvéoles polygonales ouvertes à l'intérieur, qui découpent le revêtement pariétal en autant de tables protoplasmiques contenant chacune ordinairement un noyau (fig. 595, B et C) : ce ne sont pas encore des cellules complètes. Mais

bientôt chaque table se revêt sur sa face interne d'une mince membrane de cellulose qui s'ajuste aux cloisons latérales et ferme chaque cellule en dedans. Tel est le cas le plus ordinaire (*Myosurus*, *Viola*, *Reseda*, *Oxalis*, *Caltha*, *Leucoium*, *Picea*, etc., etc.).

Dans certaines plantes (*Corydallis cava* et *pallida*, *Pulmonaria officinalis*, *Staphylea pinnata*, *Galanthus nivalis*, etc.), il ne se forme pas de lentilles de filets connectifs entre tous les noyaux, mais seulement çà et là; il en résulte que les cloisons partagent le revêtement pariétal en portions plus grandes renfermant chacune un

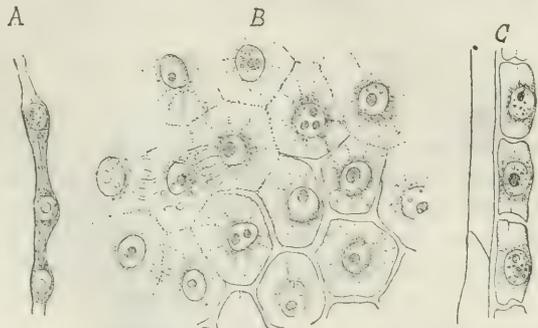


Fig. 595. — *Myosurus minimus*. Cloisonnement multiple du revêtement protoplasmique du sac embryonnaire. A, de champ; la lame granuleuse est formée au milieu des filets internucléaires; B, de face; en haut et à gauche, lames granuleuses et disparition des filets; en bas et à droite, cloisons de cellulose. C, vue de champ dans cette dernière région (d'après Strasburger). Cette figure fait suite à la fig. 545.

plus ou moins grand nombre de noyaux, parfois une vingtaine et plus (fig. 548). Ces noyaux multiples se divisent souvent de nouveau dans chaque grande cellule, et parfois aussi la cellule se cloisonne. Plus tard, ces noyaux se rapprochent et progressivement se confondent en un seul (fig. 556). Dans le Haricot et la Fève, enfin, il ne se fait en aucun point de filets connectifs entre les noyaux, il n'apparaît non plus aucune cloison; à vrai dire, le sac embryonnaire n'y forme pas d'albumen.

Le cloisonnement multiple s'opère donc absolument comme le cloisonnement simple, avec cette différence que son indépendance vis-à-vis des noyaux apparaît avec plus d'évidence. Le cloisonnement multiple n'est en somme qu'un cloisonnement simple retardé.

Résumé. — En résumé, les deux modes de formation de cellules qui se ressemblent le plus sont la rénovation et la division, qui n'est au fond qu'une rénovation multiple. En les réunissant, il restera quatre types assez distincts : l'anastomose, la conjugaison, la rénovation simple ou multiple, et le cloisonnement. Une même cellule peut présenter successivement deux de ces types. Le sac embryonnaire des Angiospermes, par exemple, après avoir donné naissance, par division partielle, à l'œosphère, aux synergides et aux antipodes, produit ordinairement l'albumen par cloisonnement multiple.

Seule, la conjugaison engendre une cellule réellement nouvelle, ayant pour résultat la constitution d'une nouvelle plante. L'anastomose n'est qu'une association de cellules semblables. La rénovation, simple ou multiple, n'est qu'une dissociation d'éléments semblables en vue de la propagation de l'individu. Le cloisonnement est à la fois un soutien pour l'ensemble, une manière de multiplier les surfaces osmotiques et une facilité donnée à la différenciation des parties. C'est cette différenciation qui fera l'objet du chapitre suivant.

SECTION II

PHYSIOLOGIE DE LA CELLULE

On sait maintenant de quelles parties la cellule se compose et comment elle se forme ; il reste à étudier les phénomènes dont elle est le siège. Il y en a de deux sortes. Les uns se manifestent par des échanges entre la cellule et le milieu extérieur : ce sont les mieux connus. Les autres s'accomplissent dans le sein même de la cellule par l'action réciproque de ses divers éléments ; malheureusement la plupart de ces phénomènes intimes, tant physiques que chimiques, sont encore enveloppés d'obscurité et l'on devra se borner ici à en signaler quelques-uns.

§ 6

Phénomènes externes de la cellule.

Résumé des notions acquises. — Puisque le corps de la plante est composé de cellules, quelquefois d'une cellule unique, bien plus souvent d'un grand nombre de cellules juxtaposées se ressemblant toutes par leurs propriétés générales, la physiologie générale externe de la cellule se confond avec la physiologie générale externe du corps. Tout ce qui a été dit au chapitre I du Livre I, (p. 75 à p. 214) des conditions extérieures que la plante exige pour manifester sa vie, de la double action qu'elle exerce en vivant sur les diverses parties constitutives, pondérables et impondérables, du milieu externe, soit qu'elle y puise, soit qu'elle y verse à la fois de la matière et de la radiation, des diverses phases enfin qu'elle traverse dans sa lutte pour l'existence, tout cela s'applique directement à la cellule elle-même et en particulier au protoplasma.

C'est le protoplasma qui est cette donnée primitive et mystérieuse dont on a vu qu'il faut nécessairement partir pour étudier le développement de la plante (p. 76). C'est le protoplasma qui, pour entretenir sa vie et notamment pour croître, exige une certaine nature et une certaine intensité de radiations (p. 87), une certaine qualité et une certaine quantité d'aliment (p. 89). C'est en modifiant inégalement la croissance du protoplasma que la pesanteur, la radiation, l'eau, la pression, etc., provoquent dans le corps les courbures géotropiques (p. 107), héliotropiques (p. 117), thermotropiques (p. 115), hydrotropiques (p. 167 et p. 177), etc.

Plus tard, c'est encore en agissant sur le protoplasma développé que la pesanteur détermine les mouvements géotactiques (p. 112), et la radiation les mouvements phototactiques (p. 151). C'est le protoplasma qui absorbe des radiations (p. 115), de l'oxygène (p. 156), de l'eau et des substances dissoutes (p. 170) ; c'est lui qui émet des radiations (p. 185), de l'acide carbonique (p. 187) et quelquefois d'autres gaz (p. 199), de la vapeur d'eau (p. 191) et parfois de l'eau avec des substances dissoutes (p. 202). Dans les cellules vertes, c'est encore le protoplasma qui, sous l'influence des radiations absorbées par la chlorophylle (p. 145), décompose l'acide carbonique (p. 147) et par conséquent absorbe ce gaz dans le milieu extérieur (p. 165) en y dégageant en retour l'oxygène qu'il renfermait (p. 189).

En un mot, toute l'activité externe de la plante n'est autre chose que l'activité même du protoplasma. Après cette revue rapide des notions acquises, il suffira donc de donner quelques compléments sur ce sujet.

Influence de la température sur les mouvements du protoplasma. —

Parmi les variations du milieu extérieur, celle à laquelle le protoplasma se montre le plus sensible est certainement la variation de température. On en a immédiatement la preuve en mesurant dans une plante donnée, à diverses températures, la vitesse du mouvement protoplasmique.

Si c'est le mouvement ciliaire qu'on observe (p. 478), on le voit, dans le *Chlamydococcus pluvialis* par exemple, commencer seulement vers 5°, s'accélérer progressivement à mesure que la température s'élève, jusqu'à un certain maximum, puis se ralentir rapidement à mesure que la température continue d'augmenter, pour cesser à 45°. Si c'est le mouvement circulatoire intérieur que l'on étudie (p. 480), on le voit commencer à une certaine température, variable suivant les plantes : à 0°,5 dans le *Nitella flexilis*, à 10°-11° dans les poils des *Cucurbita*, *Lycopersicum*, *Tradescantia*, ou dans le parenchyme foliaire du *Vallisneria*, etc. Sa vitesse augmente ensuite progressivement avec la température, jusqu'à un certain maximum, qui est atteint à 57° dans le *Nitella flexilis*, entre 50° et 40° dans les autres plantes citées. Puis elle décroît rapidement jusqu'à devenir nulle, à mesure que la température continue de s'élever : dans le *Nitella*, le courant protoplasmique s'arrête subitement un peu au-dessus de 57°; dans les poils de *Tradescantia* et de *Cucurbita*, il se ralentit de plus en plus au-dessus de 40°, ne cesse qu'à 49° dans le premier exemple, et seulement au-dessus de 50° dans le second. Il reprend ensuite, si la température s'abaisse.

La marche du phénomène, quand la température varie lentement et progressivement entre les deux limites et l'optimum, est donc une nouvelle application de la loi générale formulée à la page 88 et dont on a déjà rencontré de nombreux exemples.

Il en est tout autrement si la température vient à subir une brusque et forte variation entre ces mêmes limites. Qu'il s'agisse d'un échauffement ou d'un refroidissement, l'effet produit est le même : le mouvement s'arrête aussitôt. Un peu plus tard il reprend, mais ce n'est que peu à peu qu'il acquiert la vitesse correspondant à la température nouvelle. Ainsi dans un poil d'*Ecbalium agreste* brusquement refroidi de 40° à 16°, le mouvement protoplasmique s'arrête au bout d'une minute ; sept minutes après, il recommence, mais c'est seulement au bout de dix-huit minutes qu'il reprend sa vitesse normale. Dans ce même poil brusquement réchauffé de 16° à 40°, le mouvement s'arrête au bout de six à huit minutes : il reprend seulement après une demi-heure et plus, pour acquérir de nouveau quelques minutes plus tard la rapidité qui correspond à cette température élevée.

Effet des températures très basses et très élevées sur le protoplasma.

— Si l'on veut maintenant étudier l'effet produit sur la cellule par les températures plus basses ou plus hautes que celles où s'arrête le mouvement protoplasmique, il est nécessaire de la considérer séparément à l'état de vie manifestée et à l'état de vie latente.

À l'état de vie manifestée, c'est-à-dire abondamment pourvue d'eau dans toutes

ses parties et notamment dans le suc cellulaire, la cellule peut être soumise, soit à une température beaucoup plus basse que celle où le mouvement s'arrête et même notablement inférieure à 0°, soit à une température plus élevée que la limite supérieure, sans que le protoplasma perde pour cela le pouvoir de reprendre sa mobilité au retour de la température favorable. Ainsi après dix minutes d'exposition dans l'air à une température de — 8°, le protoplasma des poils staminaux du *Tradescantia virginica* se trouve séparé de la membrane et contracté au milieu en plusieurs masses sphériques complètement immobiles. Réchauffé à 17°, après une minute et demie le mouvement recommence dans ces sphères, celles-ci se renflent, se rejoignent, s'appliquent de nouveau contre la membrane, poussent des bras qui s'anastomosent en réseau; en un mot, le corps protoplasmique reprend sa configuration et sa mobilité normales. Sous l'influence des premiers froids de l'hiver et souvent après une seule nuit de gelée, les cellules du parenchyme des feuilles persistantes ramassent de même leur protoplasma et leurs grains de chlorophylle en forme de pelotes, d'où résulte un changement de teinte qui disparaît, avec la cause qui l'a produite, après quelques jours d'une température plus élevée. De même, si l'on a exposé pendant vingt-cinq minutes dans l'air humide à 50°-51° des poils de Courge et de Tomate, ils ont leur protoplasma contracté çà et là contre la paroi en masses sphériques immobiles; ramenés à 20°, ils montrent, quatre heures après, le réseau protoplasmique entièrement reformé et en mouvement actif.

Mais on arrive bientôt, tant vers le haut que vers le bas, à une limite de température au delà de laquelle les changements amenés dans la forme et dans la condition du protoplasma sont irréparables, où le protoplasma est tué. Ces limites sont très variables suivant les plantes; les diverses espèces d'un même genre, bien plus, les divers individus d'une même espèce diffèrent parfois beaucoup sous ce rapport. Tandis que chez certaines Phanérogames des contrées méridionales le protoplasma est déjà tué à 0°, dans les Lichens et certains Champignons de consistance dure, dans les Diatomées, dans les Hépatiques et les Mousses, dans le Gui et quelques autres Phanérogames, il supporte sans périr les températures les plus basses. D'autre part une température de 50° suffit ordinairement pour tuer le protoplasma; pourtant certaines plantes inférieures supportent des températures beaucoup plus élevées; ainsi diverses Bactériacées (un *Bacillus*, un *Micrococcus*) croissent, se multiplient et se reproduisent encore vers 75°, pourvu que le liquide nutritif soit neutre. Cette restriction nous amène à dire un mot de la grande différence qu'on observe dans l'effet de la température sur le protoplasma, suivant la nature du milieu où l'échauffement se produit. Dans l'air, la cellule résiste à une température plus élevée que dans l'eau; dans un liquide neutre ou légèrement alcalin, elle supporte une température qui la ferait périr aussitôt dans une liqueur faiblement acide. De plus, l'action de la chaleur est fonction du temps; telle cellule qui résiste à 50° pendant un quart d'heure est tuée par un séjour d'une demi-heure à cette même température. Dans les expériences de ce genre, il est donc nécessaire de faire toujours agir la température de la même manière et pendant le même temps, pour obtenir des résultats comparables.

À l'état de vie latente, c'est-à-dire plus ou moins complètement desséchée, la

cellule résiste beaucoup mieux aux températures extrêmes. La plupart des graines, par exemple, peuvent, sans en souffrir, demeurer exposées pendant deux heures à une température de -80° . Quelques-unes, qui conservent plus d'eau, sont tuées, au contraire, par un froid suffisamment intense; ainsi les graines d'Érable périssent vers -20° . De même les bourgeons hibernants des plantes ligneuses supportent les grands froids de l'hiver, tandis qu'il suffit de la gelée blanche d'une nuit de printemps pour tuer leurs jeunes feuilles en voie d'épanouissement. D'autre part, les graines de Pois, de Blé, etc., peuvent être maintenues pendant une heure à 70° sans perdre leur faculté germinative, tandis qu'elles meurent un peu au-dessus de 50° quand elles se trouvent en cours de germination.

Gel et dégel de la cellule (1). — Dans certaines plantes (Lichens, Mousses, etc.), les cellules abondamment pourvues d'eau dans toutes leurs parties, notamment dans leur suc cellulaire, paraissent ne geler jamais. Le plus souvent cependant elles se congèlent à une température plus ou moins basse, durcissent et craquent sous le doigt. Voici alors comment les choses se passent.

Tout d'abord la très mince couche d'eau qui recouvre la face externe de la membrane se congèle et forme à l'extérieur une première pellicule de glace. Aussitôt, une nouvelle et très mince couche d'eau s'échappe à travers la membrane pour en revêtir la surface; elle s'y congèle à son tour en épaississant vers l'intérieur la couche de glace déjà formée; et les choses continuent ainsi, car par sa face interne la membrane absorbe incessamment dans le protoplasma et dans le suc cellulaire de nouvelle eau d'imbibition pour remplacer celle qui se solidifie à sa face externe. La première couche de glace est formée de tables hexagonales qui se touchent de tous les côtés; plus tard, en s'épaississant progressivement par la base, ces tables se transforment en prismes et tous ces prismes accolés forment une croûte de glace, de plus en plus épaisse et friable. En même temps le suc cellulaire se concentre de plus en plus, tandis que la membrane, le protoplasma et le noyau voient diminuer progressivement la proportion d'eau d'imbibition qu'ils renfermaient; la cellule tout entière se contracte d'autant. Le poids de glace ainsi formée peut dépasser le quart du poids total de la cellule. En résumé, les cristaux de glace se forment toujours en dehors des cellules, jamais dans leur intérieur. A dire vrai, la cellule ne gèle jamais.

Quand les cellules sont unies en tissu, c'est sur les faces libres, confinant aux méats et aux lacunes, que se forment les cristaux de glace; en grandissant, ils acquièrent souvent un volume considérable et déchirent le tissu d'alentour (fig. 596). Souvent ils soulèvent la couche périphérique du membre, parfois

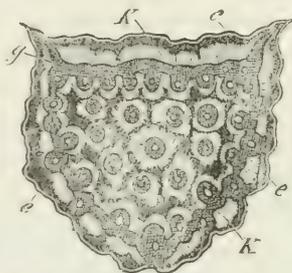


Fig. 596. — Section transversale d'un pétiole lentement congelé d'Artichaut (*Cynara Scolymus*). *e*, l'épiderme décollé; *g*, le parenchyme dans lequel on voit, laissées en blanc, les sections des nervures. Il s'est déchiré régulièrement pendant la congélation, et la surface libre de chacun de ses fragments est revêtue d'une croûte de glace *k*, formée de prismes perpendiculaires à la surface et serrés côte à côte. Les espaces vides sont représentés tenus entièrement noirs dans la figure (Sachs).

(1) Sachs: *Krystallbildungen bei dem Gefrieren* (Abhandl. der k. Sächs. Gesellschaft der Wiss., t. XII, 1860). — Prillieux: *Des effets de la gelée sur les plantes* (Bull. de la Soc. bot., t. XVI, 1869).

même ils la déchirent et viennent faire saillie au dehors sous forme de lames ondulées.

Ainsi opérée, la congélation ne semble pas entraîner par elle-même la mort du protoplasma; les Navicules, par exemple, gèlent entre $-12^{\circ}.5$ et -25° et continuent de vivre après le dégel. Tout paraît dépendre de la manière dont le dégel a lieu. S'il est lent, la cellule reprend peu à peu ses propriétés; s'il est brusque, elle en meurt. En effet, si les prismes de glace fondent lentement à leur base, l'eau produite est reprise à mesure par la membrane en contact, et de proche en proche, par une marche inverse, les propriétés de la membrane, du protoplasma et du suc cellulaire se rétablissent peu à peu dans leur état primitif. Au contraire, si la croûte de glace fond brusquement, une partie de l'eau formée s'écoule au dehors, ou dans les lacunes du tissu, avant d'avoir pu être absorbée par les cellules; ni la concentration du suc cellulaire, ni l'imbibition du protoplasma, des noyaux et de la membrane, ne peuvent donc plus revenir à leur état primitif et normal. On comprend dès lors pourquoi les chances de congélation et par conséquent de destruction par un brusque dégel sont d'autant plus grandes que la cellule renferme une plus grande quantité d'eau. On voit aussi pourquoi certaines cellules sont tuées par un dégel trop brusque quand elles ont été gelées à une température très basse, tandis que ces mêmes cellules, tout aussi brusquement dégelées, ne souffrent pas quand la congélation a eu lieu à une température moins basse. Quant aux déchirures et aux dislocations que la congélation détermine dans les tissus, elles n'ont qu'une très faible importance au point de vue de la vie ou de la mort de l'ensemble après le dégel. On en a la preuve dans ce fait que les pétioles d'Artichaut dont la figure 596 représente l'état congelé, après avoir été dégelés lentement, sont demeurés vivants jusqu'en plein été.

Influence de quelques autres agents extérieurs sur le protoplasma. —

Toute action mécanique exercée sur le protoplasma: pression, choc, etc., en arrête aussitôt les mouvements et, si elle est assez forte, en modifie la forme et la disposition; le corps protoplasmique se ramasse au centre de la cellule en une ou plusieurs masses sphériques, ou bien au contraire s'étale à la périphérie en une couche pariétale. Mais ce n'est là qu'un effet passager, à moins que l'action mécanique n'ait dépassé un certain degré. Quelques minutes après que la cause a cessé, ou même quelquefois pendant qu'elle continue d'agir, le protoplasma reprend sa mobilité.

Dans une grande cellule de *Chara* ou de *Nitella*, pincée eu liée par le milieu, le courant cesse d'abord, puis recommence indépendamment dans chaque moitié, comme dans deux cellules distinctes. Si l'on vient à plonger la cellule dans une dissolution sucrée ou saline (nitrate de potasse ou de chaux, etc.) assez concentrée pour déterminer une prompte contraction du corps protoplasmique, le mouvement s'arrête pendant la contraction; il reprend quand la cellule est replacée dans l'eau pure. Quand la dissolution, faible au début, se concentre peu à peu de manière à contracter lentement le protoplasma, le mouvement ne s'interrompt pas, et lorsque le corps protoplasmique s'est ramassé en plusieurs masses sphériques, il se poursuit indépendamment dans chacune de ces masses (*Vallisneria*, *Hydrocharis*, etc.). Si l'on vient alors à affaiblir tout à coup la concentration du liquide externe, le corps protoplasmique se dilate brusquement et le

mouvement s'arrête, pour recommencer plus tard quand le protoplasma aura repris, en s'appliquant contre la membrane, sa disposition primitive.

Un courant électrique constant suffisamment faible (voir p. 155) n'exerce aucune action sur la mobilité du protoplasma; mais la fermeture ou l'ouverture de ce même courant agit comme un choc, ou comme une brusque variation de température, c'est-à-dire interrompt le mouvement, qui reprend bientôt avec sa vitesse primitive. Il en est de même des courants d'induction. Quand la cellule reçoit les courants d'induction entre deux électrodes suffisamment pointues, le mouvement ne s'y arrête que dans la portion de protoplasma située en regard des électrodes; au-dessus et au-dessous, le corps protoplasmique conserve sa disposition et sa mobilité.

Considérons maintenant les phénomènes qui s'accomplissent dans l'intérieur de la cellule, d'abord les phénomènes physiques, puis les phénomènes chimiques.

§ 7

Phénomènes physiques internes de la cellule.

Turgescence de la cellule (1). — Quand elle n'est ni cutinisée, ni subérifiée, la membrane cellulaire est très perméable aux liquides et aux substances solides ou gazeuses dissoutes; la cutinisation et la subérification ne font d'ailleurs que diminuer cette perméabilité, elles ne la suppriment pas; c'est seulement lorsque la membrane est imprégnée de cire ou de corps gras qu'elle devient tout à fait imperméable à l'eau. La couche périphérique du protoplasma se laisse aussi traverser par les liquides et les matières dissoutes, mais beaucoup moins facilement que la membrane. Bien des substances pénètrent à travers la première, qui sont arrêtées par la seconde; tandis que les matières qui sortent de la seconde ne sont pas arrêtées par la première. L'inverse pourrait avoir lieu, il est vrai, pour certaines substances, mais le fait n'a pas été constaté jusqu'ici, excepté pour les particules solides qui peuvent, on l'a vu, traverser la couche périphérique du protoplasma et qui ne passent pas à travers la membrane.

Tant qu'elle est continue, sans déchirure, c'est-à-dire tant que le protoplasma est vivant, c'est donc la couche membraneuse qui décide seule des échanges osmotiques de la cellule, empêchant d'entrer des substances qui sans elle envahiraient le protoplasma et le suc cellulaire, retenant à l'intérieur des matières qui sans elle se répandraient aussitôt dans le milieu externe. C'est le rôle prépondérant de cette couche qui rend très difficile l'étude expérimentale des phénomènes osmotiques de la cellule. Car elle n'est pas directement accessible, et ses propriétés ne peuvent pas être déduites d'expériences faites soit sur des membranes cellulaires, soit sur les membranes artificiellement préparées dont il sera question tout à l'heure. De plus, ses facultés osmotiques peuvent se modifier d'un instant à l'autre dans la même cellule. Aussi est-on encore très peu avancé sur ce sujet. Les conditions d'osmose cellulaire des sucres, par exemple, substances pourtant

(1) Sachs: *Traité de Botanique*, p. 917, 1874. — De Vries: *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*, Leipzig, 1877. — Pfeffer: *Pflanzenphysiologie*, p. 50, 1881.

si répandues dans les plantes, sont encore l'objet des assertions les plus contradictoires.

Quoi qu'il en soit, l'eau absorbée par osmose développe dans le protoplasma une pression de dedans en dehors qui applique tout d'abord étroitement la couche périphérique contre la membrane, puis distend celle-ci de plus en plus fortement; la membrane résiste, grâce à son élasticité, et de là naît cet état de tension intérieure et de rigidité externe qu'on appelle la *turgescence* de la cellule.

Il est facile de se représenter clairement cette tension antagoniste de la membrane et du contenu en construisant une sorte de cellule artificielle. On prend un tube de verre large et court dont on ferme une extrémité avec une membrane de vessie de porc, fraîche, dépourvue de trous et solidement ajustée. On remplit le tube avec une dissolution concentrée de sucre ou de gomme et on le ferme en haut avec un autre fragment de vessie. Plongé dans l'eau, ce petit tambour, qui n'est autre qu'un endosmomètre à deux membranes, absorbe le liquide avec une grande force; les disques de vessie, déjà fortement tendus auparavant sur les deux sections du tube, se renflent, deviennent hémisphériques et offrent une grande résistance à la pression. Si avec une fine aiguille on pique la membrane ainsi distendue, on voit s'échapper un filet d'eau qui s'élance à plusieurs pieds de hauteur. La force qui projette l'eau avec autant de puissance n'est autre chose que l'élasticité de la membrane distendue; mais la cause qui a mis en jeu cette élasticité en tendant la membrane, c'est l'attraction endosmotique exercée sur l'eau extérieure par le sucre contenu dans la cellule.

Causes qui modifient la turgescence. Plasmolyse. — Ceci posé, supposons la cellule parvenue à un état moyen de turgescence, et recherchons les causes externes et internes qui modifient la tension, soit pour l'augmenter, soit pour la diminuer. D'abord, il est facile de voir que toute pression locale exercée du dehors, ainsi que toute flexion, augmente la turgescence, tandis que toute traction, au contraire, la diminue. D'autre part, si l'on vient à plonger la cellule dans une dissolution suffisamment concentrée, sa turgescence s'amoindrit ou même s'annule complètement, à mesure qu'elle perd de l'eau. Dans le dernier cas, le corps protoplasmique se contracte jusqu'à ce que la concentration interne, qui va croissant, fasse équilibre à l'action osmotique de la dissolution externe. Cette contraction du corps protoplasmique sous l'influence d'une dissolution extérieure a reçu le nom de *plasmolyse*. Enfin toutes les fois que l'activité de la cellule donne naissance, soit dans le protoplasma, soit dans le suc cellulaire, à de nouvelles substances solubles, toutes les fois aussi que des matières solubles viennent à s'y solidifier ou à se transformer en d'autres substances solubles douées de qualités osmotiques différentes, les propriétés osmotiques de l'ensemble se trouvent modifiées et la turgescence varie. Ces variations de turgescence par des causes internes sont extrêmement fréquentes dans le cours de la vie d'une cellule.

Les diverses substances solubles externes diminuent d'autant plus la turgescence de la cellule qu'elles sont plus diffusibles dans l'eau. Ainsi, pour commencer à contracter le protoplasma des cellules sucrées de la Betterave, il faut que la dissolution extérieure renferme : 27 à 28 p. 100 de sucre de canne; 17 à 18 p. 100 de sulfate de soude; 6 à 7 p. 100 de nitrate de soude ou de potasse; 4 à 5 p. 100 de chlorure de potassium; 5 à 4 p. 100 de chlorure de sodium. Le sel marin est

donc un agent de plasmolyse 7 fois plus actif que le sucre. Quand elles sont renfermées dans la cellule, c'est dans le même ordre que ces diverses substances se rangent comme agents de turgescence. Les acides organiques : tartrique, malique citrique, et leurs sels alcalins sont aussi des agents très énergiques de plasmolyse et de turgescence.

Intensité de la turgescence. — S'il n'a pas encore été possible de mesurer exactement la turgescence que prend une cellule dans des conditions déterminées, on a pu cependant de diverses manières s'assurer que cette tension atteint souvent une grande intensité. On plasmolyse, par exemple, un organe turgescent de longueur connue (rameau, pédicelle, pétiole, etc.) : il se raccourcit en perdant sa turgescence ; on détermine ensuite le poids nécessaire pour le ramener, en l'étirant, à sa longueur première. On a trouvé ainsi que la turgescence des cellules du pédicelle floral atteint 5 atmosphères dans le *Fœœlichia floridana*, $4\frac{1}{2}$ atmosphères dans le *Thrinchia hispida*, $6\frac{1}{2}$ atmosphères dans le *Plantago ampleuricaulis*. Dans les cellules du renflement moteur du pétiole primaire de la Sensitive, la turgescence diminue à chaque excitation d'environ 5 atmosphères, sans cependant s'annuler complètement : dans le renflement moteur du Haricot, elle atteint environ 7 atmosphères. A en juger par la pression nécessaire pour la ramener après son isolement à la longueur qu'elle avait dans la tige, la moelle du Grand-Soleil aurait dans ses cellules une turgescence de $15\frac{1}{2}$ atmosphères. Pour annuler par plasmolyse la turgescence des cellules dans un renflement moteur de Sensitive, il suffit d'une dissolution sucrée à 8 p. 100 ; que l'on juge par là de la grandeur de la tension dans les cellules sucrées de la Betterave, où il faut pour supprimer la turgescence une solution sucrée à 27 p. 100.

Influence de la turgescence de la cellule sur sa croissance (1). — Il est naturel de penser que la forte pression hydrostatique dont la jeune cellule est le siège joue un rôle prépondérant dans sa croissance et que peut-être elle en est la cause déterminante. C'est grâce à elle que s'explique notamment, on l'a vu, la croissance superficielle de la membrane par interposition de particules nouvelles de cellulose entre les anciennes.

S'il en est ainsi, un organe plasmolysé devra cesser de croître, pour reprendre sa croissance quand on lui aura fait reprendre sa turgescence : ce que l'expérience confirme. S'il en est ainsi, dans la région de croissance d'un organe, la turgescence des cellules devra suivre, du sommet à la base, la même marche que la croissance partielle : la courbe de turgescence des diverses tranches devra coïncider avec la courbe de leurs accroissements simultanés. C'est effectivement ce qui a lieu. En mesurant sur divers pédicelles floraux (*Butomus*, *Alisma*, *Cephalaria*, *Plantago*, *Papaver*, etc.), sur des tiges (*Pharbitis*, *Clematis*, *Phaseolus*), sur des racines (*Faba*), la turgescence de chacune des tranches de la région de croissance par la différence de longueur entre l'état normal et l'état plasmolytique, différence qui peut atteindre jusqu'à 15 p. 100, on voit qu'elle va croissant à partir du sommet, pour atteindre son maximum précisément à l'endroit du maximum de croissance ; puis elle diminue progressivement à mesure qu'on descend et cesse précisément à la limite inférieure de la région de croissance. La croissance varie donc avec l'âge de la cellule exactement comme la turgescence.

(1) H. de Vries : *loc. cit.*, p. 90, 1877.

Il est dès lors probable que c'est en modifiant la turgescence des jeunes cellules, que les causes internes ou externes (pesanteur, radiation, eau, pression, etc.) agissent comme on l'a vu (p. 108, 117, 177) sur la croissance du corps. Le problème qui consiste à déterminer le mécanisme de la croissance se trouve ainsi reculé; il n'est pas résolu.

Cellules artificielles (1). — Les diverses membranes (vessie de porc ou de bœuf, laines de collodion, papier parcheminé, etc.) dont les physiiciens font habituellement usage pour étudier les phénomènes d'osmose sont percées de véritables trous. Les résultats de ces expériences ne peuvent donc pas s'appliquer directement à la membrane cellulaire, encore moins à la couche périphérique du protoplasma. Il n'en est pas de même avec certaines membranes obtenues par voie de précipitation chimique et dont la constitution se rapproche beaucoup plus de celle des membranes vivantes. Aussi l'étude attentive de ces membranes précipitées a-t-elle jeté du jour sur le mode de formation et sur les propriétés osmotiques de la couche membraneuse du protoplasma; comme cette dernière, ces membranes artificielles se montrent, en effet, imperméables à beaucoup de substances qui traversent la membrane cellulaire.

Si l'on introduit une goutte d'une dissolution de sulfate ou de chlorure de cuivre dans une dissolution de cyanoferrure de potassium, on la voit aussitôt s'entourer de tous côtés d'un précipité de cyanoferrure de cuivre, formant une membrane continue qui sépare désormais les deux dissolutions et empêche leur mélange direct. Beaucoup d'autres corps produisent des membranes analogues et permettent de réaliser ces sortes de *cellules artificielles*. Les mieux étudiées sont celles de tannate de gélatine. Pour les préparer, on trempe le bout d'une baguette de verre dans une solution de gélatine amenée à l'état sirupeux par une ébullition d'environ 56 heures; on laisse la goutte se dessécher à l'air pendant quelques heures, puis on plonge la baguette de verre dans une dissolution de tannin à 2 p. 100. Après quelques minutes, à la surface de la gélatine, qui se dissout peu à peu, il se forme une membrane continue et transparente de tannate de gélatine imperméable à ses deux composants. Distendue de plus en plus par l'eau qui la traverse pour aller dissoudre la gélatine intérieure, la cellule artificielle ainsi formée devient de plus en plus turgescence; aussi sa membrane s'accroît-elle à mesure en surface par interposition de nouvelles particules de tannate de gélatine entre les anciennes. Cette croissance est égale en tous les points et la membrane en se dilatant demeure sphérique, tant que le noyau gélatineux n'est pas entièrement dissous. Plus est grande d'ailleurs la différence de concentration des deux liquides en présence, plus la membrane est solide et fortement tendue. Si à la gélatine on ajoute environ 15 pour 100 de sucre, l'endosmose est plus forte et la croissance de la membrane plus rapide. Si en même temps on a dissous dans la gélatine un peu de bleu d'aniline, on s'assure immédiatement que cette substance ne traverse pas la membrane de tannate de gélatine. Si l'on ajoute à la gélatine un peu de sulfate d'ammoniaque et à la dissolution de tannin un peu de chlorure de baryum, il se produit une membrane de tannate de gélatine à l'intérieur de laquelle se dépose un précipité de sulfate de baryte qui en rap-

(1) Traube : *Archiv für Anatomie und Physiologie*, p. 87, 1867 et *Botanische Zeitung*, 1875, p. 56. — Pfeffer : *Osmotische Untersuchungen*, Leipzig, 1877.

tisse encore les interstices. Aucun des quatre composants ne peut traverser la membrane ainsi incrustée, qui demeure pourtant perméable au chlorhydrate d'ammoniaque et à l'eau.

Une pareille membrane précipitée peut aussi prendre naissance au contact de l'eau pure. Le tannate de gélatine, insoluble dans une dissolution étendue de tannin, est soluble dans une dissolution concentrée. Si donc l'on introduit dans l'eau pure une goutte d'une dissolution concentrée de tannin chargée de tannate de gélatine, la surface de la goutte se revêt aussitôt d'une membrane de tannate de gélatine. Aussi longtemps que la dissolution de tannin ainsi enveloppée est assez concentrée, la membrane tend à se dissoudre en dedans en même temps qu'elle se forme en dehors, de sorte qu'elle ne peut pas dépasser une faible épaisseur. Il y a sans doute une analogie frappante entre ce phénomène et la formation bien constatée d'une couche membraneuse à la surface du protoplasma par le seul contact de l'eau (fig. 511); mais ce dernier résultat est atteint par un mécanisme tout différent, car, au contact de l'air ou de l'huile, le protoplasma se revêt aussi d'une couche membraneuse.

§ 8

Phénomènes chimiques internes de la cellule.

Assimilation et désassimilation. — On a vu (p. 99) quels sont les éléments chimiques nécessaires à l'édification du corps de la plante, et par conséquent de chacune des cellules qui le composent. Ces éléments peuvent s'introduire tous dans la cellule à l'état de sels minéraux, et là, se combiner progressivement à l'intérieur du protoplasma pour former des composés de plus en plus complexes, puis enfin des substances albuminoïdes. Mais ils peuvent aussi être absorbés directement sous forme de combinaisons organiques plus ou moins compliquées, ce qui abrège d'autant et peut même supprimer le travail synthétique de la cellule. C'est à ce travail synthétique, par lequel les éléments chimiques des composés minéraux du milieu extérieur deviennent finalement parties intégrantes du corps protoplasmique, du noyau et de la membrane, qu'il convient de donner en général le nom d'*assimilation*. Une même cellule peut d'ailleurs, suivant les conditions extérieures où elle est placée, assimiler plus ou moins, ou même n'assimiler pas du tout si les matériaux constitutifs du protoplasma lui parviennent tout formés; ce dernier cas se présente, par exemple, quand la cellule s'accroît par simple adjonction d'un protoplasma voisin. L'assimilation n'est donc pas une condition nécessaire de la vie et de la croissance de la cellule.

Qu'ils aient été assimilés peu à peu par la cellule, ou qu'ils lui soient venus tout faits du dehors, les matériaux ainsi incorporés au protoplasma alimentent la croissance.

Plus tard, ils subissent une série de transformations qui les simplifient de plus en plus et leur font pour ainsi dire redescendre un à un tous les degrés que l'assimilation leur avait fait monter. Ce travail de décomposition chimique, qu'on appelle la *désassimilation*, doit être soigneusement distingué du travail de syr-

thèse chimique qui constitue l'assimilation. Parvenu à divers degrés de l'échelle descendante, les produits de désassimilation peuvent d'ailleurs, sans sortir de la cellule, être repris par le travail assimilateur, être *réassimilés*; leur apparition n'est alors que transitoire. La désassimilation est un phénomène général et nécessaire à la vie de la cellule; toute cellule à l'état de vie manifestée est en voie de continuelle désassimilation.

Les composés minéraux que la cellule puise dans le milieu extérieur et qui constituent les matériaux premiers de l'assimilation sont, à peu d'exceptions près, fortement oxygénés. Les divers produits de l'assimilation, au contraire, sont pauvres en oxygène et quelques-uns même en sont totalement dépourvus. Il en résulte que l'assimilation est un phénomène général de désoxydation et de consommation de chaleur. La désassimilation qui, à l'aide de produits pauvres en oxygène donne naissance à des composés d'ordinaire fortement oxygénés parmi lesquels l'acide carbonique ne manque jamais, est, au contraire, un phénomène général d'oxydation et de dégagement de chaleur. Il y aura donc fixation de radiations et élimination d'oxygène, toutes les fois que dans la cellule l'assimilation prévaut sur la désassimilation; il y aura mise en liberté de radiations et absorption d'oxygène, toutes les fois que le contraire aura lieu ou que la désassimilation se trouvera seule en jeu.

Entre l'assimilation et la croissance, il y a la mise en réserve. — Assimilation, croissance, désassimilation se suivent quelquefois de très près. Consumés et décomposés peu de temps après leur formation, les produits assimilés ou en cours d'assimilation ne font alors dans la cellule qu'une apparition de courte durée. Souvent, au contraire, ils s'y accumulent et s'y mettent en réserve sous une forme déterminée, pour n'être que plus tard utilisés pour la croissance, puis désassimilés. Entre l'assimilation, qui produit ces matériaux de réserve, et la croissance, qui les consomme, on remarque parfois une remarquable alternance, expression d'une division du travail dans le temps. Ainsi, pendant le jour, une cellule de Spirogyre assimile et amasse sa réserve, mais ne croît pas et ne se cloisonne pas; pendant la nuit, elle croît et se cloisonne en dépensant sa réserve, mais n'assimile pas. Mais même alors que l'assimilation et la croissance s'opèrent simultanément, on peut se convaincre que la croissance actuelle a lieu aux dépens de matériaux de réserve produits par une assimilation antérieure, tandis que l'assimilation actuelle reconstitue la réserve à mesure qu'elle s'épuise. La croissance paraît donc être toujours indirecte, toujours précédée d'une mise en réserve, pendant un temps plus ou moins long, des matériaux assimilés qu'elle utilise.

Les matériaux de réserve peuvent s'immobiliser et s'emmagasiner dans la cellule à diverses phases du travail assimilateur. L'amidon, par exemple, l'inuline, le saccharose, etc., sont mis en réserve à un degré d'assimilation moins avancé que les cristalloïdes protéiques et surtout que les grains d'aleurone. Pour eux le travail synthétique s'est trouvé interrompu à un certain moment; c'est plus tard seulement qu'il s'achèvera pour fournir aussitôt à la croissance les substances albuminoïdes qui lui sont nécessaires. De même, la désassimilation peut s'arrêter à diverses phases, et les produits correspondants s'accumuler dans la cellule, soit pour être repris plus tard par le travail assimilateur et jouer en définitive le

rôle de matériaux de réserve, comme l'asparagine par exemple, soit pour être indéfiniment immobilisés à cet état comme l'acide oxalique, soit enfin pour subir des décompositions ultérieures comme les huiles essentielles. Il est d'ailleurs impossible souvent de décider si une substance moyennement compliquée, qu'on rencontre à un moment donné dans une cellule, correspond à une phase ascendante du travail assimilateur ou à une phase descendante de la désassimilation.

Assimilation simultanée du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène; son premier produit (1). — Suivre pas à pas, pour chacun des douze éléments chimiques nécessaires à l'édification de la cellule, la marche synthétique de son assimilation, est chose encore impossible. Bornons-nous ici à considérer les quatre éléments les plus importants : carbone, hydrogène, oxygène et azote. Le carbone, qui est présent dans toute combinaison organique et qui, dans l'ensemble de la cellule, entre ordinairement pour la moitié du poids, entraîne du même coup dans son assimilation l'hydrogène et l'oxygène; l'azote est l'objet d'une assimilation ultérieure qui dépend de la première.

C'est seulement, comme on sait, lorsqu'elle contient de la chlorophylle et seulement lorsqu'elle reçoit en outre certaines radiations lumineuses, que la cellule assimile le carbone. Le phénomène consiste dans la décomposition de l'acide carbonique absorbé dans le milieu extérieur, avec dégagement d'un volume égal d'oxygène et fixation du carbone sur les éléments de l'eau (p. 147). Quel est le premier produit directement observable de cette assimilation? C'est un hydrate de carbone soluble, dextrine, maltose ou glucose, qui, dans la plupart des plantes, se trouve produit en excès et se met aussitôt en réserve dans les corps chlorophylliens, sous forme de grains d'amidon. On s'en assure en exposant à la lumière, dans un milieu contenant de l'acide carbonique, une cellule quelconque aux corps chlorophylliens de laquelle on a, par un séjour préalable à l'obscurité, fait perdre toute trace d'amidon. Bientôt on voit apparaître de nouveaux grains d'amidon dans ces corps chlorophylliens. Au soleil, il suffit pour cela de cinq minutes avec une Spirogyre, d'une heure ou deux avec une feuille d'*Elodea* ou de *Funaria*. A la lumière diffuse, il faut deux heures dans le premier exemple, quatre à six heures dans le second. L'apparition de l'amidon est d'ailleurs d'autant plus rapide que la proportion d'acide carbonique dans le milieu extérieur est plus favorable à sa décomposition. Ainsi avec des plantules de Radis, l'amidon apparaît dans les grains de chlorophylle après un quart d'heure d'insolation, si l'atmosphère contient 8 pour 100 d'acide carbonique, tandis qu'il faut une heure dans l'air commun. La production d'amidon n'a pas lieu si la cellule est exposée au soleil dans une atmosphère privée d'acide carbonique: bien plus, l'amidon antérieurement formé disparaît dans ces conditions, comme à l'obscurité.

Dans certaines plantes (*Strelitzia*, *Musa*), l'hydrate de carbone produit à la lumière est certainement du maltose ou du glucose, qui dans les circonstances ordinaires se répand aussitôt dans le protoplasma, sans former d'amidon; mais si les conditions sont rendues plus favorables à une assimilation énergique, les grains d'amidon y apparaissent comme dans les végétaux ordinaires. Il en est

(1) Sachs : Botanische Zeitung, 1864, p. 289. — Pfeffer : Pflanzenphysiologie, p. 189, 1881.

probablement de même dans quelques autres plantes (*Allium Cepa*, *fistulosum*, *Asphodelus luteus*, *Orchis militaris*, *Lactuca sativa*, etc.), où l'on n'a pas jusqu'à présent vu se former de grains d'amidon dans les corps chlorophylliens, mais chez plusieurs desquelles on a constaté la présence d'un glucose à l'intérieur de la cellule dans les conditions ordinaires de l'assimilation.

Cette apparition constante d'un hydrate de carbone, ordinairement mis en réserve sous forme d'amidon, comme premier produit de l'assimilation simultanée du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, se trouve d'ailleurs en parfait accord avec le dégagement constant d'un volume d'oxygène égal au volume d'acide carbonique décomposé (p. 190). Cet accord n'aurait plus lieu ni pour l'huile, ni pour l'hypochlorine, que l'on a récemment voulu considérer tour à tour comme le produit immédiat de l'assimilation du carbone. Ces substances étant l'une et l'autre pauvres en oxygène, il faudrait, pour les produire aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, dégager un volume d'oxygène beaucoup plus grand que celui de l'acide carbonique décomposé. D'ailleurs, en ce qui concerne l'hypochlorine, on s'est assuré, d'une part qu'elle subsiste sans diminution dans les grains de chlorophylle après un séjour prolongé à l'obscurité, d'autre part qu'elle accompagne la chlorophylle dans les plantules de Conifères germées à l'obscurité et chez lesquelles aucune assimilation ne peut avoir eu lieu.

Où se passe le phénomène assimilateur? Est-il localisé dans les grains de chlorophylle, ou s'accomplit-il dans le protoplasma fondamental? On l'ignore. L'apparition constante des grains d'amidon à l'intérieur des corps chlorophylliens, non dans le protoplasma fondamental, pourrait conduire à adopter la première opinion, si l'on ne se souvenait que lorsque de l'amidon se forme dans des cellules incolores aux dépens d'hydrates de carbone dissous dans le protoplasma ou dans le suc cellulaire, c'est également dans des leucites que les grains se déposent et non dans le corps protoplasmique.

Les cellules dépourvues de chlorophylle sont incapables de décomposer l'acide carbonique et par suite d'assimiler le carbone. Cet élément doit leur être fourni sous la forme de composés organiques plus ou moins complexes, tout au moins ternaires, produits eux-mêmes au préalable, soit par l'assimilation du carbone dans des cellules vertes, comme le sucre ou l'acide tartrique, soit par la synthèse artificielle du laboratoire, comme l'acide acétique ou l'alcool. C'est ainsi par exemple qu'avec de l'alcool produit par synthèse à partir des éléments, pour seul aliment carboné, on peut entretenir indéfiniment la croissance de certaines plantes inférieures comme le *Micrococcus aceti* et le *Mycoderma vini*.

Assimilation de l'azote. — À l'aide de ces composés ternaires reçus du dehors ou produits dans son sein, à l'aide des hydrates de carbone, par exemple, la cellule poursuit activement le travail assimilateur en y combinant l'azote pour former en définitive les matières albuminoïdes. Pour cette seconde phase, il est indifférent que la cellule soit verte ou incolore, exposée à la lumière ou à l'obscurité, pourvue ou non d'acide carbonique; l'assimilation de l'azote à partir des composés ternaires est une propriété générale du protoplasma.

Les matériaux premiers de cette assimilation sont l'acide nitrique ou l'ammoniaque, absorbés par la cellule dans le milieu extérieur sous forme de nitrates ou

de sels ammoniacaux. L'azote libre n'est pas assimilé. En entrant en combinaison avec les hydrates de carbone pour former la matière albuminoïde, l'acide nitrique doit subir une réduction et perdre de l'oxygène; celui-ci ne se dégage pas à l'état libre; il se porte probablement sur les substances en voie de désassimilation, pour former notamment les acides organiques. Il est vraisemblable aussi qu'il se forme d'abord des amides, comme l'asparagine, la leucine, la tyrosine, et que c'est aux dépens de ces derniers que s'édifient ultérieurement les matières albuminoïdes; mais la marche progressive de cette synthèse est encore inconnue.

Toujours est-il que l'acide nitrique est en général préférable à l'ammoniaque comme source d'azote, surtout pour les Phanérogames. Les deux corps paraissent équivalents pour les moisissures; pour la Levûre de bière, l'ammoniaque vaut même mieux que l'acide nitrique. On peut d'ailleurs abrèger le travail synthétique de la cellule en lui présentant toutes faites des combinaisons azotées plus ou moins complexes, résultant soit d'une synthèse naturelle opérée au préalable dans d'autres cellules, soit de la synthèse artificielle du laboratoire. La condition nécessaire est que ces substances azotées soient capables de traverser la couche périphérique du protoplasma. C'est ainsi qu'on a pu cultiver diverses Phanérogames (Maïs, Avoine, Seigle, etc.) et diverses moisissures, en leur donnant l'azote sous la forme de corps amidés (asparagine, leucine, tyrosine, urée, glycolamine, acétamide, acide hippurique, etc.). La culture ne réussit ordinairement pas avec les matières albuminoïdes, parce qu'elles ne sont pas absorbées par la cellule, à moins que celle-ci ne produise de la pepsine qui les transforme en peptones. Toutefois la condition d'absorption n'est pas suffisante, car on n'a pas réussi à cultiver les plantes en leur présentant comme sources d'azote certaines substances organiques parfaitement absorbables, comme l'acide picrique, la morphine, la quinine, la caféine, etc.

Mode d'emploi des matériaux de réserve. Digestion intracellulaire. — Les substances assimilées sont mises en réserve dans la cellule à un état tel, que pour être reprises plus tard par le travail assimilateur, elles devront subir au préalable une transformation. Sous leur forme actuelle, elles ne sont pas directement assimilables; il faut qu'elles le redeviennent. Insolubles, comme l'amidon, l'huile, les cristaalloïdes, etc., il faut qu'elles soient ramenées à l'état soluble; dissoutes dans le suc cellulaire, comme les saccharoses, les glucosides, etc., il faut qu'elles soient dédoublées et simplifiées. On a vu (p. 551) comment ce résultat est atteint au moyen des diastases, agents d'hydratation et de dédoublement. La présence de ces corps dans la cellule est indispensable, non seulement à la reprise du travail assimilateur et de la croissance qui en résulte, après chaque intervalle de repos, mais encore à la continuation même de la synthèse et de la croissance pendant la période d'activité, puisque cette dernière paraît toujours s'accomplir aux dépens de matériaux de réserve.

Quand les matériaux de réserve sont insolubles, les diastases correspondantes les rendent solubles en les hydratant et les dédoublant; le phénomène est alors une digestion; c'est une digestion intracellulaire. Telle est l'action de la diastase sur l'amidon, de la pepsine sur les corps albuminoïdes, de la saponase sur les corps gras, de la cellulose sur la cellulose, etc. Quand ils sont dissous, les dia-

stases correspondantes ne les hydratent et ne les dédoublent pas moins et, sauf le changement d'état, chose après tout secondaire, le phénomène est le même; il doit aussi recevoir le même nom. En réalité le saccharose est digéré par l'invertine, l'amygdaline par l'émulsine, etc., ni plus ni moins que l'amidon par la diastase et la matière albuminoïde par la pepsine.

Substances plastiques et produits éliminés. — Tous les composés chimiques qui prennent naissance dans la série ascendante des phénomènes d'assimilation ne sont pas toujours et nécessairement employés à l'édification et à la croissance du corps protoplasmique, de la membrane et du noyau. Par contre, tous les produits qui se trouvent formés dans le cours descendant des phénomènes de désassimilation ne sont pas toujours et nécessairement devenus inutiles à l'organisme. Quelques-uns des premiers peuvent demeurer indéfiniment sans emploi; plusieurs des seconds sont repris, comme il a été dit, dans le courant synthétique et réassimilés. A l'ensemble des composés susceptibles de prendre part à l'édification et à la croissance des diverses parties de la cellule, quelle qu'en soit l'origine, on donne habituellement le nom de *substances plastiques*. L'amidon, les sucres, ordinairement aussi les glucosides et les corps gras, sont les substances plastiques de la membrane cellulaire; les amides, les grains d'aleurone et en général les matières albuminoïdes, sont les substances plastiques du protoplasma et du noyau. Quelle qu'en soit l'origine aussi, tous les composés formés dans la cellule, qui ne prennent désormais aucune part directe à la croissance, sont des *substances éliminées*. Les gommes, les huiles essentielles et les résines, l'acide oxalique et sans doute aussi d'autres acides, les matières colorantes autres que la chlorophylle, peut-être aussi les alcaloïdes, sont des produits d'élimination.

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DE LA STRUCTURE DU CORPS. TISSUS ET APPAREILS.

Nous venons d'étudier la structure générale du corps indépendamment de toute différenciation entre ses cellules, et ses fonctions internes, indépendamment de toute division du travail entre ses éléments. De fait, il existe, comme on sait, des plantes dites unicellulaires, qui ne se cloisonnent pas ou qui ne se divisent que très tard et pour un instant au moment de se reproduire; il en est d'autres qui, se cloisonnant de bonne heure, conservent leurs cellules toutes semblables entre elles ou ne les différencient que vers la fin en vue de la reproduction. A tous ces végétaux s'applique purement et simplement, et s'applique seule, l'étude morphologique et physiologique générale de la cellule que nous venons de tracer. Leur différenciation interne est limitée, ainsi que la division de leur travail intérieur, à ce dont une cellule est capable sous ce rapport, comme on l'a vu plus haut.

Mais il est un bien plus grand nombre de plantes où le corps, de bonne heure cloisonné, différencie aussitôt et de plus en plus profondément ses cellules et divise, dans la même mesure, son travail intérieur. Pour celles-là nous avons de nouvelles connaissances à acquérir, plus spéciales et plus détaillées. Il nous faut, d'abord, indépendamment de toute différenciation externe du corps et sans acception d'aucun membre en particulier, étudier la différenciation de ses cellules et la division de son travail interne, c'est-à-dire fixer les caractères morphologiques et physiologiques des divers tissus et appareils qui le constituent. C'est l'objet du présent chapitre.

SECTION I

MORPHOLOGIE DES TISSUS ET DES APPAREILS

Tout d'abord, du fait seul du cloisonnement du corps, c'est-à-dire de la multiplicité de ses cellules, il résulte un certain nombre de caractères généraux, communs à tous les tissus, antérieurs à leur différenciation et qui se manifestent tout aussi bien quand elle ne se produit pas. C'est par eux qu'il faut commencer.

§ 1

Caractères généraux des tissus.

Origine des tissus. — Un tissu, c'est-à-dire un ensemble de cellules douées de la même forme et des mêmes propriétés, peut prendre naissance de trois manières différentes : 1^o par association de cellules primitivement libres; 2^o par

cloisonnement répété d'une cellule mère; 5° à la fois par association et par cloisonnement.

1° *Tissus produits par association.* — C'est par association que se forme le tissu qui compose le corps tout entier des Hydrodictyées (*Pediastrum*, *Cœlastrum*, *Hydrodictyon*). Les nombreuses cellules sœurs, nées par division totale du corps

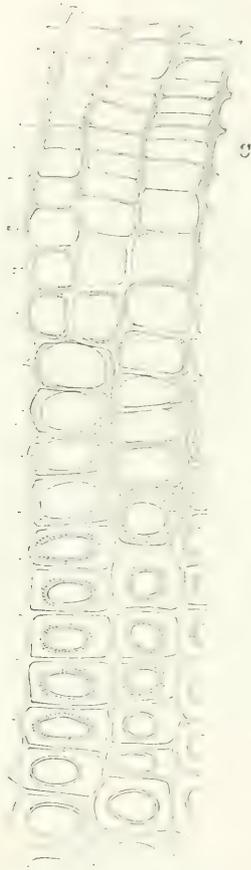


Fig. 597. — Formation progressive, à partir des cellules mères *c*, de la lame moyenne et des couches propres d'épaississement dans les cellules du bois de la tige du Pin sylvestre (d'après Santio).

protoplasmique de la cellule mère, s'y agitent d'abord pendant quelque temps d'un mouvement de fourmillement; puis elles se fixent, et bientôt, par l'effet de leur croissance, se juxtaposent en fusionnant si bien leurs membranes le long des faces de contact que toute ligne de séparation devient méconnaissable. Le tissu ainsi constitué est un disque plein dans les *Pediastrum* (voir fig. 57), un réseau creux en forme de sac dans les *Hydrodictyon*. Cette origine est très rare.

2° *Tissus produits par cloisonnement.* — Le plus souvent le tissu dérive du cloisonnement successif d'une cellule mère ou de plusieurs cellules mères juxtaposées. Ce cloisonnement s'opère, comme il a été dit plus haut; c'est ordinairement une bipartition répétée, quelquefois une multipartition, comme dans le sac embryonnaire des Phanérogames. Dans tous les cas, les cloisons de cellulose sont mitoyennes, et il est impossible au début d'y faire la part de ce qui revient à chacune des cellules contiguës. Plus tard, cette distinction demeure impossible toutes les fois que la cloison ne se différencie pas, même si elle s'épaissit beaucoup. Mais quand, en s'épaississant, elle vient à se différencier, on y reconnaît bientôt une lame moyenne, commune aux deux cellules, contre laquelle s'appuient symétriquement à droite et à gauche les couches différenciées; de sorte que les couches de droite paraissent appartenir exclusivement à l'une des cellules, celles de gauche à la cellule voisine.

Ainsi quand la cloison se lignifie, comme dans le bois de la tige, par exemple (fig. 597), la lame moyenne, qui s'incruste le plus fortement, demeure mince le plus souvent, mais se distingue nettement des couches de droite et de gauche par sa grande densité, sa grande réfringence et l'action des réactifs. L'acide sulfurique dissout les couches internes, mais laisse subsister toutes ces lames moyennes, qui forment un réseau délicat sur la coupe transversale. L'ébullition dans la potasse ou l'acide nitrique les dissout, au contraire, en laissant inattaqués les systèmes de couches internes, désormais complètement isolés. Quand la cloison se gélifie, comme dans les Fucacées ou dans l'albumen de la graine du Caroubier (fig. 575), la lame moyenne

transformée en gelée et faiblement réfringente est ordinairement très épaisse, et se montre bordée à l'intérieur par une couche mince, plus dense et plus réfringente, demeurée à l'état de cellulose.

5° *Tissus produits à la fois par cloisonnement et par association.* — Le thalle de la plupart des Champignons, notamment des Ascomycètes et des Basidiomycètes, est formé par des filaments rameux et enchevêtrés, composés de cellules rangées bout à bout; c'est un tissu né du cloisonnement répété des cellules qui terminent les filaments. Mais, à de certains moments et en des places déterminées, on voit plusieurs de ces filaments cloisonnés se rapprocher, s'unir, s'enchevêtrer et se souder intimement en une masse compacte; celle-ci croît ensuite par cloisonnement pour devenir, par exemple, ici un réservoir nutritif, là un appareil sporifère. C'est encore à cette origine mixte, c'est-à-dire à une soudure de filaments cloisonnés, que se rattache le thalle de certaines Algues, réticulé (*Microdictyon*), lamelliforme (*Zanardinia*) ou massif (*Desmaretia*, *Ceramium*, etc.), ainsi que la tige des *Chara*. Le tissu de la région centrale du pistil, quand il est composé de carpelles fermés par soudure de leurs bords, comme dans les Liliacées, dérive du même mode de formation.

Formation des espaces intercellulaires. — Dans un tissu produit par soudure ou dans un tissu mixte, les cellules peuvent ne se souder que dans une partie de leur surface; elles laissent alors entre elles des espaces dits intercellulaires, ordinairement remplis d'air (Champignons), quelquefois de liquide (*Hydrodictyon*, cloisons du pistil dans un grand nombre de Monocotylédones). Petits, ces espaces sont appelés *méats*; aussi grands, ou à peu près, que les cellules elles-mêmes, ce sont des *lacunes*; plus grands, ce sont des *chambres*. Méats, lacunes et chambres sont ici primitifs.

Un tissu formé par cloisonnement est au contraire toujours plein au début; les cloisons mitoyennes, parfaitement homogènes, s'y joignent par des arêtes vives et les cellules sont polyédriques. Mais plus tard, il arrive souvent que ces cellules polyédriques, en s'agrandissant, tendent à s'arrondir; le long de chaque ligne d'intersection il se fait au milieu de la membrane une fente, qui s'élargit bientôt en prenant la forme d'un prisme étroit à autant de faces concaves qu'il y a de cloisons divergentes, ordinairement triangulaire ou quadrangulaire (fig. 598). De là tout un système continu d'étroits méats, remplis ordinairement par de l'air, quelquefois par de certains liquides comme on le verra plus loin. Le long des méats, chaque cellule a désormais sa membrane propre.

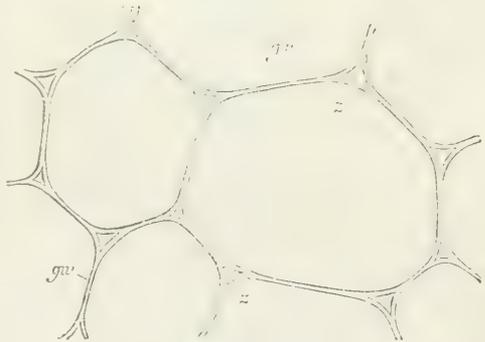


Fig. 598. — Fragment du parenchyme de la tige du Maïs en coupe transversale; gw, cloison; z, méat triangulaire issu du dédoublement des cloisons le long de l'arête d'intersection (Sachs).

Si plus tard les portions de membrane ainsi dissociées viennent à s'accroître beaucoup et si en même temps les cellules se divisent par des cloisons perpendic-

lares aux faces libres, les méats passent à l'état de lacunes. La croissance et le cloisonnement continuant, celles-ci peuvent atteindre en définitive une grande dimension et se trouver bordées par un très grand nombre de cellules ayant toutes une paroi propre sur leur face interne; elles deviennent alors ce qu'on appelle des *chambres* ou des *canaux* intercellulaires. Les plantes vasculaires aquatiques ont ainsi tout leur corps traversé par un système continu de canaux aérifères.

Le dédoublement local des cloisons peut s'opérer tout aussi bien au milieu des faces des cellules que le long des arêtes. Il s'étend alors en forme de boutonnière à toute la longueur des deux cellules contiguës, comme dans les stomates, ou bien il s'y localise de manière à respecter un certain nombre de petites places arrondies.

Que le dédoublement ait lieu aux angles ou qu'il se localise sur les faces, les portions dissociées de la membrane, fortement accrues, préminent parfois à l'intérieur de la cellule et y découpent des angles rentrants de plus en plus profonds. Si les méats sont en même temps élargis, les cellules deviennent étoilées et ne se touchent plus que par les extrémités de leurs bras; ces polyèdres étoilés sont parfois réguliers, comme dans la tige des Jones (voir fig. 517, F) où le dédoublement a lieu le long des arêtes, ou dans la racine de la Sagittaire où il

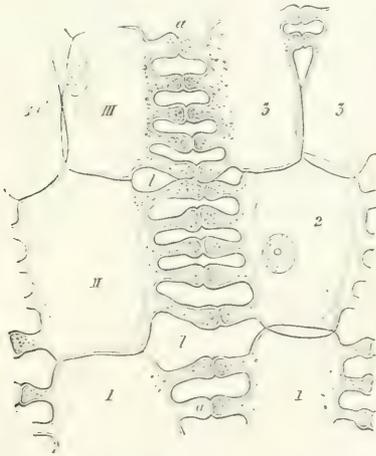


Fig. 599. — Deux séries radiales de cellules prises dans le parenchyme cortical de la racine de la Sagittaire, en coupe transversale. *a*, les bras en contact; *l*, les méats qui les séparent.

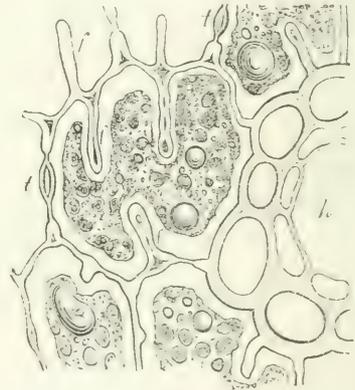


Fig. 400. — Portion d'une coupe transversale de la feuille du *Pinus Pinaster*: les corps protoplasmiques sont contractés par la glycérine; *f*, replis de la membrane; *l*, méat par où commence un pareil repli; *h*, moitié d'un canal sécréteur résineux (Sachs).

est localisé sur les faces latérales (fig. 599); ils sont souvent irréguliers, comme dans les feuilles de beaucoup de Dicotylédones. Si les méats demeurent très étroits, la membrane se replie dans l'intérieur en forme de doigt de gant, comme dans la feuille des Pins (fig. 400) ou dans les cloisons transverses de certaines Spirogyres.

Enfin le dédoublement des cloisons peut se produire à la fois sur les arêtes et sur les faces, s'étendre progressivement à tout le pourtour des cellules, qui s'arrondissent et s'isolent complètement, chacune avec sa membrane propre. Ainsi

dissocié, le tissu n'est plus qu'un amas de cellules libres. C'est ce qui arrive pendant la maturation de beaucoup de fruits charnus.

En résumé, on voit que dans un tissu produit par cloisonnement, les espaces intercellulaires, méats, lacunes, chambres ou canaux, sont toujours consécutifs. Il ne faut pas confondre, bien entendu, avec ces espaces intercellulaires, les cavités qui se produisent à l'intérieur de certaines plantes par déchirure ou résorption locale des cellules (tige des Prêles, des Graminées, des *Allium*, de beaucoup de Composées et d'Ombellifères, etc.).

Origine des tissus de cloisonnement. Méristème. — Reprenons maintenant, pour l'étudier de plus près, l'origine des tissus dans le cas de beaucoup le plus général, celui du cloisonnement. A mesure qu'on se rapproche de l'extrémité en voie de croissance d'une racine, d'une tige, d'une feuille ou même d'un thalle différencié, on voit les divers tissus perdre peu à peu les différences qui les sépareraient et se confondre enfin vers le sommet dans un tissu homogène et indifférent, dépourvu de méats, dont les cellules, riches en protoplasma finement granuleux, entourées de membranes minces et sans sculpture, sont toutes en continu cloisonnement. C'est ce dernier caractère qui a fait donner à ce tissu homogène le nom de *méristème*.

Vers le bas, le méristème, cessant de se cloisonner, engendre, par une différenciation progressive de ses cellules, les divers tissus définitifs qui constituent le membre considéré ; la fin du cloisonnement et la différenciation ultérieure s'opèrent par degrés trop insensibles et se manifestent pour les divers tissus à des époques c'est-à-dire à des niveaux trop différents pour qu'il soit possible de fixer avec quelque précision la limite inférieure du méristème. Vers le haut, si la croissance terminale du membre est indéfinie, comme dans la plupart des tiges et des racines, le méristème se régénère sans cesse par la formation de nouvelles cloisons ; si la croissance terminale cesse bientôt, au contraire, comme dans la plupart des feuilles, le cloisonnement s'arrête de bonne heure et le méristème disparaît sans laisser de trace, en se convertissant tout entier jusqu'à sa dernière cellule en tissus définitifs.

Tantôt le méristème terminal ne produit de tissus définitifs que vers le bas ; il occupe alors le sommet même du membre, comme dans la tige et dans la feuille. Tantôt il forme des tissus définitifs à la fois vers le haut et vers le bas, il se trouve alors intercalé entre eux, entièrement recouvert par les tissus supérieurs, comme dans la racine. Simple, à une face dans le premier cas, il est double, à deux faces dans le second. Dans tout membre doué d'une croissance terminale continue, on appelle *point végétatif* toute la partie terminale encore exclusivement formée par le méristème ; souvent cette région se trouve allongée en cône et mérite le nom de *cône végétatif*. Le point végétatif d'une tige, d'une feuille, d'un thalle est donc nu ; celui d'une racine est, au contraire, enveloppé par un tissu définitif plus ou moins épais, constituant la coiffe étudiée plus haut (p. 222).

La croissance intercalaire des membres, là où elle se manifeste (beaucoup de tiges, la plupart des feuilles), est due à ce que, pendant que le reste se différencie, une certaine zone du méristème, conservant plus ou moins longtemps ses caractères primitifs, continue de cloisonner ses cellules. Suivant que cette zone de méristème intercalaire est située vers la base, vers le milieu, ou vers le sommet,

la croissance intercalaire du membre est basipète, mixte ou basifuge. Bornons-nous à considérer ici le méristème terminal.

Outre cette différence d'être simple ou double suivant le membre considéré, le méristème terminal en présente une autre dans son origine même, qui varie suivant les plantes. Sous ce rapport on distingue deux cas extrêmes, reliés par bien des intermédiaires. Le méristème dérive, en effet, tantôt du cloisonnement régulier d'une seule et grande cellule mère comme dans la généralité des Cryptogames, tantôt du cloisonnement d'un plus ou moins grand nombre de petites cellules mères équivalentes, comme dans quelques Cryptogames et dans toutes les Phanérogames. Étudions de plus près ces deux origines, sous les deux modifications que chacune d'elles peut présenter.

Formation du méristème par une cellule mère unique. — Pour produire le méristème, la cellule mère se partage par une cloison en deux parties inégales. L'une des deux cellules filles conserve la forme et la position relative de la cellule mère, s'accroît de manière à en reprendre bientôt la dimension, puis elle se cloisonne de nouveau et ainsi de suite, les divisions se succédant et se répétant suivant une loi régulière. Les choses semblent donc se passer comme si la cellule mère demeurait inaltérée, et c'est aussi ce qu'on suppose dans le langage courant, bien que la cellule mère actuelle ne soit, à parler rigoureusement, que la cellule fille de la cellule mère précédente. L'autre cellule fille n'est qu'un *segment* découpé dans la cellule mère, ordinairement en forme de disque ou de table polygonale. Comme les cloisons qui les séparent, les segments successivement issus de la cellule mère se disposent et s'empilent suivant une loi régulière. Chacun d'eux a deux parois principales : l'une supérieure par où il s'est détaché de la cellule mère, l'autre inférieure par où il repose sur un segment plus âgé, une paroi extérieure découpée entre les deux précédentes dans la face externe de la cellule mère, et souvent des parois latérales découpées de même dans les faces principales des segments voisins.

Une fois détaché, chaque segment se divise d'ordinaire progressivement par des cloisons suivant trois directions rectangulaires : 1^o parallèlement aux faces principales, en étages; 2^o radialement, en séries rayonnantes; 3^o tangentiellement, en couches concentriques. Le plus souvent les trois sortes de cloisons s'y succèdent dans l'ordre suivant : 1, 2, 3 (tige de Prêle, de *Salvinia*), ou 2, 3, 1 (racine des Fougères); rarement 2, 1, 2, 3 (tige d'*Azolla*), ou 3, 2, 1 (racine d'*Azolla*). Le segment se trouve ainsi divisé en cellules qui, à leur tour, se cloisonnent de nouveau dans les trois directions. C'est l'ensemble de ces segments, ainsi transformés peu à peu en massifs de tissu, qui compose le méristème.

Ceci posé, il y a, comme on l'a dit plus haut, deux cas à distinguer. Tantôt la cellule mère ne découpe de segments que vers le bas en demeurant toujours terminale, extérieure au méristème qu'elle produit et qui ne se différencie aussi que vers le bas (thalles, tige de la plupart des Cryptogames). Tantôt la cellule mère découpe des segments sur tout son pourtour, aussi bien en haut qu'en bas; elle n'est plus terminale, mais enveloppée de tous côtés par le méristème et par les tissus définitifs qu'il engendre à la fois vers le haut et vers le bas (racine de la plupart des Cryptogames vasculaires).

1^o *La cellule mère ne produit de segments que vers le bas.* — Le cas le plus

grènent en zig-zag, et divergent en dehors et en haut (fig. 405). Chaque segment

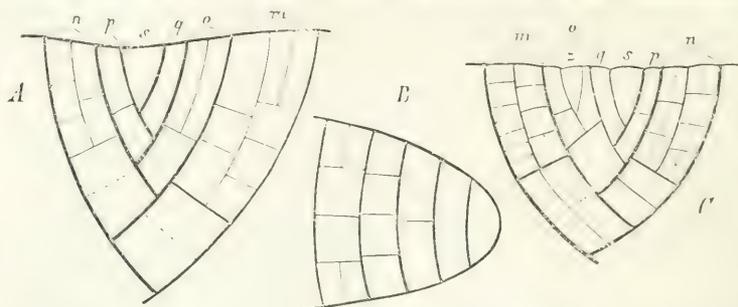


Fig. 405. — Cloisonnement progressif du méristème dans le thalle du *Metzgeria furcata*. La cellule mère produit deux séries de segments alternes. A, sommet du thalle vu de face; B, le même en coupe longitudinale; C, sommet en voie de dichotomie; dans l'antépénultième segment o, il se forme une nouvelle cellule mère z (d'après Kuy).

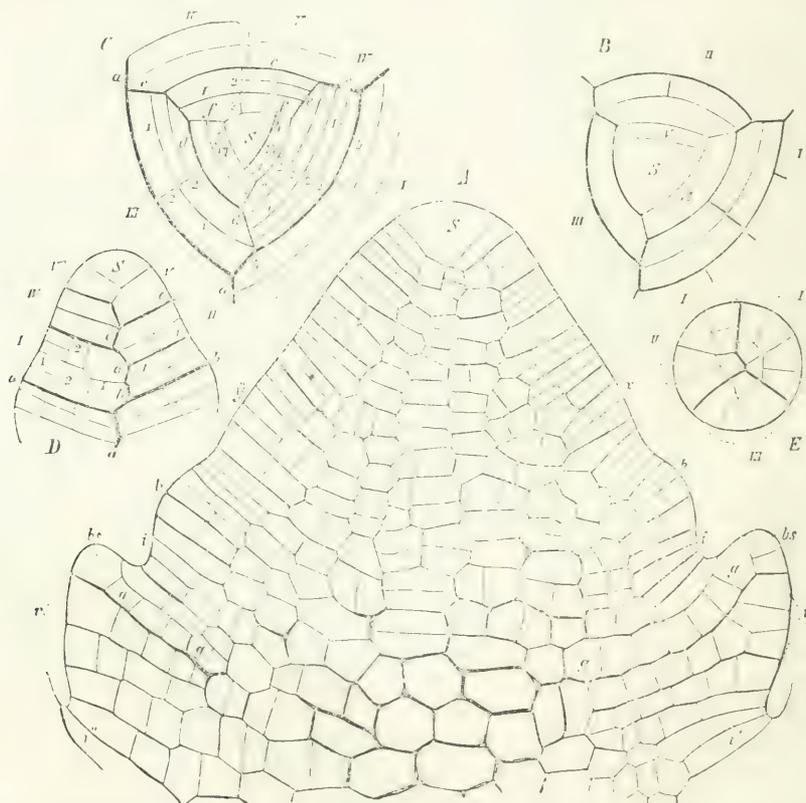


Fig. 404. — Cloisonnement progressif du méristème dans la tige des Prêles. La cellule mère produit trois séries de segments. A, section longitudinale d'un gros bourgeon souterrain d'*Equisetum Telmateia*. B, sommet de la tige, vu d'en haut (d'après Sachs); C, sommet de la tige d'*Equisetum arvense*, vu de face, montrant l'ordre de succession des cloisons; D, un sommet plus grêle en section longitudinale; E, section transversale du même suivant I (d'après Cramer); S, cellule mère; I, II, III... segments; 1, 2, 5... leurs cloisons successives; b, bs, en A, débuts des feuilles.

se divise ensuite, par des cloisons perpendiculaires et parallèles à ses faces

principales, en un massif de petites cellules, et c'est l'ensemble de ces segments en voie de cloisonnement qui compose le méristème (thalle du *Rhodophyllis bifida*, du *Metzgeria furcata*, tige des *Salvinia*, *Azolla*, etc.).

Ailleurs, la cellule terminale est limitée vers le bas par trois faces planes; elle a la forme d'une pyramide triangulaire dont la base bombée est tournée vers le haut. Elle produit alors, par des cloisons obliques successivement parallèles à ses trois faces planes, trois séries de segments superposés ayant la forme de tables triangulaires (fig. 404). Ces segments, qui embrassent chacun le tiers de la section transversale, se divisent ensuite par des cloisons parallèles et perpendiculaires aux faces principales en petites cellules dont l'ensemble constitue le méristème. Il en est ainsi par exemple dans le thalle des Fucacées, dans la tige des Mousses, des Prêles et de la plupart des Fougères.

Enfin la cellule terminale a quelquefois, mais rarement (jeune tige du *Selaginella Martensii*), la forme d'une pyramide quadrangulaire à base bombée tournée en haut. Elle produit alors parallèlement à ses faces planes quatre séries de segments empilés, qui se divisent plus tard en petites cellules.

La forme de la cellule terminale et le nombre des séries de segments qui en dérivent varient parfois dans la même plante avec l'âge. Ainsi dans le *Polypodium vulgare* la cellule terminale a tantôt deux, tantôt trois faces planes; dans les stolons du *Nephtolepis undulata*, elle en a d'abord deux, puis elle en prend trois quand le sommet grossit. Dans la jeune tige du *Selaginella Martensii* elle en a d'abord quatre, mais à partir de la seconde dichotomie elle revient à deux.

2^o La cellule mère produit des segments sur tout son pourtour. — La racine des Cryptogames vasculaires s'édifie aussi tout entière aux dépens du cloisonnement d'une cellule mère en forme de pyramide triangulaire, à base convexe tournée vers le sommet (fig. 405). Par des cloisons successivement parallèles à ses trois faces

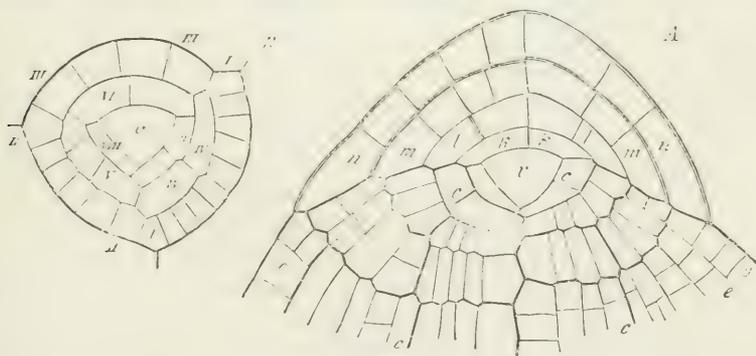


Fig. 405. — Cloisonnement progressif du méristème double dans la racine des Fougères. La cellule mère produit quatre séries de segments : trois vers le bas, une vers le haut. A, coupe longitudinale de l'extrémité de la racine du *Pteris hastata*; B, coupe transversale de cette extrémité dans l'*Asplenium filix-fœmina*, passant par la cellule mère (d'après Nägeli et Leitgeb).

planes, cette cellule produit aussi vers le bas trois séries de segments, bientôt cloisonnés à leur tour et qui forment le méristème inférieur. La différence est, qu'ici la cellule mère découpe, de plus, parallèlement à sa face supérieure bombée, une série de segments en forme de calottes, qui ne tardent pas à se diviser

dans les trois directions de manière à produire un méristème supérieur; elle n'est donc plus terminale, mais enveloppée de toutes parts par le méristème qu'elle engendre. Après trois cloisons parallèles aux faces planes, il s'en fait régulièrement une parallèlement à la face courbe; les quatre faces de la cellule se découpent donc ici chacune à son tour de la même manière, en formant quatre séries de segments superposés. En passant à l'état de tissu définitif, le méristème inférieur engendre le corps de la racine, le méristème supérieur la coiffe.

Formation du méristème par un groupe de cellules mères. — Si le méristème procède non plus d'une grande cellule mère commune, mais d'un groupe plus ou moins considérable de petites cellules mères juxtaposées, il y a encore deux cas à distinguer, suivant que le groupe de cellules mères ne forme de méristème que vers le bas en demeurant terminal, ou qu'il en produit également vers le haut en se trouvant recouvert.

1° *Le groupe des cellules mères ne produit de méristème que vers le bas.* — Le cas le plus simple est celui où toutes les cellules mères, de tout point équivalentes, se cloisonnent de la même manière pour former un méristème homogène qui ne commence à se différencier que plus bas. L'ensemble des petites cellules mères se comporte alors comme une grande cellule mère unique. Il en est ainsi dans le thalle de certaines Algues, où les cellules mères sont disposées côte à côte soit en une série marginale (*Taonia atomaria*, *Zonaria parvula*, *Dictyopteris polypodioides*, etc.), soit en une assise enveloppant tout le point végétatif (*Furcellaria fastigiata*). Il en est de même au sommet de la tige de certaines Sélaginelles (*S. arborescens*, *Pervillei*, *Wallichii*, *Lyallii*); dans le *S. Wallichii* le groupe se réduit à deux cellules mères contiguës en forme de coin; c'est une transition vers les autres espèces de même genre, dont la tige ne possède qu'une seule cellule mère, ordinairement à trois faces planes. La même homogénéité des cellules mères se retrouve parfois dans la tige des Lycopodes, constamment dans celle des *Isoetes* et d'un certain nombre de Gymnospermes (*Cycas*, Abiétinées, etc.).

Ailleurs, le groupe des cellules mères se trouve différencié, séparé en deux groupes, l'un supérieur, l'autre inférieur, qui peuvent se réduire chacun à une seule cellule et qui se partagent le travail formateur. Suivant les plantes, le partage est différent. Tantôt les cellules inférieures produisent par leurs cloisonnements le méristème de la région centrale du membre, tandis que les cellules supérieures forment celui de l'assise périphérique et de l'ensemble des assises qui la séparent de la région centrale (tige des Lycopodes, etc.). Tantôt les cellules inférieures produisent tout le méristème du membre, excepté celui de l'assise périphérique qui est formé par les cellules supérieures; à cet effet, celles-ci ne se divisent jamais par des cloisons transversales, mais seulement par des cloisons longitudinales (tige de beaucoup d'Angiospermes : *Elodea*, etc.).

Ailleurs, la différenciation du groupe des cellules mères est plus profonde; on y reconnaît trois groupes superposés, pouvant chacun se réduire à une seule cellule. Les cellules supérieures, dépourvues de cloisons transversales, ne produisent que l'assise périphérique; les cellules inférieures ne forment que la région centrale; les cellules moyennes engendrent la couche plus ou moins épaisse qui sépare l'assise périphérique de la région centrale. Il en est ainsi dans la tige de certaines Angiospermes et de certaines Gymnospermes : *Araucaria*, *Dammara*, etc.).

Ailleurs, la spécialisation des cellules mères dans le groupe terminal est poussée encore plus loin, du moins en ce qui concerne le groupe moyen. Ainsi dans la tige de l'*Hippuris vulgaris*, par exemple (fig. 406), entre les cellules supérieures qui produisent l'assise périphérique, et les cellules inférieures, qui engendrent toute la région centrale, s'étagent cinq rangs de cellules mères qui, se comportant comme la rangée des cellules supérieures, forment chacun l'une des assises du méristème intermédiaire.

La spécialisation atteindrait son maximum, si chaque couche du tissu définitif, se continuant directement dans le point végétatif, y avait ses cellules mères propres; mais ce cas n'a pas été observé jusqu'ici.

Entre genres voisins, entre espèces voisines d'un même genre, et parfois dans la même plante, on trouve bien des différences dans l'état de spécialisation du groupe des cellules mères de la tige. Ainsi entre l'état différencié des *Araucaria* et l'état homogène des Abiétinées, les Conifères présentent une série de transitions dans les *Taxus*, *Ginkgo*, *Cupressus*, *Cryptomeria*. Bien mieux, les *Ephedra* (*E. campylopoda*) offrent dans la même tige les deux états extrêmes et tous les intermédiaires.

2^e Le groupe des cellules mères produit du méristème sur tout son pourtour. — Dans la racine, le groupe des cellules mères produit vers le haut un méristème qui le recouvre et qui est destiné à devenir la coiffe. A cette complication près, on y observe, au point de vue de la spécialisation des cellules, des différences correspondantes à celles que l'on vient de signaler.

Quelquefois toutes les cellules mères sont semblables et se cloisonnent de la même manière (fig. 407); c'est le cas qui se rapproche le plus de celui d'une cellule mère unique (racine des Marattiacées, Pois, Capucine, Pivoine, Aconit, etc.). Ordinairement le groupe se trouve partagé en deux ou trois, quelquefois même en quatre groupes superposés, pouvant se réduire l'un ou l'autre à une seule cellule, qui produisent chacun une portion déterminée du méristème. S'il y en a de deux sortes, les inférieures donnent le méristème de la région centrale de la racine, les supérieures produisent, en bas le méristème de la région moyenne et de l'assise périphérique, en haut celui de la coiffe (diverses Légumineuses, Cucurbitacées, Conifères). S'il y en a de trois sortes, les inférieures produisent toujours le méristème de la région centrale; mais tantôt les moyennes n'engendrent que le méristème de la région moyenne, laiss-

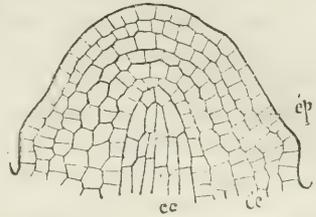


Fig. 406. — Cloisonnement du méristème dans la tige de l'*Hippuris vulgaris*, en section longitudinale (d'après de Bary).

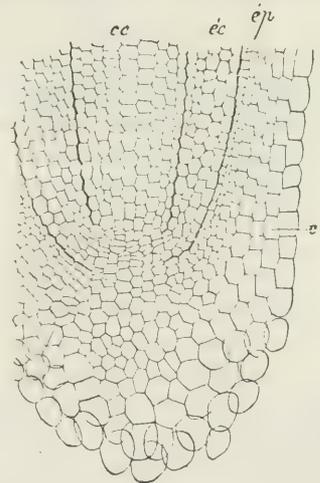


Fig. 407. — Cloisonnement du méristème dans la racine primaire de la Capucine (*Tropaeolum majus*): toutes les cellules mères sont semblables.

sant les supérieures former à la fois, en bas l'assise périphérique, en haut le méristème de la coiffe (*Isoteles*, la plupart des Dicotylédones); tantôt les supérieures ne se cloisonnent que vers le haut, ne produisent que la coiffe, et ce sont les moyennes qui donnent à la fois l'assise périphérique et les couches qui la séparent de la région centrale (la plupart des Monocotylédones). Enfin s'il y en a de quatre sortes, les supérieures donnent le méristème de la coiffe, celles du second rang l'assise périphérique, celles du troisième rang la région moyenne, enfin les inférieures la région centrale (*Lycopodium*, *Pistia*, *Hydrocharis*). On reviendra sur ce sujet en traitant de la structure de la racine.

Ici aussi, l'on observe entre plantes voisines et dans la même plante suivant la nature, la dimension et l'âge des racines, des différences considérables dans le degré de spécialisation des cellules mères du méristème. Ainsi dans une racine grêle les cellules mères sont plus différenciées que dans une racine épaisse. Ce caractère n'a donc pas l'importance qu'on serait tenté de lui attribuer.

Tissus secondaires et méristème secondaire. — Les tissus qui dérivent, comme on vient de le voir, de la différenciation du méristème terminal ou intercalaire du corps sont nommés *primaires* et ce méristème lui-même est dit *primitif*. Dans les Thallophytes, les Muscinées et la plupart des Cryptogames vasculaires, il ne s'en fait pas d'autres. Dans la tige et la racine de la plupart des Phanérogames, au contraire, surtout chez les Gymnospermes et les Dicotylédones, on voit apparaître tôt ou tard, au milieu des tissus primaires, des *tissus secondaires* qui s'y surajoutent ou s'y substituent. A cet effet, une série de cellules disposées le plus souvent en une assise circulaire, différenciées mais demeurées vivantes, se modifient, perdent leurs caractères propres, repassent à l'état de cellules mères, se cloisonnent et forment un *méristème secondaire*, dont la différenciation ultérieure engendre les divers tissus secondaires (fig. 597, c). Tantôt le cloisonnement et la différenciation n'ont lieu que d'un seul côté, vers l'intérieur ou vers l'extérieur du membre; le méristème est simple, enveloppant les tissus qu'il engendre ou enveloppé par eux. Le plus souvent le cloisonnement et la différenciation se produisent des deux côtés à la fois, en dehors et en dedans; le méristème est double et demeure compris entre les deux massifs de tissus secondaires.

A une seule exception près, que nous étudierons tout à l'heure, tous les tissus secondaires sont semblables aux tissus primaires et, malgré leur origine différente, viennent se ranger dans les mêmes catégories.

Classification des tissus. — Variable comme elle est, l'origine du méristème, primitif ou secondaire, ne saurait offrir de base pour la classification des tissus qui dérivent de sa différenciation ultérieure. Il faut donc classer les tissus non d'après leur origine, mais d'après leurs caractères définitifs.

On est conduit alors à y distinguer tout d'abord deux grandes catégories. Dans les uns, les cellules du méristème en se différenciant dans leur forme et dans leur structure se conservent vivantes, avec une membrane close, un protoplasma actif et un noyau, capables de croître par elles-mêmes et de se cloisonner; susceptibles de revenir dans de certaines conditions à l'état de cellules mères en formant un méristème secondaire. Dans les autres, les cellules en se différenciant meurent, perdent leur protoplasma, leur noyau et en même temps la faculté de

croître par elles-mêmes et de se cloisonner; leur corps protoplasmique est remplacé par diverses matières solides ou liquides, ou par de l'air, tandis que leur membrane est conservée en totalité ou du moins en majeure partie.

Dans les tissus de la première classe, les cellules meurent aussi, il est vrai, après avoir rempli pendant un temps plus ou moins long le rôle particulier qui répond à leur différenciation spéciale. Mais ces deux genres de mort sont ordinairement faciles à distinguer : l'une, précoce et rapide, est contemporaine de la différenciation elle-même; qui la provoque; l'autre, tardive et lente, n'arrive qu'un temps notable après la différenciation achevée; la première marque le début du fonctionnement spécial de la cellule, l'autre en marque l'épuisement et la fin. Nous distinguerons donc des tissus de cellules vivantes et des tissus de cellules mortes, ce dernier mot étant pris dans le sens qui vient d'être précisé.

Les principales formes des tissus de cellules vivantes sont : l'*épiderme*, le *liège*, le *parenchyme* et le tissu *sécréteur*. On observe entre elles bien des transitions résultant d'une moindre différenciation, notamment entre l'épiderme et le parenchyme, entre le parenchyme et le tissu sécréteur, etc. Les principales formes des tissus de cellules mortes sont : le *scélérénchyme*, le tissu *criblé* et le tissu *vasculaire*. Ici, la séparation est plus nette et les transitions moins fréquentes; on en observe cependant entre le scélérénchyme et le tissu vasculaire. Enfin il y a des passages entre la première catégorie de tissus et la seconde, entre le parenchyme, par exemple, et le scélérénchyme, etc. Ces transitions n'ont pas lieu d'étonner, puisque tous ces tissus dérivent de la même origine.

Classification des appareils. — Plusieurs tissus juxtaposés, concourant à un but commun, constituent un *appareil*. Dans les plantes les plus différenciées, on distingue deux sortes d'appareils. Les uns exercent une fonction mécanique, ce sont : l'appareil *tégumentaire*, l'appareil de *soutien*, l'appareil *conducteur* et l'appareil *conjonctif* qui sert à réunir les précédents. Les autres remplissent un rôle chimique, ce sont : l'appareil *assimilateur*, l'appareil de *réserve* et l'appareil *sécréteur*. Il faut y ajouter l'appareil *aérifère*, constitué par l'ensemble des méats, lacunes, chambres et canaux qui traversent le corps et dont le rôle est à la fois mécanique et chimique.

Étudions maintenant ces tissus et ces appareils.

§ 2

L'épiderme (1).

Définition et origine de l'épiderme. — Quand le corps de la plante est formé de plusieurs couches de cellules, il arrive ordinairement que l'assise périphérique du méristème primitif se différencie autrement que les couches internes; parvenue à l'état définitif, cette assise périphérique différenciée constitue un tissu spécial qu'on appelle l'*épiderme*.

L'épiderme se montre déjà bien caractérisé sur certains thalles (*Marchantia*, etc.). Il est très développé sur les tiges et les feuilles des plantes vasculaires. Les racines n'en ont pas, car l'assise périphérique du méristème primitif de la ra-

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 51, Leipzig, 1877. On y trouve l'indication des travaux antérieurs.

cine, en se différenciant, devient simplement l'assise externe de la coiffe, laquelle s'exfolie de très bonne heure. Quant aux cellules qui occupent la surface de la racine après l'exfoliation de la coiffe, elles ne méritent pas plus le nom d'épiderme que celles qui dans la tige sont souvent mises à nu plus tard par l'exfoliation de l'épiderme lui-même.

Dans les Angiospermes, comme on l'a vu plus haut, l'épiderme se continue jusqu'au sommet même du point végétatif où il a ses cellules mères ou, comme on dit souvent pour abréger, ses *initiales* propres. En d'autres termes, les cellules de l'assise périphérique du méristème terminal ne se cloisonnent pas tangentielle-ment; elles se divisent seulement par des cloisons transversales et radiales, et plus bas, se différencient peu à peu pour former l'épiderme. Dans beaucoup de Gymnospermes et dans les Cryptogames vasculaires, l'épiderme se confond, au contraire, avec les tissus sous-jacents dans un groupe d'initiales communes ou dans une cellule mère unique au sommet du point végétatif, et c'est plus bas seulement qu'il s'individualise.

Normalement l'épiderme est simple, formé par une seule assise de cellules. Pourtant chez quelques Angiospermes (*Begonia*, *Peperomia*, beaucoup de *Ficus*, etc.), l'assise périphérique du méristème prend assez tardivement des cloisons parallèles à la surface et produit en définitive en de certaines places un épiderme composé de plusieurs rangs de cellules superposées: deux (tige des *Begonia tomentosa* et *Peperomia blanda*, face supérieure des feuilles des *Arbutus Unedo*, *Begonia manicata*, *Peperomia arifolia*, etc.); quatre à cinq (*Begonia sanguinea*, *pellata*, etc.); sept à huit (face supérieure de la feuille du *Peperomia incana*) et jusqu'à quinze et seize (*P. pereskiiifolia*). Dans cette dernière plante, l'épiderme composé a une épaisseur sept fois plus grande que le reste de la feuille.

A la surface des organes aériens, l'épiderme se montre çà et là percé de part en part de méats en forme de boutonnières, bordés par des cellules spéciales. Ces petites bouches, dont l'existence a déjà été signalée (p. 60), sont des *stomates*. En d'autres points, comme il a été dit p. 59, certaines cellules isolées prennent perpendiculairement à la surface générale de l'épiderme une croissance exagérée et forment des *poils* épidermiques. Nous avons donc à étudier les cellules épidermiques proprement dites, les stomates et les poils épidermiques.

Cellules épidermiques. — Les cellules épidermiques proprement dites sont toujours intimement unies par leurs faces latérales entre elles, avec les cellules stomatiques et avec les poils. Leur adhérence aux cellules sous-jacentes est beaucoup moindre. Aussi détache-t-on facilement de larges lambeaux d'épiderme de la surface des feuilles ou des jeunes tiges. La dimension des cellules, comptée perpendiculairement à la surface du membre, est leur hauteur; leur longueur et leur largeur s'estiment respectivement dans le sens de la longueur et de la largeur du membre.

Forme des cellules épidermiques. — La forme des cellules épidermiques varie à l'infini. Elle est ordinairement en rapport avec le mode particulier de croissance du membre qu'elles recouvrent, aussi longue que large dans les parties qui s'accroissent autant en longueur qu'en largeur (la plupart des gaines foliaires), beaucoup plus longue que large (fig. 517, E) quand la croissance longitudinale du membre est prédominante (tiges, feuilles allongées en ruban, no-

tamment chez les Monocolylédones, nervures des feuilles élargies). Pourtant on la trouve quelquefois plus large que longue, étirée transversalement, sur des membres fortement allongés (feuilles des *Cycas*, *Encephalartos*, *Tradescantia crassula*, *Campelia*, *Dichorisantra*, certaines Broméliacées, tiges de *Salicornia* et d'*Arceuthobium*). La hauteur est tantôt beaucoup moindre que les deux autres dimensions et les cellules sont aplaties en tables parallèlement à la surface; tantôt au contraire elle est beaucoup plus grande et les cellules sont allongées en prismes perpendiculairement à la surface; entre ces deux extrêmes on trouve beaucoup d'intermédiaires.

Souvent les faces latérales sont planes, et les cellules forment des tables polygonales ou des prismes juxtaposés; mais tout aussi fréquemment elles sont courbes, ondulées et plissées, de façon que les cellules s'engrènent intimement (fig. 517, C). Cette différence peut se rencontrer dans la même espèce et sur le même membre suivant le milieu de végétation. Sur les feuilles de beaucoup de Gentianes, par exemple, les cellules épidermiques sont d'autant plus sinueuses que la région de l'atmosphère où vit la plante est plus humide. Dans la Renoncule d'eau, au contraire, les cellules épidermiques sont polyédriques sur les feuilles submergées et fortement ondulées sur les feuilles aériennes. Une pareille différence s'observe dans la Sagittaire et le *Marsilia*. L'ondulation s'étend d'ordinaire à toute la hauteur des faces latérales; quelquefois cependant elle se limite à la région voisine de la face externe, le reste demeure plan (feuilles des Graminées et des Prêles). La face externe et la face interne sont toujours planes ou à divers degrés convexes.

Au voisinage des stomates et des poils, les cellules épidermiques affectent parfois des formes particulières; il en sera question plus loin. Abstraction faite de ces modifications locales et de celles qu'entraînent aussi les côtes et les émergences, il arrive le plus souvent que sur de grandes étendues l'épiderme est formé de cellules toutes semblables; pourtant on y observe aussi quelquefois une différenciation, c'est-à-dire plusieurs sortes de cellules. Ainsi, sur les feuilles et les tiges vertes de la plupart des Graminées, les bandes épidermiques dépourvues de stomates ont deux espèces de cellules assez régulièrement alternes, les unes longues, les autres courtes, au moins aussi larges que longues, isolées ou associées par paires. De même, chez les Cypéracées, les bandes d'épiderme sans stomates qui correspondent aux nervures des feuilles offrent une ou deux séries longitudinales de cellules qui diffèrent des autres par leur face externe moins saillante et surtout par leur face interne qui proémine vers l'intérieur en forme de cône fortement épaissi. Les cellules à cystolithes des Urticées et Acanthacées, les cellules à tannin des Saxifragées de la section *Cymbalaria*, les grosses cellules isolées des *Cymodocea*, etc., sont des exemples d'une différenciation du même ordre.

Quand l'épiderme est composé, si les diverses assises ont une croissance égale, elles se correspondent exactement cellule à cellule; il en est ainsi dans la plupart des épidermes à deux rangs, et aussi dans l'épiderme plus épais du *Peperomia pereskifolia*. Si l'assise externe ou plusieurs des assises extérieures se cloisonnent plus fréquemment que les autres, les cellules y deviennent plus petites et la correspondance avec les assises internes cesse d'avoir lieu.

Structure des cellules épidermiques. — Pour étudier la structure des cellules épidermiques, nous avons à y considérer d'abord le protoplasma et les diverses substances qu'il renferme, puis la membrane.

1° *Protoplasma et contenu des cellules épidermiques.* — Le corps protoplasmique des cellules épidermiques forme une mince couche pariétale munie d'un noyau, entourant un liquide clair, le plus souvent incolore, parfois coloré par diverses substances dissoutes, en rouge par exemple par l'érythrophyllé; d'où la transparence parfaite de la plupart des épidermes. Souvent on y trouve à la fois de la chlorophylle et de l'amidon (1).

Dans les cellules épidermiques des plantes submergées, les grains de chlorophylle et leur contenu amylicé se développent avec plus d'abondance que dans n'importe quel autre tissu (*Ceratophyllum*, *Aldrovanda*, *Ranunculus aquatilis*, *Potamogeton*, *Elodea*, etc.); chez les *Zostera* et *Cymodocea*, qui vivent submergées dans la mer, la chlorophylle se produit même exclusivement dans l'épiderme. Toutefois cette règle n'est pas sans exceptions, car le *Callitriche autumnalis*, qui vit complètement submergé, a son épiderme incolore.

Parmi les plantes terrestres, on trouve des grains de chlorophylle renfermant de l'amidon dans l'épiderme de la plupart des Fougères, des Gymnospermes à larges feuilles (*Dammara*, *Ginkgo*) et de la grande majorité des Dicotylédones; chez ces dernières, sur 102 plantes étudiées, 94 ont montré leur épiderme pourvu de chlorophylle. Dans les Gymnospermes à feuilles aciculaires et dans toutes les Monocotylédones terrestres, l'épiderme est au contraire dépourvu de chlorophylle. Sur la tige, le pétiole et la face inférieure du limbe, la chlorophylle persiste; elle disparaît au contraire le plus souvent à la face supérieure du limbe, détruite sans doute par la lumière trop intense qui frappe l'épiderme de ce côté.

Les leucites chlorophylliens des cellules épidermiques se constituent autour de grains d'amidon préexistants (*Bellis*, *Solanum*).

2° *Membrane des cellules épidermiques; cuticule, couches cuticulaires, couches gélinées, incrustations diverses.* — Sur les parties très molles, la membrane des cellules épidermiques est une couche de cellulose très mince et d'égale épaisseur en tous ses points. Sur les parties plus fermes, sur les tiges ligneuses, par exemple, sur les feuilles grasses et coriaces, elle est fortement épaissie, quelquefois également de tous côtés (feuilles de *Ceratozamia*, *Pinus*, etc.), quelquefois plus en dedans et sur les côtés qu'en dehors (Broméliacées), mais le plus souvent davantage en dehors que sur les autres faces. Cet épaississement externe occupe parfois la plus grande partie du volume de la cellule (branches âgées des *Viscum*, *Ilex*, *Laurus*, *Menispermum canadense*, Palmiers, etc.). De l'épaisse paroi externe aux minces parois latérales, le passage est tantôt brusque, tantôt progressif. Si l'épiderme est composé, les membranes des assises internes se comportent de tous les côtés comme celles de l'assise externe sur les faces latérales et intérieures.

Quand elle s'épaissit, et dans la mesure où elle s'épaissit, la membrane présente la triple stratification et la sculpture étudiées en général (p. 555). Les stries s'y étendent d'une cellule à l'autre par-dessus les cloisons (fig. 408). La

(1) Stöhr: Sitzungsberichte der Wiener Akademie, LXXIX, p. 87, 1879.

sculpture centripète y est en creux, en forme de ponctuations, généralement. Sur les faces latérales et internes, les ponctuations ont la forme ordinaire et se correspondent exactement. La face externe en est habituellement dépourvue; elle en possède cependant dans quelques cas (feuilles de *Coffea*, *Viburnum Avabaki*, *Cocculus laurifolius*, *Cinnamomum aromaticum*, *Camellia japonica*, Graminées, *Abies*, *Cycas*, *Lycopodium pinifolium*, *Equisetum hiemale*). La surface libre de la paroi externe est souvent lisse; il n'est pas rare cependant qu'elle porte diverses proéminences dessinant une sculpture en relief; ce sont des verrues obtuses (*Equisetum*, feuilles d'*Aloe verrucosa*, *Sparganium*, *Radula*, Crassulacées), ou des bandelettes tantôt assez larges et obtuses (*Helleborus niger*, *Dianthus Caryophyllus*), tantôt étroites et aiguës, comme dans beaucoup de feuilles et de jeunes rameaux (*Allium*, *Colocasia*, *Eucomis*, *Rumex*, etc.). Ces bandelettes ou ces crêtes sont ordinairement droites et courent parallèlement dans le sens de la longueur, rarement transversalement (*Eucomis*); assez souvent elles sont ondulées, rameuses, anastomosées (*Helleborus*, *Pyrus*). Elles s'étendent habituellement sans discontinuité d'une cellule à l'autre.

La cellulose fortement réfringente qui compose la membrane des cellules épidermiques est localement transformée en cutine, ou en gomme, localement incrustée aussi de cire, ou de résine et d'huile essentielle, ou de silice, ou de calcaire, toutes substances qui lui donnent des propriétés spéciales.

La couche la plus externe des membranes épidermiques est de bonne heure transformée complètement en cutine, substance dont on connaît les caractères et les propriétés (p. 571). Il se forme de la sorte une pellicule mince et hyaline, courant sans interruption d'une cellule à l'autre, étroitement appliquée dès son plus jeune âge sur toute l'étendue de l'épiderme: c'est la *cuticule*. Par une macération avec la potasse, les acides étendus ou l'*Amylobacter*, on l'isole sur de grandes dimensions. Très mince sur les parties submergées, elle est plus épaisse sur les organes aériens; c'est seulement quand elle est très épaisse qu'on y découvre une fine stratification (feuille de *Cycas revoluta*, *Ilex aquifolium*). Elle conserve ordinairement partout la même épaisseur en revêtant, s'il y a lieu, toutes les saillies de la membrane. Il est rare que les proéminences appartiennent à la cuticule elle-même (*Monotropa Hypopitys*); elles se dissolvent alors dans la potasse bouillante. Dans certains épidermes très durs et fortement cériifiés, la cuticule, incapable de suivre longtemps l'épaississement de la membrane, éclate et se fend irrégulièrement (*Acer striatum*, *Negundo*, *Sophora japonica*).

Quand la membrane est mince, la cuticule recouvre directement la couche interne formée de cellulose pure (beaucoup de Liliacées, Amaryllidées, Orchidées indigènes, Ombellifères, etc.). Quand elle est épaisse, les couches moyennes sont imprégnées de cutine dont elles offrent toutes les réactions, et dont on les débarrasse par les réactifs connus; ce sont les *couches cuticulaires* (fig. 408 et 409). Dans la grande majorité des cas, les couches cuticulaires forment une lame nettement limitée en dedans vis-à-vis de la zone la plus interne restée à l'état de cellulose pure. Cette lame a quelquefois partout la même épaisseur (feuille de *Dianthus Caryophyllus*, *Helleborus foetidus*, *Vanilla*, *Galanthus nivalis*); mais le plus souvent elle envoie au milieu des faces latérales des

prolongements en forme de coins (fig. 408), qui ne s'avancent pas jusqu'à la face interne, ou qui y parviennent (fig. 409) et s'y unissent avec les lames moyennes également cutinisées des cellules sous-épidermiques (feuilles des *Phormium tenax*, *Ilex*, *Pinus*, branches de *Jasminum officinale*, *Ephedra distachya*). La limite interne des couches cuticulaires est souvent lisse, parfois hérissée de dents qui s'enfoncent dans la couche non cutinisée (*Aloe*, *Epidendrum ciliare*, *Ruscus aculeatus*). La zone interne de la membrane, restée à l'état de cellulose pure, est quelquefois assez épaisse et formée de plusieurs couches (feuilles de *Pinus*, *Aloe*, *Agave*, rameaux foliacés du *Ruscus*, etc.); mais le plus souvent elle est très mince et il faut du soin pour l'apercevoir (feuilles d'*Hakea*, *Hoja*, *Taxus* (face inférieure), branches de *Viscum*, *Taraxacum*, *Ilex*, *Rosa*, etc.); quelquefois elle manque entièrement contre la paroi externe, qui est cutinisée dans toute son épaisseur (feuille de *Taxus* (face supérieure), tige de *Kleinia nervifolia*). Il arrive enfin qu'on n'aperçoit aucune limite interne aux couches

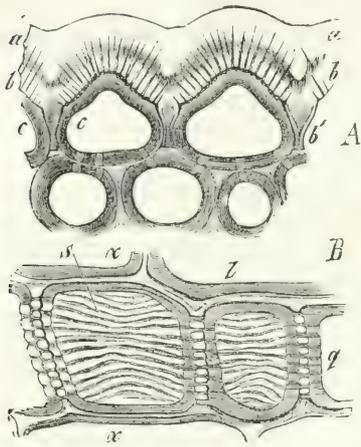


Fig. 408. — Épiderme de la nervure médiane de la feuille du Houx *Ilex aquifolium*, traité par le chlorure de zinc iodé. A, section transversale; a, cuticule incolore; b, couches cuticulaires jaunes; c, couche cellulosique bleue; les deux premières sont marquées de stries. B, vu de face; les stries s se prolongent d'une cellule à l'autre par-dessus les cloisons transversales (Sachs).

cuticulaires, soit parce que la couche la plus intérieure, qui n'est pas du tout cutinisée, passe par degrés insensibles aux couches cuticulaires (tige de *Psilotum*, jeunes tiges de *Selaginella*, etc.), soit parce que la membrane de la cellule est cutinisée tout autour et dans toute son épaisseur (feuille d'*Abies*, *Cunninghamia*, *Elymus arenarius*, tige de deux ans de *Nerium Oleander*, épiderme brun de beaucoup de tiges et pétioles de Fougères, etc.). Dans ce dernier cas, l'épiderme tout entier résiste à la macération.

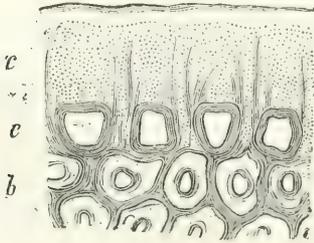


Fig. 409. — Section transversale de l'épiderme de la feuille du *Basytirion acrostichum*; e, cellules épidermiques avec leurs couches cuticulaires c, recouvertes par la cuticule (d'après Reinke).

Dans l'épiderme de la graine de certaines plantes, notamment parmi les Caryophyllées (*Saponaria*, *Elysanthe*) et les Liliacées (*Hemerocallis*, *Allium*), la cutinisation s'opère dans l'épaisseur de la membrane externe, sous forme de bâtonnets ou de cônes disposés côte à côte perpendiculairement à la couche interne restée à l'état de cellulose. Sur la feuille du *Restio diffusus*, la cutinisation paraît s'opérer dans une couche moyenne de la membrane externe, intercalée entre deux couches de cellulose.

Dans beaucoup de feuilles, notamment de Dicotylédones, les couches intérieures de la face interne des cellules épidermiques sont transformées en une gelée que l'eau gonfle énormément. Ce phénomène est très développé dans les feuilles

coriaces des Diosmées du Cap (*Diosma alba*, *Agathosma*, etc.); on le retrouve à un moindre degré dans celles des Sapindacées, de certains *Salix*, des *Quercus pedunculata*, *Betula alba*, *Erica carnea*, certains *Prunus*, certains *Cytisus*, *Genista*, etc., ainsi que chez la *Botrychium Lunaria*. Dans l'épiderme de certaines graines (Lin, Cognassier, diverses Acanthacées, Crucifères et Polémoniacées) et de certains fruits (*Salvia*, etc.), la gélification porte sur la couche moyenne de la membrane et sur la totalité de cette couche.

Sur les organes aériens, les membranes des cellules épidermiques sont constamment incrustées de cire. La cérification se localise dans la cuticule et dans les couches cuticulaires. Quand elle est abondante, elle se complique assez souvent; une partie de la cire exsude alors de la cuticule et vient recouvrir la surface de ce dépôt cireux qui a été étudié page 61. Aucune cérification n'a lieu sur les parties souterraines ou submergées.

La membrane des cellules épidermiques est en outre fortement incrustée de matières minérales, notamment de silice, d'oxalate et de carbonate de chaux. Aussi laisse-t-elle un squelette après l'incinération (fig. 576). C'est surtout dans la cuticule et les couches cuticulaires que s'accumule la silice. L'épiderme en acquiert plus de solidité et de dureté (Prêle, Graminées, *Calamus*, feuilles d'Orme, de Figuier, etc.); cependant il y a des épidermes très durs, très solides et qui sont dépourvus de silice (la plupart des Palmiers, *Cycas*, *Mithonia*, *Rhododendron*, etc.). L'oxalate de chaux se montre sous forme de granules ou de cristaux très nets surtout dans les couches cuticulaires (fig. 579, B) (feuilles de *Welwitschia*, nombreuses Cupressinées et Taxinées, *Dracena*, etc.). L'épiderme lui doit souvent une coloration blanc mat (divers *Sempervivum* et *Mesembryanthemum*). Le carbonate de chaux incruste souvent sous forme de fins granules les membranes épidermiques; mais c'est dans les cystolithes étudiés plus haut, p. 577 (fig. 581), qu'il atteint son plus beau développement.

Stomates. — Comme on l'a vu, p. 60 (fig. 54), un stomate est une paire de cellules épidermiques réniformes, qui tournent l'une vers l'autre leur face concave, de manière à laisser entre elles une fente en forme de boutonnière, par laquelle un espace (*f*) laissé entre les cellules sous-jacentes, appelé *chambre sous-stomatique*, communique librement avec le milieu extérieur.

Forme, grandeur et disposition des stomates. — Vu de face, le stomate a la forme d'une ellipse, quelquefois étroite, le plus souvent large, rarement presque circulaire; par exception il est irrégulièrement quadrangulaire ou triangulaire dans les *Salvinia* (fig. 410, A, b) et *Azolla*. Courbées en croissant, les cellules stomatiques sont intimement unies par leurs extrémités l'une à l'autre et par leur face convexe aux cellules épidermiques voisines. Le long de la fente elles présentent le plus souvent chacune deux arêtes proéminentes, l'une en dehors, l'autre en dedans; aux extrémités de la fente les deux arêtes externes se rapprochent et courent parallèlement côte à côte, mais sans s'unir; les deux internes font de même. Sur la coupe transversale, ces quatre arêtes, qui proviennent d'un épaissement local de la membrane, ont l'aspect de petites dents ou de petites cornes (fig. 410). Entre chaque arête et la fente, la cellule stomatique offre une rainure plus ou moins profonde. L'espace compris entre les arêtes externes et la fente forme, à l'entrée du stomate, une sorte d'antichambre; entre la fente

et les arêtes internes, à la sortie du stomate, se trouve une arrière-chambre

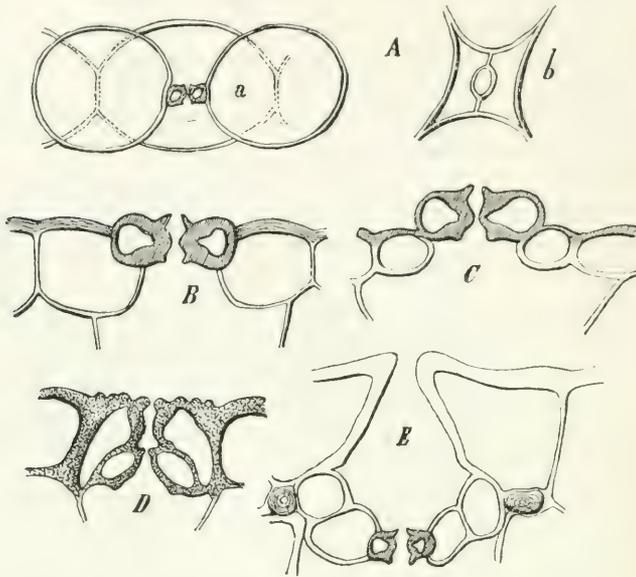


Fig. 410. — Diverses formes de stomates, vus en coupe transversale. A, du *Salvinia natans*; a, coupe transversale; b, vu de face; B, du *Silene inflata*, C, de l'*Aneimia fraxinifolia*; D, de l'*Equisetum limosum*; E, de l'*Hakea ceratophylla* (d'après Strasburger).

ordinairement plus petite que la première. Il résulte de cette disposition que le stomate vu de face peut présenter quatre ellipses concentriques : le contour externe, celui de l'antichambre, celui de la fente et celui de l'arrière-chambre. Quelquefois l'arrière-chambre manque (*Elymus arenarius*, *Hakea*, *Banksia*, etc.); ailleurs il n'y a pas d'arêtes et par conséquent ni antichambre, ni arrière-chambre (Conifères, fig. 411, Cycadées, *Ephedra*, *Psilotum*, *Azolla*).

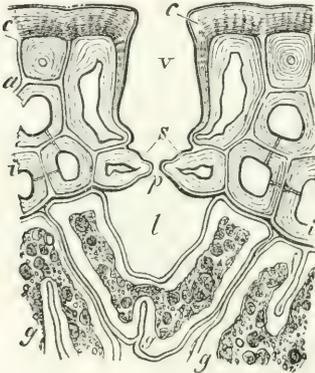


Fig. 411. — Un stomate de la feuille du *Pinus Pinaster*, en section transversale; s, cellules stomatiques sans arêtes; p, fente; v, puits; c, cuticule et couches cuticulaires; a, cellules épidermiques épaissies tout autour; i, assises épaissies sous-épidermiques; g, parenchyme vert (Sachs).

Les stomates sont ordinairement plus petits que les cellules de l'épiderme où ils sont enchâssés, quelquefois beaucoup plus petits comme dans le *Salvinia* (fig. 410, A). En grandeur absolue, leur surface est le plus souvent comprise entre $0^{\text{mmq}},0002$ et $0^{\text{mmq}},0008$. Dans le *Kaulfussia* ils sont beaucoup plus grands, au point d'être visibles à l'œil nu; il en est de même pour certains stomates aquifères dont il sera question plus loin. La dimension et la forme des cellules stomatiques, ainsi que la largeur de la fente qui les sépare, varient d'ailleurs dans le même stomate avec la turgescence. Quand

celle-ci augmente, la fente s'élargit de plus en plus, jusqu'à un certain maximum; quand elle diminue et s'annule, la fente se rétrécit et se ferme. On reviendra plus loin sur ce mécanisme.

La hauteur des cellules stomatiques égale parfois celle des cellules épidermiques voisines (*Hyacinthus*, fig. 54, *Lilium*, *Helleborus*, *Fuchsia*, etc.). Ordinairement elle est plus petite, quelquefois même très petite; la situation des stomates en profondeur par rapport à l'épiderme peut offrir alors bien des variations, qui se rattachent à trois types. 1^o Les cellules stomatiques affleurent à la surface externe de l'épiderme (fig. 410, B); la chambre sous-stomatique se prolonge alors dans l'épaisseur même de l'épiderme (*Orchis*, *Claytonia*, Commélynées, etc.). 2^o Les cellules stomatiques affleurent à la surface interne de l'épiderme; le stomate est situé au fond d'un puits formé par les cellules épidermiques voisines, qui surplombent souvent de manière à en rétrécir beaucoup l'ouverture externe (fig. 410, D, E); ce puits donne accès dans l'antichambre. Avant d'entrer dans le corps, l'air doit alors franchir ordinairement quatre passages successifs. Ce cas est très fréquent sur les feuilles coriaces et les tiges vertes (Conifères, fig. 411, Cycadées, *Aloe*, *Agave*, *Iris*, *Allium*, *Ficus*, *Dianthus*, *Nelumbium*, Protéacées, etc.). 3^o Les cellules stomatiques sont situées sensiblement dans le plan moyen de l'épiderme; le stomate a en même temps au-dessus de lui un petit puits et au-dessous de lui un prolongement épidermique de la chambre sous-stomatique (*Salvinia*, fig. 410, A, etc.).

Enfin il arrive quelquefois que les cellules stomatiques, pressées par leurs voisines, sont soulevées au dessus de la surface externe de l'épiderme (fig. 410, C), sur laquelle les stomates paraissent comme posés (*Chrysodium vulgare*, *Aneimia hirta*, *Nerium*, *Helleborus*, beaucoup de Protéacées et de Labiées, divers *Primula*, etc.).

Sur les parties qui s'accroissent surtout en longueur, les stomates sont d'ordinaire orientés de manière à diriger leurs fentes parallèlement à l'axe; quelquefois au contraire ils sont tous dirigés transversalement (tige des *Viscum*, *Loranthus*, *Thesium*, *Santalum*, *Salicornia*, *Casuarina*, *Staphylea*, etc.). Sur les parties qui s'accroissent dans tous les sens, ils sont dirigés sans ordre.

On a observé des stomates composés de quatre cellules avec une fente en croix dans une Conifère fossile (*Frenelopsis Hoheneggeri*). Les stomates des Marchantiées sont plus compliqués encore (fig. 412).

L'ouverture γ est bordée de quatre à six (*Marchantia*, *Fegatella*), ou même d'un plus grand nombre de cellules (*Reboulia*) qui rayonnent tout autour. En outre, celles-ci se partagent par des cloisons parallèles à la surface en quatre à huit cellules superposées. L'ouverture stomatique forme donc ici un canal bordé de séries de cellules, au nombre de quatre au moins.

Cellules annexes des stomates. — La face de contact des cellules stomatiques avec les cellules voisines est tantôt plane et dirigée soit perpendiculairement,

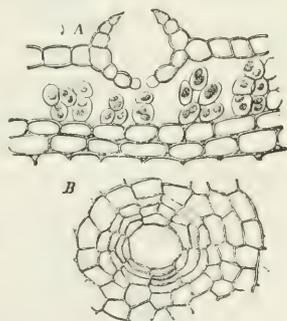


Fig. 412. — A, stomate de *Marchantia polymorpha* en section transversale; B, stomate de *Fegatella conica*, vu de face (d'après Voigt).

soit obliquement à la surface (la plupart des stomates superficiels), tantôt concave du côté du stomate, qui se trouve alors plus ou moins complètement enveloppé par les cellules d'alentour (la plupart des stomates enfoncés: *Amaryllis*, *Iris*, Graminées, etc.). Dans ce dernier cas, on aperçoit, sur le stomate vu de face, un cinquième contour elliptique formé par le raccordement des cellules stomatiques en haut et en bas avec les cellules voisines. Parfois le stomate, vu de face, se montre enveloppé dans la plus grande partie de son contour par l'une des cellules voisines qui se recourbe autour de lui en forme d'U (*Pteris*); quelquefois même il est entouré de tous côtés par une seule cellule annulaire (*Anemia*).

Abstraction faite de ces faces de contact, les cellules voisines du stomate ne diffèrent souvent pas des autres cellules épidermiques. Il n'est pas rare pourtant de les voir, au nombre de deux ou davantage, prendre une forme intermédiaire entre les cellules épidermiques et les cellules stomatiques, ou même toute semblable à celles-ci; ce sont les *cellules annexes* du stomate. Le stomate vu de face paraît alors formé de deux paires de cellules stomatiques emboîtées (Graminées, Cypéracées, Joncées, Protéacées, etc.), parfois même de trois paires (divers *Haakea*, fig. 410, E); ou bien il est entouré d'un cadre de cellules annexes (*Tradescantia*, etc.). En hauteur, les cellules annexes du stomate ressemblent aussi aux cellules stomatiques, et quand celles-ci sont très petites, elles sont logées avec elles soit dans le plan supérieur, soit dans le plan inférieur de l'épiderme (fig. 410, E); rarement elles sont plus hautes que les cellules épidermiques (Scitaminées).

Structure des stomates. — Contrairement aux cellules épidermiques, les cellules stomatiques sont toujours très riches en protoplasma et celui-ci y produit en abondance ses divers dérivés, notamment des grains d'amidon et, sur les parties vertes, des grains de chlorophylle. Les cellules annexes se comportent au contraire sous ce rapport comme les cellules épidermiques.

La membrane des cellules stomatiques est ordinairement plus mince en moyenne que celle des cellules épidermiques. Elle est inégalement épaissie et forme le long de la fente, sur la face externe et sur la face interne de chaque cellule, les deux arêtes dont il a été question plus haut. Elles sont quelquefois égales (*Lilium*, *Ficus*), mais le plus souvent l'arête externe est beaucoup plus développée que l'autre; sur les stomates superficiels des feuilles coriaces, elle proémine d'ordinaire au dehors en forme d'un épais bourrelet (*Clivia nobilis*, *Epidendrum ciliare*, *Octomeria*, beaucoup de Protéacées, etc.). Ces épaississements se projettent quelquefois aussi vers l'intérieur de la cellule. Sur la face convexe qui touche aux cellules voisines et sur la face concave qui borde la fente, la membrane s'épaissit beaucoup moins.

La cuticule s'étend sur les cellules stomatiques à travers la fente jusque dans la chambre sous-stomatique. Là elle se continue en s'amincissant peu à peu jusqu'à la limite inférieure des cellules épidermiques. Chez les Cactées elle revêt même toute la surface de la chambre en projetant tout autour des prolongements en forme de doigts de gant dans les méats du parenchyme vert. En général elle ne s'étend pas sur la face interne des cellules épidermiques; quelquefois cependant elle se prolonge au loin sur cette face interne partout où elle confine aux

méats du parenchyme sous-jacent (*Armeria*, *Betula alba*, *Dianthus Caryophyllus*, *Helleborus*, etc.). Il faut remarquer aussi que quand la membrane des cellules stomatiques se cutinise dans toute son étendue, il y a toujours, dans la face convexe en contact avec les cellules voisines, une place réservée où elle demeure à l'état de cellulose pure (Cycadées, Conifères, etc.); au point de vue des échanges osmotiques et du mécanisme de l'ouverture, cette observation a son utilité. Dans les Prêles, les cellules annexes se projettent au-dessus des cellules stomatiques (fig. 410, *D*) et présentent, sur la paroi en contact avec celles-ci, des bandes d'épaississement qui rayonnent à partir de la fente en une ou deux rangées suivant les espèces.

Formation des stomates. — On sait déjà (p. 61, fig. 54) qu'un stomate naît par bipartition d'une cellule épidermique qu'on peut appeler sa cellule mère. Aussitôt le noyau divisé en deux comme il a été dit à la page 548, le cloisonnement s'opère comme il a été expliqué à la page 570. Une fois établie, la cloison ne tarde pas à se fendre dans sa région médiane en deux lamelles, qui s'écartent peu à peu pour former la boutonnière (fig. 415). La fente part du haut et du bas

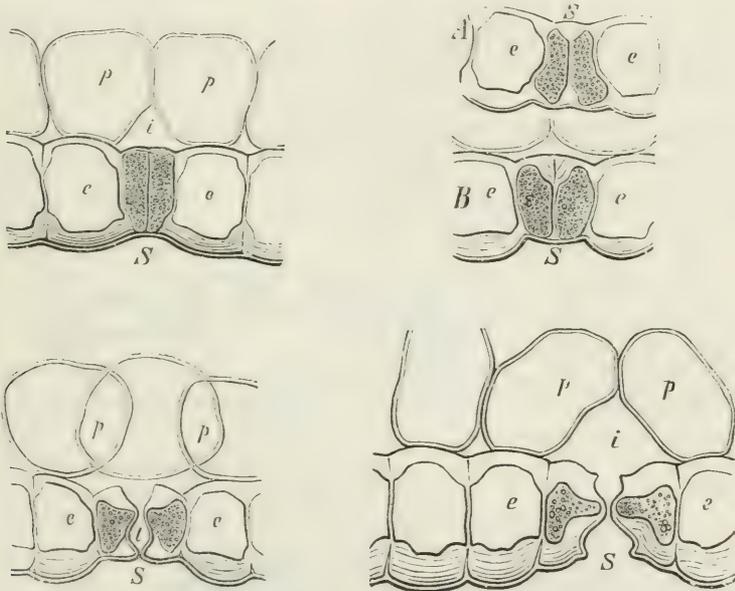


Fig. 415. — Formation des stomates de la feuille de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*); S, cellules stomatiques; e, épiderme; p, parenchyme; i, chambre sous-stomatique; t, antichambre (Saehs).

de la cloison, pour se rejoindre au milieu; les arêtes d'épaississement correspondent aux deux points de départ de la fente. La chambre issue de l'écartement des cellules sous-épidermiques précède l'achèvement du stomate.

Comment se forme la cellule mère du stomate? On observe sous ce rapport bien des différences, dont il faut connaître les principales. Au moment où il sort de l'état de méristème, le jeune épiderme a toutes ses cellules semblables, polyédriques, disposées sans ordre ou en séries longitudinales (fig. 60, *a*). La to-

talité, la plupart, ou seulement quelques-unes [de ces cellules se divisent bientôt en deux cellules filles inégales : l'une est une initiale de stomate, c'est toujours la supérieure quand la disposition est longitudinale (fig. 60, *b*) ; l'autre

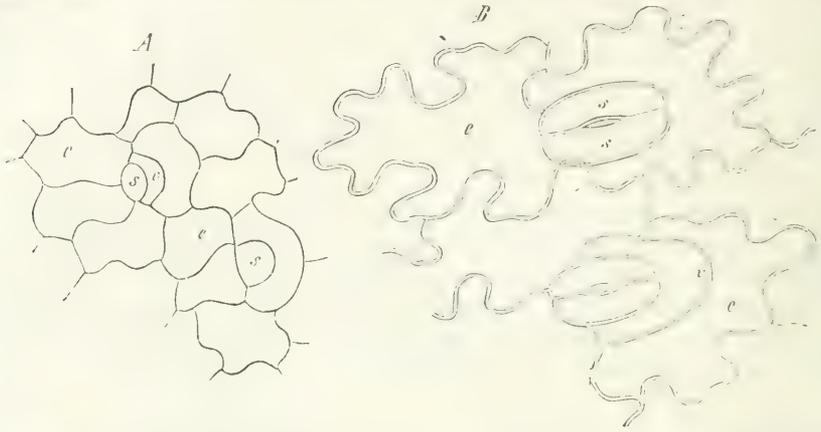


Fig. 414. — Formation des stomates du *Pteris flabellata*. A, état très jeune ; s, cellule mère séparée de la cellule épidermique par une cloison courbée en U ; v, une cellule annexe ; B, état définitif (Sachs).

est une cellule épidermique. La cloison de séparation est ordinairement plane ; parfois elle est courbée en forme de verre de montre ou d'U (*Oenothera*, *Silene*, etc., beaucoup de Fougères, fig. 414) ; ailleurs elle a la forme d'un cylindre et

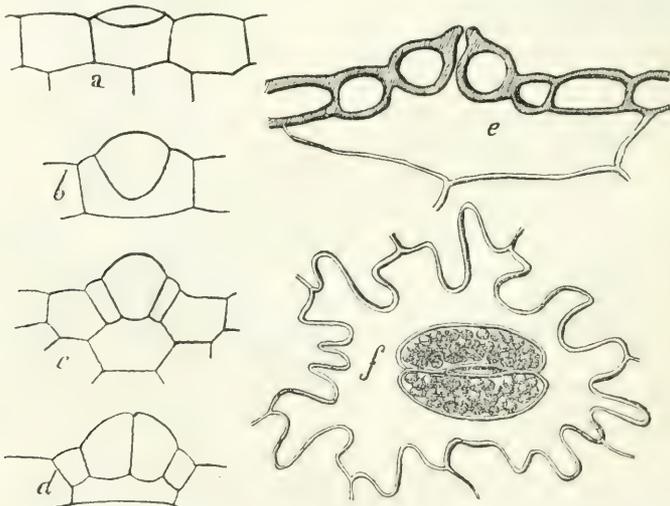


Fig. 415. — Formation des stomates de l'*Aneimia frazinifolia*. a, b, c, d, états successifs ; e, état définitif en coupe transversale ; f, le même vu de face (d'après Hildebrandt).

la cellule épidermique entoure comme d'un anneau l'initiale du stomate (*Aneimia frazinifolia*, fig. 415).

L'initiale une fois constituée, la marche ultérieure se rattache à trois types :

1° L'initiale devient immédiatement la cellule mère du stomate et la cellule épidermique ne se divise plus. Il n'y a pas alors de cellules annexes (*Iris*, *Hyacin-*

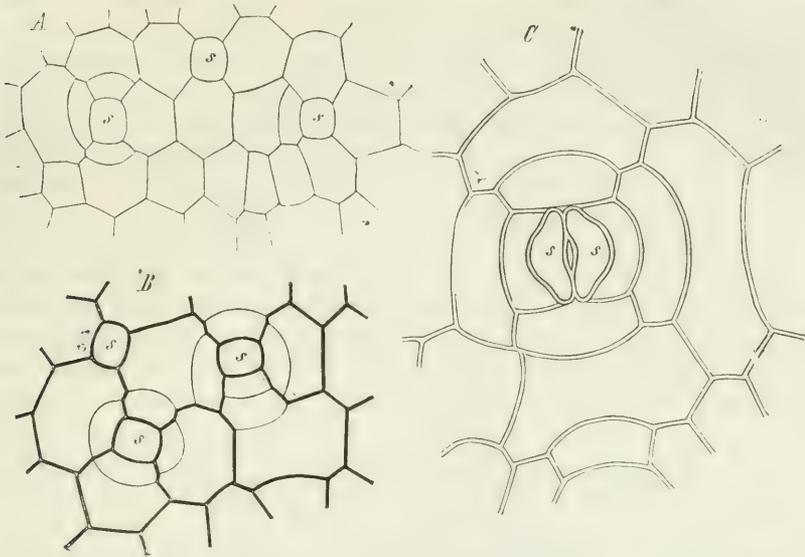


Fig. 416. — Formation des stomates de la feuille du *Commelina caestis*. A, début de la formation du cadre des cellules annexes, autour de la cellule mère *s*; B, les cellules annexes sont presque achevées; C, état définitif (Sachs).

thus, fig. 60 et 412, *Orchis*, *Sambucus*, *Ruta*, *Salvinia*, fig. 410, A, *Asplenium*, etc., avec cloison plane; *Silene inflata*, *Chryso-dium vulgare*, *Pteris flabellata*, fig. 415, avec cloison en U; *Aneimia*, fig. 414, avec cloison cylindrique).

2° L'initiale devient encore directement la cellule mère du stomate, mais, aussitôt après sa séparation, les cellules épidermiques voisines détachent des segments qui constituent autant de cellules annexes (fig. 416). Tantôt chacune des quatre ou cinq cellules épidermiques voisines donne un pareil segment et la cellule mère se trouve encadrée par tout autant de cellules annexes (divers *Tradescantia*, *Commelina*, *Heliconia*, Conifères, fig. 411, *Cycas*, etc.). Tantôt les

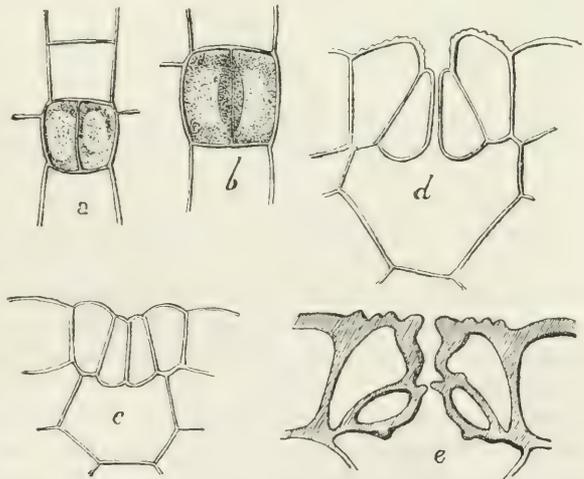


Fig. 417. — Formation des stomates de l'*Equisetum limosum*. États successifs: a, b, de face; c, d, e, en coupe transversale. Les cellules annexes surplombent les cellules stomatiques (d'après Strasburger).

deux cellules épidermiques qui touchent les flancs de la cellule mère donnent seules un segment et le stomate se trouve bordé de deux cellules annexes semblables aux cellules stomatiques (Graminées, Cypéracées, Juncées, *Aloe*, *Musa*, *Protéa*, etc.). Tantôt enfin les cellules épidermiques détachent successivement deux segments parallèles et la cellule mère se trouve, soit enveloppée d'un double cadre de quatre cellules annexes (*Dioon*), soit bordée latéralement d'une double paire de ces cellules (*Maranta bicolor*, *Commelyna communis*, *Hakea* et autres Protéacées, fig. 409, E, etc.). La figure 416 offre un exemple intermédiaire; le stomate γ est d'abord flanqué de deux cellules annexes, puis le tout est encadré par quatre autres cellules annexes.

5° L'initiale n'est pas la cellule mère du stomate; elle se divise une ou plusieurs fois de suite en formant une sorte de méristème local, et le produit de cette division fournit d'une part une cellule mère, de l'autre une ou plusieurs cellules annexes (*Equisetum*, fig. 417, avec deux cellules annexes; *Asplenium*, *Pteris*, *Mercurialis*, *Basella*, diverses Labiées, Solanées, Borraginées, Crucifères, Papilionacées, Crassulacées, fig. 418, Cactées, Bégoniacées, etc.). La figure 415 montre

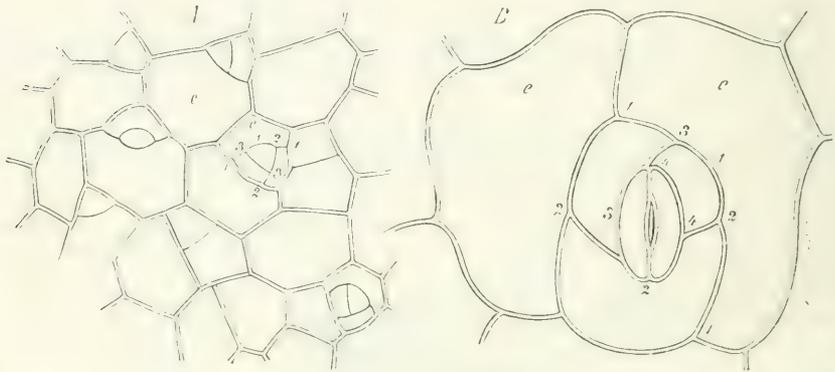


Fig. 418. — Formation des stomates de la feuille du *Sedum purpurascens*. A, états très jeunes; 1, 2, 3, 4, ordre d'apparition des cloïsons. B, état définitif (Sachs).

un cas intermédiaire entre le premier et le troisième type; l'un des stomates a une cellule annexe *v*, l'autre en est dépourvu.

La cellule mère du stomate a tout d'abord la même hauteur et se trouve située dans le même plan que les cellules épidermiques; les différences qui se montrent souvent plus tard sous ce rapport, comme on l'a vu (fig. 410 et 411), proviennent du développement ultérieur des cellules épidermiques, dont la croissance se localise soit vers le haut, soit vers le bas, tandis que les cellules stomatiques demeurent stationnaires. Quand l'épiderme est composé, les cloïsons tangentielles ne s'y forment qu'après la différenciation des initiales des stomates; ceux-ci sont donc autant de points où l'épiderme demeure toujours simple.

Deux sortes de stomates. — Si l'on veut entrer maintenant un peu plus avant dans l'étude des stomates, il est nécessaire d'en distinguer de deux sortes. Il y en a, en effet, des stomates aérifères et des stomates aquifères, que l'on peut rencontrer séparés ou réunis côte à côte sur la même portion d'épiderme.

Stomates aérifères. — Les stomates aérifères ont leur fente pleine d'air et

font communiquer l'atmosphère extérieure avec la chambre sous-stomatique également remplie d'air et, par elle, avec tous les espaces intercellulaires du corps. Toutes les parties de la plante exposées à l'air et pourvues d'épiderme peuvent en porter, mais c'est surtout sur les feuilles vertes qu'ils abondent. Parmi les plantes terrestres privées de chlorophylle, certaines en sont entièrement dépourvues (*Neottia nidus-avis*, *Monotropa Hypopitys*); le *Lathræa Squamaria* n'en a que sur le pistil, tandis que les feuilles du *Lathræa clandestina* et celles des Orobanches en portent un assez grand nombre. Ils ne sont pas rares sur les rhizomes (*Epipogon*, jeunes tubercules de Pomme de terre, etc.). Sur les parties submergées, ils manquent d'ordinaire, mais la règle n'est pas sans quelques exceptions; on en trouve, par exemple, sur les feuilles submergées des *Callitriches* et des *Marsilia*. Les feuilles nageantes n'en portent que sur leur face supérieure; pourtant on en rencontre quelques-uns sur la face inférieure dans l'*Ilydrocharis morsus-ranæ* et le *Limnocharis Humboldtii*. Quand la plante végète tour à tour à l'air et sous l'eau (*Ranunculus aquatilis*, *Myriophyllum*, *Hottonia*, etc.), elle a des stomates dans le premier cas dont elle est dépourvue dans le second.

Sur les parties qui en sont munies, les stomates aërifères se montrent tantôt distribués également, en séries longitudinales ou sans ordre, suivant la disposition régulière ou irrégulière des cellules épidermiques, tantôt diversement localisés. Ici, des bandes riches en stomates alternent régulièrement avec des bandes sans stomates; les premières sont ordinairement en creux (feuilles des Graminées, Broméliacées, Conifères, etc., tige des Prêles, des Umbellifères, etc.). Là, les stomates sont ramassés en petits groupes arrondis séparés par de grands intervalles imperforés (*Saxifraga sarmentosa*, divers *Begonia*). Quelquefois ces plages stomatifères s'enfoncent au dessous du niveau général (beaucoup de *Banksia*, *Dryandra*, *Dasylyrion*); sur la face inférieure des feuilles du Laurier-rose elles tapissent, comme on sait, des cryptes en forme de bouteilles (p. 60, fig. 55), disposition qui a été retrouvée dans une Fougère fossile (*Cycadopteris Brauniana*). Ailleurs elles proéminent au contraire au sommet d'émergences. Quand les stomates sont uniformément répartis, on les trouve, suivant les plantes, plus ou moins rapprochés l'un de l'autre, en nombre plus ou moins considérable par conséquent sur un millimètre carré de surface. Le maximum est offert par la face inférieure des feuilles de l'Olivier où l'on a compté 625 stomates par millimètre carré et du Chou-rave où il y en a jusqu'à 716; sur la plupart des feuilles ce chiffre est compris entre 40 et 500. Sur les branches de beaucoup de plantes ligneuses, ils sont souvent espacés, au contraire, à plusieurs millimètres de distance (*Acer*, *Sambucus*, etc.).

Ouverture et fermeture des stomates aërifères (1). — Quand les cellules stomatiques sont flasques, peu ou point turgescentes, elles se touchent par leur face interne, le stomate est fermé. A mesure que la turgescence augmente, la membrane se trouve distendue par la pression interne et le volume s'accroît. Grâce à ses deux arêtes d'épaississement, la face interne résiste à l'extension, tandis que la face externe, qui est mince, y obéit et s'allonge. Il en résulte, dans

(1) Schwendener : *Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen* (Monatsberichte der Berliner Akademie, juillet 1881).

chacune des cellules stomatiques, une courbure de plus en plus forte et entre elles une ouverture de plus en plus large. Chaque cellule stomatique se comporte comme un morceau de tube de caoutchouc, plus épais d'un côté que de l'autre, dans lequel on vient à fouler de l'eau ou de l'air sous une forte pression; ce tube se courbe et devient concave du côté le plus épais.

Quelles sont maintenant les causes extérieures qui agissent sur la turgescence des cellules stomatiques pour ouvrir et fermer ainsi les stomates? La lumière a sur le phénomène une action décisive. Au soleil, les stomates sont toujours largement ouverts; à l'obscurité, ils sont toujours fermés. Il suffit même, pour fermer les stomates, de diminuer brusquement l'intensité lumineuse. Une plante exposée au soleil ferme ses stomates après une demi-heure de séjour à la lumière diffuse. La chaleur au contraire est sans influence. Une plante qui a fermé ses stomates à l'obscurité à une température de 15° à 17°, ne les rouvre pas quand on élève brusquement la température vers 27° à 50°.

Dans ce qui précède, il ne s'agit que de stomates jeunes, dont les cellules ont un contenu assez volumineux et une membrane assez mince. Quand au contraire le contenu est très réduit et la membrane très épaisse, comme sur les feuilles ou les rameaux persistants (fig. 411), le stomate devenu rigide, incapable de mouvements, demeure indéfiniment ouvert ou fermé.

Stomates aquifères. — Les stomates aquifères diffèrent des précédents parce que la chambre sous-stomatique et la fente sont remplis du liquide qu'ils servent à expulser (p. 205) et parce qu'ils demeurent toujours ouverts, les cellules stomatiques y étant incapables de se mouvoir. Souvent ces dernières meurent de bonne heure (*Tropaeolum*, *Colocasia*, *Aconitum*, etc.), et même disparaissent complètement (*Hippuris*, *Callitriche*). Quand ils se rencontrent sur le même épiderme avec des stomates aëri-fères, ils présentent par rapport à ceux-ci une différence marquée de forme et de grandeur. Sur les feuilles, ils occupent toujours, isolés ou par groupes, les extrémités des nervures (voir p. 561, fig. 144). Ils existent à la surface d'un très grand nombre de nectaires. Leur forme se rattache à deux types: les uns ont une fente petite et courte comprise entre deux cellules semi-circulaires (*Crassula*, *Ficus*, *Saxifraga*); les autres une fente longue toujours largement béante, quelquefois énorme (*Colocasia*, *Papaver*, *Tropaeolum*). C'est surtout chez ces derniers qu'on voit parfois disparaître les cellules stomatiques.

Autres solutions de continuité de l'épiderme. — L'épiderme présente quelquefois entre ses cellules des solutions de continuité qui ne sont pas des stomates. Ainsi au sommet des feuilles des Graminées (*Zea*, *Secale*, *Triticum*, etc.), sur la face interne des pétales d'Hellébore, il se fait une fente irrégulière, par laquelle des gouttelettes d'eau sont expulsées et qui se rattache par là aux stomates aquifères. A la base de la feuille des *Osmunda regalis* et *Toleia rivularis*, ainsi que sur la ligule de l'*Isoetes lacustris*, les cellules épidermiques laissent entre elles des lacunes elliptiques ou circulaires, souvent aussi grandes que les cellules elles-mêmes, et rapprochées par groupes. Elles traversent l'épiderme et débouchent dans les méats du tissu sous-jacent. Elles sont remplies soit par de l'air, soit par une gelée incolore.

Poils épidermiques. — Quand une cellule de l'épiderme se développe perpendiculairement à la surface, elle forme comme on sait (p. 59) un poil, dont le

ped demeure encastré dans les cellules voisines et parfois même plonge profondément dans le tissu sous-jacent. Les cellules qui bordent le poil sont quelquefois semblables aux autres cellules épidermiques, mais très souvent elles prennent une forme différente et constituent autant de *cellules annexes* du poil, disposées ordinairement en rosette autour du pied. Quelquefois le tissu sous-épidermique se soulève en protubérance au-dessous des poils, qui se trouvent portés au sommet d'une émergence (*Dipsacus*, divers *Solanum*). Ou bien, au contraire, il s'y déprime en bouteille pour former une crypte; celle-ci enferme et cache parfois complètement les poils qui en tapissent le fond (feuille des *Pleurothallis*, *Ocotomeria*, *Nerium*, fig. 55; etc.).

Les poils épidermiques n'ont quelquefois qu'une existence éphémère. Dans le bourgeon, les feuilles en sont abondamment recouvertes; lorsqu'elles s'épanouissent, l'épaisseur du revêtement diminue, à la fois parce que la croissance écarte les poils et parce que ceux-ci s'atrophient. Certaines feuilles, entièrement glabres à l'état adulte, celles du *Ficus elastica*, par exemple, étaient velues dans le bourgeon.

Forme des poils. — La forme des poils est infiniment variée. Il est rare qu'une surface épidermique n'en porte que d'une seule sorte (feuille des Éléagnées, Broméliacées, etc.). Bien plus souvent, on y rencontre mélangés des poils de formes et de propriétés très différentes, parfois jusqu'à cinq espèces distinctes. Toutes ces formes peuvent se grouper comme il suit. Si la cellule épidermique, en s'allongeant perpendiculairement à la surface, ne se cloisonne pas, le poil est et demeure *unicellulaire*. Si elle prend des cloisons transversales, le poil se trouve finalement composé d'une file de cellules superposées, dont la plus basse est le pied, il est *articulé*. Si elle se cloisonne successivement dans les trois directions en formant une masse solide, le poil est *massif*. Dans chacun de ces trois cas, il peut d'ailleurs demeurer simple ou se ramifier; d'où six modifications principales, entre lesquelles on rencontre tous les intermédiaires et qu'il convient d'étudier de plus près.

1° **Poils unicellulaires.** — Si le poil, terminé en cône obtus, ne fait qu'une médiocre saillie au-dessus de la surface générale, il forme ce qu'on appelle une *papille* (fig. 449, a); c'est à des papilles rapprochées que les pétales doivent leur aspect velouté et les stigmates du pistil le liquide qui les mouille. Ces papilles se renflent parfois en sphères, qui se touchent de tous côtés (feuille des *Rochea falcata*, *longifolia*), ou qui paraissent comme autant de perles brillantes répandues çà et là sur l'épiderme (feuille des *Mesembryanthemum crystallinum*, *Tetragonia expansa*, *Oxalis carnosa*, très jeunes feuilles de diverses Pipéracées, etc.).

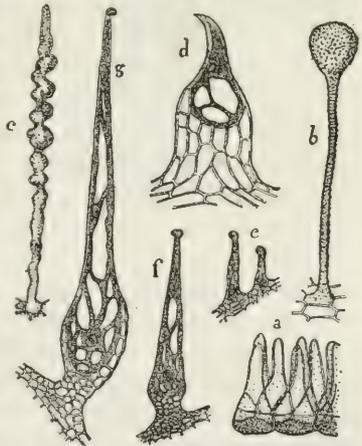


Fig. 449. — Diverses formes de poils unicellulaires: a, papilles de la corolle de *Primula sinensis*; b, poil renflé en tête de la corolle de l'*Antirrhinum majus*; c, poil variqueux de la corolle de la *Viola altaica*; d, poil en crochet de la tige du *Rubia tinctorum*; e, f, g, divers états de développement d'un poil urticant d'*Urtica dioica* montrant le protoplasma, le noyau et le suc cellulaire (d'après Kny).

Le plus souvent le poil s'allonge davantage perpendiculairement à la surface, en forme de cône plus au moins aigu (*c*) et peut acquérir ainsi une très grande longueur, comme on le voit à la surface des graines du Cotonnier. Il renfle parfois son sommet en une tête sphérique (*b*). Les feuilles portent souvent de ces longs poils coniques (Borraginées, Loasées, Urticées, certaines Crucifères: *Biscutella*, *Sinapis*, *Brassica*, etc.). Souvent leur pied renflé, entouré d'une ceinture de cellules annexes, plonge dans le tissu sous-jacent, qui parfois se soulève en émergence au-dessous d'eux (*d*, *g*). Certains d'entre eux (*Loasa*, *Urtica*, *Jatropha urens*, etc.), terminés d'ordinaire par un bouton recourbé, se distinguent par les propriétés spéciales de leur membrane et de leur contenu et sont nommés *poils urticants* (*e*, *f*, *g*).

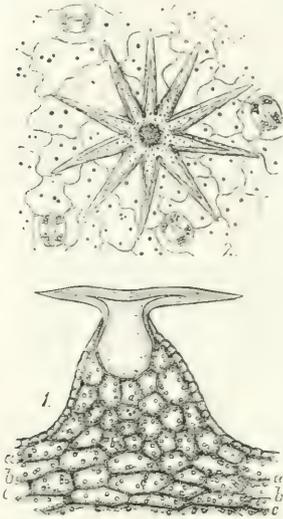


Fig. 420. — Poils unicellulaires rameux. 1, poil en navette sur une émergence, du Houblon; 2, poil étoilé du *Deutzia*.

En s'allongeant perpendiculairement à la surface, le poil unicellulaire se ramifie souvent de diverses façons. Quelquefois c'est par poussée latérale; le plus souvent c'est par dichotomie ou polytomie, comme dans un grand nombre de Crucifères, où les branches successives se dirigent tantôt obliquement (*Farselia incana*, *Mathiola arborescens*, etc.), tantôt parallèlement à la surface en forme d'étoile aplatie (fig. 420, 2) (*Capsella bursa-pastoris* avec 2—4 branches simples, *Alyssum petraeum* avec 5—4 rayons une à deux fois bifurqués, *Deutzia scabra* avec 9—10 rayons simples, etc.). Si la cellule se divise immédiatement en deux branches dirigées dans le prolongement l'une de l'autre parallèlement à la surface, le poil prend la forme d'une navette couchée sur l'épiderme où elle est fixée par son milieu (*Cheiranthus Cheiri*, *Erysimum canescens*, Malpighiacées, certains *Galega*, *Astragalus*, *Acer*, *Verbena*, *Apocynum*, etc.). Les poils en navette du Houblon sont portés sur des émergences (fig. 420, 1).

2° **Poils articulés.** — Le poil articulé peut ne comprendre que deux cellules, l'une pour le pied, l'autre pour le corps; mais le plus souvent il est constitué par un plus grand nombre de cellules empilées. Il peut d'ailleurs prendre les mêmes formes que le poil unicellulaire. La forme allongée, filamenteuse ou conique est de toutes la plus fréquente (feuilles des Cucurbitacées, la plupart des Labiées, beaucoup de Composées, etc.). Ceux qui revêtent la base de la feuille de divers *Cibotium* peuvent atteindre jusqu'à 5 centimètres de longueur. La cellule terminale s'y renfle quelquefois en une tête sphérique (Labiées, etc.).

Ils peuvent se ramifier en dichotomie: en forme de navette (*Pyrethrum*, *Tanacetum*, *Artemisia*), ou d'étoile (*Hieracium Pilosella*, *Polypodium Lingua*, *Utricularia*, etc.). Mais le plus souvent leur ramification est latérale, avec branches isolées (*Nicandra*, *Lavandula elegans*, *Rosmarinus*, etc.), ou verticillées (*Lavandula vera*, divers *Verbascum*, etc.).

5° **Poils massifs.** — Un poil peut être massif (fig. 421) à deux degrés: à son

extrémité seulement, son pied demeurant articulé (a, b, c), ou dans toute son étendue, son pied comprenant lui même plusieurs rangées de cellules (α, β, γ).

Dans le premier cas, le poil est d'abord articulé, puis prend des cloisons longitudinales dans sa cellule terminale. Tels sont les poils dits *écailleux*, formés d'un disque de cellules ou de séries de cellules rayonnantes, fixé à son centre parallèlement à l'épiderme par un pied très court (Oleïnées, Jasminées, Éléganées, *Solanum argenteum*, *Croton nitens*, *Myrica cerifera*, *Callitriche*, *Hippuris*, beaucoup de Broméliacées, jeunes feuilles de certains Palmiers, etc.). Les plus simples de ces poils écailleux établissent une transition vers les poils étoilés.

Dans le second cas, la cellule mère se divise d'abord par des cloisons longitudinales, et l'ensemble des cellules ainsi formées proémine plus tard et se déve-

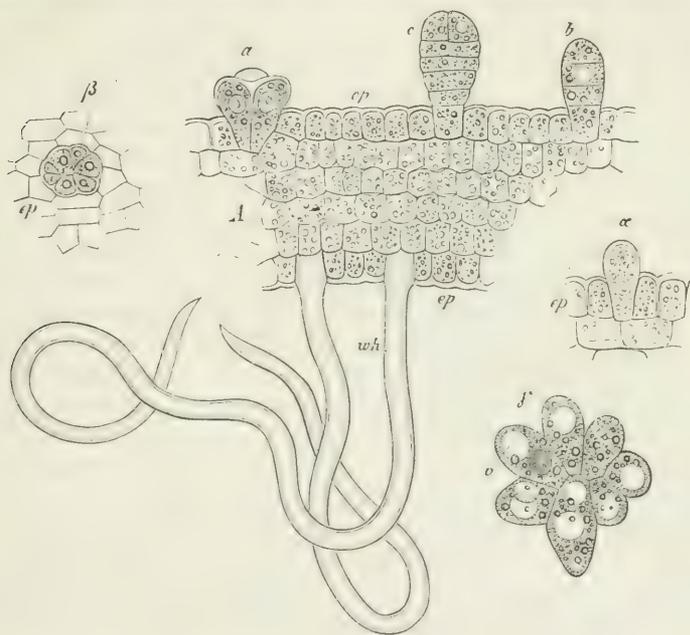


Fig. 421. — Développement des poils sur le calice de l'*Athya rosea*. wh , poils unicellulaires, laineux, de la face inférieure; a, b, c , états successifs d'un poil massif; α, β, γ , états successifs d'un poil en bouquet (Sachs).

loppe perpendiculairement à la surface. Massif dans toute son étendue, le poil peut revêtir diverses formes, se terminer en pointe ou en tête, ou se décomposer au sommet en un pinceau de poils désormais unicellulaires (*Leontodon hastile*, certaines Mélastomacées, divers *Solanum*, *Croton*, *Correa*, etc.). Sur ses flancs, les cellules périphériques proéminent parfois en forme de dents (*Hieracium*, *Papaver*, *Mimosa*, etc.). Si le pied massif se décompose, au niveau même de la surface épidermique, en autant de poils unicellulaires ou articulés qu'il comprend de cellules juxtaposées, on obtient de la sorte un bouquet de poils divergents qui ressemble à un poil étoilé (feuilles de beaucoup de Malvacées (fig. 421, a, β, γ), Cistinées, divers *Croton*, *Quercus*, *Platanus*, etc., avec poils unicellulaires; *Marrubium*, avec poils articulés).

Les poils massifs sont souvent portés au sommet d'émergences (*Ribes*, etc.). En durcissant leurs cellules, ils peuvent eux-mêmes parfois prendre l'aspect d'émergences, au point d'avoir été longtemps regardés comme tels; il en est ainsi par exemple des aiguillons des Ronces (*Rubus cirsius*, *idæus*, etc.) et de ceux du pétiole du *Chamærops humilis*.

Structure des poils. — Dans leur jeunesse, les poils sont pourvus d'un corps protoplasmique volumineux et, par leur situation externe, jointe à leur grande dimension, ils se montrent très favorables à l'étude du protoplasma. Plus tard, ils se comportent de deux manières. Les uns demeurent, comme les cellules épidermiques voisines, pourvus d'un sac protoplasmique entourant un suc cellulaire, et par conséquent transparents. Les autres se dessèchent bientôt, se remplissent d'air et deviennent opaques.

Les premiers sont le plus souvent incolores; quelquefois pourvus de grains de chlorophylle ou d'autres pigments. Les poils dits urticants des Orties, des Loasées, etc., se distinguent par leur pointe rigide et cassante, qui se brise au contact de la peau et laisse échapper dans la blessure une gouttelette de suc irritant. Ce suc est acide, comme celui de la plupart des cellules, et l'acide paraît être de l'acide formique. La substance irritante est encore inconnue, on ignore même si elle est contenue dans le suc cellulaire ou dans le protoplasma. La cellule terminale, ou le groupe de cellules terminales des poils en tête, renferme souvent un protoplasma très réfringent contenant de l'huile essentielle ou de la résine. Quelquefois on voit alors les membranes se liquéfier et, se confondant avec les contenus, former une sphère oléo-résineuse enveloppée par la cuticule (*Salvia*, etc.). Cette dissolution des membranes a lieu aussi dans la région interne des poils massifs de la Fraxinelle; mais ici le liquide oléo-résineux demeure enfermé dans la couche persistante des cellules externes; on reviendra plus loin sur ce sujet.

Les poils aérifères forment à la surface des organes un duvet opaque, dont la couleur et l'éclat varient suivant la nature des membranes. Ils forment le revêtement laineux des feuilles de beaucoup de Labiées (*Stachys*, *Teucrium*, *Salvia*, etc.) et de Composées (*Gnaphalium*, etc.), des *Verbascum*, *Banksia*, *Rubus idæus*, etc., le duvet soyeux des *Artemisia*, *Alchemilla alpina*, etc., les écailles argentées ou brunes des Éléagnées, Broméliacées, de divers *Croton*, *Solanum*, *Olea*, les écailles brunes des Fougères, etc.

Quant aux membranes des poils, elles présentent d'une façon générale les mêmes caractères que celles des cellules épidermiques, et leurs cloisons se comportent comme les faces latérales et internes de ces cellules. La cuticule s'étend sans discontinuité sur toute la surface du poil. Plus fréquemment que celles des cellules épidermiques, la membrane des poils projette vers l'extérieur des épaisissements locaux en forme de pointes aiguës, de verrues ou de bandelettes. Quelquefois elle s'épaissit beaucoup (fig. 420, 1), au point même de faire disparaître la cavité et se lignifie fortement. Le poil devient alors rigide et piquant (*Malpighia urens*, Borraginées, Cucurbitacées, etc.). Ailleurs elle se recouvre de petits cristaux en bâtonnets ou en aiguilles, disposés perpendiculairement à sa surface, formés d'une matière résineuse ou grasse soluble dans l'alcool à froid. C'est ainsi que les cellules sphériques qui terminent les poils dits *pulvérulents* de certaines Fougères et de certaines Primevères se montrent recouvertes d'une fine

farine blanche (*Gymnogramme tartarea*, *calomelanos*, *Notholæna nivea*, *Cheilanthes*, *Primula Auricula*, *farinosa*, etc.) ou jaune d'or (*Gymnogramme sulfurea*, *Pteris aurata*, *Primula marginata*, etc.).

§ 5

Le liège (1).

Le liège est un tissu de cellules subériteuses (voir p. 571), jouissant par conséquent des propriétés physiques de l'épiderme cutinisé, qui remplace cet épiderme aussitôt qu'il vient à s'exfolier, comme sur la plupart des tiges, ou qui se développe au-dessous de lui pour le renforcer, comme dans les écailles des bourgeons. Quand l'organe subit non seulement une exfoliation précoce de l'épiderme, mais encore une destruction ultérieure des assises sous-jacentes, comme dans beaucoup de racines, c'est encore par une zone de liège que se protège la région intérieure dénudée. Enfin c'est par du liège que se cicatrisent les blessures externes ou les lésions internes des tissus vivants et que se bouchent les surfaces mises à nu par la chute des parties caduques. Le tissu dont il s'agit est donc beaucoup plus répandu que l'épiderme lui-même. C'est surtout dans les Phanérogames terrestres qu'il se développe; chez les Cryptogames, on ne le rencontre que dans quelques cas, notamment sur le rhizome des Ophioglossées.

Forme des cellules subériteuses. — Les cellules subériteuses sont régulièrement disposées à la fois en séries radiales et en couches concentriques, et intimement unies entre elles sans laisser de méats. Elles ont la forme d'un parallépipède dont les faces principales sont parallèles à la surface protégée. Le plus souvent la hauteur de ce parallépipède est plus petite que les autres dimensions; les cellules sont plus ou moins aplaties, quelquefois en forme de minces lamelles (tige des *Fagus*, *Betula*, *Tilia*, *Prunus*, *Boswellia papyrifera*, etc.). Ailleurs la hauteur égale sensiblement la largeur, ou même la dépasse (*Quercus Suber*, *Acer campestre*, *Ulmus*, *Aristolochia*, *Philadelphus*, etc.). Ordinairement la longueur et la largeur sont égales: parfois cependant les cellules sont étirées transversalement (tige âgée de *Betula*, *Cerasus*, etc.), ou longitudinalement en forme de prismes à quatre pans (Mélastomacées). Les faces latérales sont tantôt planes, tantôt ondulées; les ondulations se montrent surtout sur les faces radiales de la plupart des cellules peu aplaties; elles se font habituellement dans le plan radial, rarement (*Pinus*, *Larix*) dans le plan tangent.

Structure des cellules subériteuses. — La membrane des cellules subériteuses est tantôt mince et homogène, tantôt plus ou moins épaissie et marquée de ponctuations. Elle est mince dans la plupart des cellules isodiamétriques ou plus hautes que larges (*Quercus Suber*, *Acer campestre*, *Aristolochia*, etc.). Dans les cellules aplaties, au contraire, elle est le plus souvent épaissie, également tout autour (*Fagus*, *Boswellia*), ou surtout sur la face externe (*Salix*, *Zanthoxylon*), ou davantage sur la face interne (*Mespilus germanica*, *Viburnum Opulus*). Dans le premier cas le liège est mou, dans le second il est dur. On n'a pas à re-

(1) De Bary: *Vergleichende Anatomie*, p. 144 et p. 560, 1877, avec indication des travaux antérieurs: Mohl (1856), Hanstein (1855), Sanio (1859), Rauwenhoff (1869).

venir ici sur la subérification de la membrane, qui est remarquable par sa précocité (voy. p. 571). En outre, la membrane est parfois silicifiée (*Boswellia*). La couleur qu'elle prend, jaune (*Salix alba*, *Quercus Suber*) ou verdâtre (*Platanus*), est indépendante de ce phénomène, car les membranes totalement subérifiées du liège âgé des *Betula alba*, *Salix viminalis*, etc., sont parfaitement incolores.

Après la subérification de la membrane, les cellules subéreuses demeurent munies d'un protoplasma avec un noyau et du suc cellulaire. Le jeune liège est donc transparent et laisse voir sur les branches la couleur verte du tissu qu'il recouvre (Tilleul, etc.). Il peut rester longtemps ainsi à l'état vivant; dans le Sureau, par exemple, il acquiert des grains de chlorophylle et passe l'hiver. Enfin, et au plus tard après un intervalle d'une année, le contenu s'altère. Tantôt, surtout quand la membrane est mince, il se dessèche, se réduit à quelques granules et la cellule se remplit d'air. Tantôt, surtout quand les cellules sont aplaties, la cavité se remplit d'une substance dense, homogène, colorée en brun plus ou moins intense (*Fagus*, *Castanea*, *Tilia*, *Pyrus*). Dans le premier cas, les cellules sont certainement mortes, incapables de tout accroissement ultérieur, et le liège, dilaté par la croissance des parties profondes, ne tarde pas à se déchirer (*Quercus Suber*, *Ulmus*, *Betula*). Dans le second, il est douteux qu'elles soient déjà mortes, car elles peuvent s'étendre quelque temps dans le sens de la surface, sans changer d'aspect, ni amincir leur membrane; c'est plus tard seulement que leur contenu brunâtre disparaît et qu'elles se déchirent sous la pression interne.

Liège composé. — Le liège est simple, lorsque toutes les cellules qui le constituent ont même forme et mêmes propriétés, quand il est tout entier mou, ou tout entier dur. Il en est ainsi le plus souvent quand la couche subéreuse est mince. Il est composé, quand les cellules subéreuses sont de deux espèces, alternant en couches concentriques. La chose peut se passer ainsi, même dans des couches minces, sur les branches du *Philadelphus*, par exemple, où constamment une assise de cellules étendues radialement alterne avec une ou deux couches de cellules aplaties; mais c'est surtout dans les épaisses couches de liège du *Tamus elephantipes* et des arbres dicotylédonés qu'on observe cette alternance de liège mou et de liège dur (*Betula alba*, *Quercus Suber*, *Acer campestre*, etc.). Dans le Bouleau, chaque couche de liège dur paraît marquer la fin d'une période végétative. Dans le Chêne-liège aussi, le nombre des couches concentriques répond à celui des années de croissance.

Formation du liège. — Le liège est toujours un tissu secondaire, né aux dépens d'une assise de cellules préalablement différenciées d'une autre façon, qui, à un moment donné, se modifient et se cloisonnent en formant un méristème secondaire. Dans la tige, cette assise mère ou initiale du liège est quelquefois l'épiderme lui-même; la moitié externe des cellules épidermiques se trouve seule exfoliée (Pomacées, *Salix*, *Nerium Oleander*, *Viburnum Lantana*, *Solanum Dulcamara*, etc.). Le plus souvent c'est la rangée sous-épidermique qui produit le liège; l'épiderme est rejeté tout entier (*Platanus*, *Acer*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Betula*, *Alnus*, *Ulmus*, *Sambucus*, etc.). Quelquefois c'est la seconde ou la troisième assise à partir de l'épiderme; celui-ci entraîne alors dans sa chute une ou deux des couches sous-jacentes (*Robinia*, *Cytisus*, etc.). Ailleurs c'est une

assise encore plus profonde (*Ribes*, fig. 422, etc.). Dans la racine, l'assise formatrice du liège est toujours assez profondément située. Sur les plaies, c'est ordinairement la rangée de cellules directement en contact avec les éléments altérés qui produit le liège de cicatrisation, quelquefois une assise plus profonde.

Dans tous les cas, chaque cellule se partage, par une cloison médiane parallèle à la surface libre, en deux cellules filles : l'externe ne se cloisonne pas et se subérifie; l'interne reste à l'état de méristème et ne tarde pas à se diviser de nouveau par une cloison parallèle à la première, et ainsi de suite : le développement est centripète. Après un certain temps, on obtient de la sorte une couche de liège plus ou moins épaisse, formée en dehors d'un plus ou moins grand nombre d'assises superposées de cellules subéreuses, qui sont de plus en plus jeunes à mesure qu'on s'avance vers l'intérieur, limitée en dedans par une assise de cellules demeurées à l'état de méristème, génératrice et qui continue à se cloisonner (fig. 422). Une fois qu'elle a atteint une certaine épaisseur, ordinairement assez faible (deux à vingt rangées de cellules, par exemple), la couche de liège ne s'épaissit plus; en effet, à mesure qu'une nouvelle assise se régénère en dedans, l'assise la plus externe meurt et s'exfolie. Si l'organe ainsi protégé continue de croître en diamètre, l'assise génératrice est en mesure de se dilater pour suivre cette croissance; il lui suffit pour

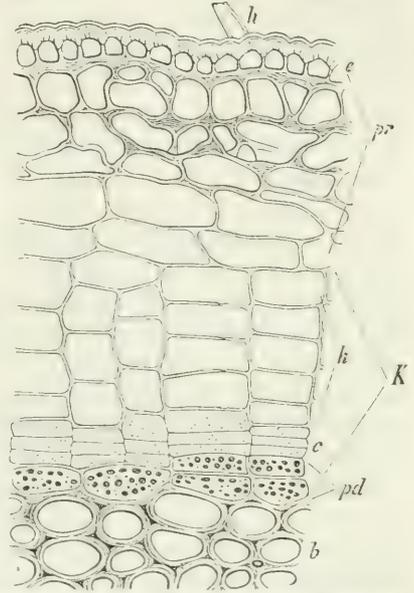


Fig. 422. — Formation du liège dans un rameau de l'année du *Ribes nigrum*. Portion d'une coupe transversale; le liège *k* se forme aux dépens de la sixième assise du parenchyme *pr*, à partir de l'épiderme *e*; *c*, assise de méristème secondaire, formatrice du liège (Sachs).

cela de diviser de temps en temps quelqueune de ses cellules par une cloison radiale, et d'augmenter ainsi le nombre des séries rayonnantes dont elle se compose. Il résulte de ce mode de formation que, dès le début, les cellules subéreuses sont, comme on l'a vu, disposées régulièrement à la fois en cercles concentriques et en séries radiales, ces dernières se dédoublant çà et là vers l'intérieur.

§ 4

Le parenchyme (1).

Abstraction faite du tissu sécréteur, on nomme *parenchyme* tout le tissu de cellules vivantes situé à l'intérieur du corps, au-dessous de l'épiderme et du liège. Dans la plupart des Thallophytes et des Muscinées, où il n'y a ni épiderme,

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 121, 1877, avec indication des travaux antérieurs.

ni liège, ni tissu sécréteur différenciés, où de plus toutes les cellules restent à l'état vivant, le corps tout entier de la plante est formé par le parenchyme; mais, à vrai dire, cette dénomination se trouve alors dépourvue d'intérêt. C'est surtout chez les plantes vasculaires que l'autonomie du parenchyme et son indépendance vis-à-vis des autres tissus apparaît clairement.

La forme des cellules du parenchyme est aussi variée que leur structure. Sous le rapport de la forme, on y distingue deux cas extrêmes, suivant que les cellules sont courtes, isodiamétriques, ou fortement allongées. Sous le rapport de la structure, on y rencontre aussi deux cas extrêmes, suivant que les cellules ont une membrane mince avec un contenu très développé, ou une membrane épaisse avec un corps protoplasmique très réduit. Enfin le mode d'union des cellules entre elles sert aussi à y caractériser certaines subdivisions.

Parenchyme à parois minces. — C'est à l'intérieur des cellules du parenchyme à parois minces que s'opèrent, dans les diverses parties du corps, les phénomènes assimilateurs et la mise en réserve des produits d'assimilation. Aussi ces cellules sont-elles caractérisées d'ordinaire par la présence de grains de chlorophylle et de grains d'amidon. Suivant qu'il y a prédominance de l'une ou de l'autre de ces substances, le parenchyme est dit *chlorophyllien* (fig. 4) ou *amylacé* (fig. 526); si les corps gras y abondent, c'est un parenchyme *gras* ou *oléagineux*. Les organes verts et les réservoirs nutritifs, surtout les feuilles, l'écorce des tiges et les rhizomes, ont la plus grande partie de leur masse formée par ces sortes de cellules.

D'autres cellules à paroi mince ne renferment, à l'intérieur d'une fine couche pariétale de protoplasma dépourvue de corpuscules solides, qu'un suc clair, aqueux ou légèrement mucilagineux, formant ainsi ce qu'on peut appeler un parenchyme *aqueux* (fig. 541). On rencontre ce tissu dans un grand nombre de feuilles grasses ou persistantes, où il forme tantôt sous l'épiderme un certain nombre d'assises de renforcement (fig. 581, *h*) (Pleurothallidées, Broméliacées, *Ilex*, *Nerium*, etc.), tantôt une couche médiane enveloppée de tous côtés par le parenchyme chlorophyllien (*Aloe*, *Mesembrianthemum*, *Callistemon*, *Hakea*, etc.). Il est aussi très développé dans les réservoirs nutritifs qui contiennent de l'inuline ou des sucres (tubercules et racines des Composées, Campanulacées, Betterave, etc.). On ignore dans bien des cas la nature particulière des substances que le suc y tient en dissolution.

La forme de toutes ces cellules, d'ailleurs très variée, est d'ordinaire sensiblement isodiamétrique (fig. 517, *A*, *B*). Pourtant elle s'allonge quelquefois en prisme, ou en fuseau. L'allongement a lieu le plus souvent suivant la longueur de l'organe, quelquefois aussi perpendiculairement à sa surface, comme on le verra dans les feuilles pour le parenchyme vert dit *palissadique* (fig. 581, *ch*). Dans le parenchyme aqueux sous-épidermique, les cellules sont étroitement unies dans tous les points sans laisser de méats (581, *h*). Mais le plus souvent elles arrondissent leurs angles et laissent entre elles des méats aërifères, ou même elles prennent des angles rentrants, deviennent sinueuses, rameuses et sont séparées par des lacunes pleines d'air; dans ce dernier cas, le parenchyme est dit *lacuneux* ou *spongieux* (fig. 55, *l* et 581, en bas); si les bras sont égaux et disposés en étoile, il est dit *étoilé* (fig. 517, *F*).

Les membranes de ces cellules sont en cellulose pure et munies d'ordinaire de punctuations simples; dans le parenchyme lacuneux ou étoilé, ces punctuations sont naturellement localisées aux extrémités des bras en contact, où on les trouve isolées ou groupées; le reste de la membrane confinant aux lacunes en est dépourvu. On y observe quelquefois des bandes d'épaississement faisant saillie sur la face interne, spiralées, réticulées, ou en forme de cadre (parenchyme aqueux des feuilles de *Pleurothallis*, de *Sansevièra*; racine de diverses Orchidées et d'un grand nombre de Conifères, surtout Taxinées et Cupressinées, etc.). Ailleurs la membrane, partout où elle confine à des lacunes, projette vers l'extérieur des pointes, des bâtonnets, ou de longs filaments parfois ramifiés et anastomosés, qui s'enchevêtrent dans toutes les directions à travers les lacunes et les remplissent d'un feutrage serré; ces filaments paraissent cutinisés (racine, tige, pétiole et limbe des Marattiacées, pétiole et tige de nombreuses Cyathéacées, Polypodiacées, *Todea barbara*, etc.).

Parenchyme à parois épaisses. — Quand elle s'épaissit, la membrane des cellules du parenchyme, tantôt se maintient à l'état de cellulose pure en prenant un éclat particulier et des propriétés physiques spéciales pour former ce qu'on appelle le *collenchyme*, tantôt se lignifie plus ou moins fortement, durcit et constitue ce qu'on nomme le parenchyme *scéléreux*, tantôt enfin se transforme partiellement en gelée et donne naissance au parenchyme *gélatineux*. Ce dernier cas se présente dans le thalle des Fucacées, dans l'albumen de la graine du Caroubier (fig. 575), etc.; ce qui en a été dit à la p. 572 suffit pour en faire connaître les principaux caractères. Bornons-nous donc à considérer le collenchyme et le parenchyme scéléreux.

1° **Collenchyme** (1). — Le collenchyme forme dans les tiges, les pétioles et les nervures d'un grand nombre de plantes une couche continue (*Philodendron*, *Hedera*, *Peperomia*, etc.) ou des faisceaux séparés (*Arum*, *Colocasia*, *Tradescantia*, Ombellifères, Pipérées, Labiées, *Clematis*, *Chenopodium*, etc.), qui s'étendent soit directement sous l'épiderme, soit à diverses profondeurs au sein du parenchyme ordinaire.

Les cellules du collenchyme sont toujours allongées, mais à des degrés très différents: faiblement, si l'épaississement y est tardif et s'opère lorsque l'organe a presque achevé sa croissance; fortement, s'il est précoce et si l'organe s'accroît pendant longtemps. Dans ce dernier cas, qui est de beaucoup le plus fréquent, les cellules peuvent atteindre 2 millimètres de longueur et au delà. Il convient donc de distinguer le collenchyme à cellules courtes, séparées par des cloisons transverses horizontales (couche sous-épidermique de la tige des Ombellifères, des *Begonia*, fig. 560, p. 557, etc.) et le collenchyme à cellules longues, terminées en pointe et souvent partagées en compartiments par de minces cloisons (faisceaux de collenchyme des *Arum*, *Colocasia*, *Tradescantia*, Ombellifères, Pipérées, Labiées, etc.). Dans le premier, qui fait transition vers le parenchyme ordinaire, l'épaississement est ordinairement localisé sur les arêtes des cellules, en forme de montants saillants dans l'intérieur (fig. 560, *v*), et les punctuations des faces en

(1) Haberlandt : *Entwicklungsgeschichte des mechan. Gewebesystems der Pflanzen*. Leipzig, 1879. — Ambrohn : *Entwicklungsgeschichte des Collenchyms* (Jahrbücher für wiss. Botanik, XII, p. 475, 1881).

contact sont arrondies ou étirées transversalement. Dans le second, l'épaississement est ordinairement uniforme sur tout le pourtour et les punctuations sont presque toujours étirées suivant la longueur.

Dans tous les cas, la membrane épaissie est fortement réfringente, brillante avec un reflet bleuâtre. Elle se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé; elle n'est pas colorée par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique: elle se compose donc de cellulose pure, sans lignification. Elle ne se gonfle pas dans l'eau, comme on l'a cru longtemps. Elle renferme un revêtement pariétal de protoplasma avec un noyau et du suc cellulaire. On y trouve presque toujours une petite quantité de grains de chlorophylle; il n'y en a pas dans les faisceaux du *Colocasia* et des *Ombellifères*.

Quoique formées de cellulose pure, les membranes du collenchyme ont pourtant une grande solidité; il faut pour les rompre une charge de 10 à 12 kilogrammes par millimètre carré (*Levisticum*, *Faniculum*, *Leonurus*). En même temps, elles sont peu élastiques: une charge de 1 et $\frac{1}{2}$ à 2 kilogrammes suffit pour y provoquer un allongement durable. Cette ductilité explique que le collenchyme puisse, quoique déjà fortement épaissi, suivre sans se rompre l'allongement intercalaire des membres. Le rôle propre de ce tissu est donc de soutenir l'organe qui le renferme, sans l'empêcher de croître.

2° Parenchyme scléreux. — Le parenchyme scléreux se rencontre surtout abondamment développé dans le bois secondaire de la tige et de la racine des Dicotylédones, dans la tige, la feuille et la racine des Fougères et çà et là dans un grand nombre de plantes. Avec le collenchyme que l'on vient d'étudier, avec le sclérenchyme dont il sera question plus loin, il contribue à donner aux organes la solidité qui leur est nécessaire. Intimement unies en couches ou en faisceaux, sans laisser entre elles de méats, ses cellules sont généralement allongées en prisme, avec des faces transverses horizontales ou plus ou moins obliques. Dans leur membrane épaissie et lignifiée, pourvue de punctuations simples ou de canalicules (fig. 565, A), parfois incolore, parfois colorée en brun comme dans les Fougères, elles enferment un corps protoplasmique avec son noyau, du suc cellulaire et souvent des grains d'amidon mis en réserve. Quand une blessure vient à intéresser ce tissu, les cellules se modifient, passent à l'état de méristème secondaire, se cloisonnent et produisent un liège de cicatrisation. Elles sont donc bien vivantes. Il y a cependant des cas où il est difficile de dire si l'on a affaire à du parenchyme scléreux ou à du sclérenchyme; ces deux formes de tissu passent l'une à l'autre par d'insensibles transitions.

Endoderme. — L'assise profonde de parenchyme qui, dans la racine et souvent aussi dans la tige, entoure la région centrale du membre, possède des caractères particuliers qui lui permettent de jouer par rapport à cette région un rôle protecteur analogue à celui que l'épiderme de la tige joue vis-à-vis du membre tout entier; c'est ce qui lui a valu le nom d'*endoderme* (1).

Les cellules de l'endoderme ont la forme de prismes quadrangulaires plus ou moins allongés, souvent aplatis tangentiellement, toujours intimement unis par leurs faces latérales et transverses. Celles-ci sont munies d'une série de petits

(1) Ph. Van Tieghem: Bull. de la Soc. bot., XVIII, 1871. C'est la *gaine protectrice* de Caspary 1858 et 1865) et de ses successeurs.

plissements échelonnés plus ou moins larges, formant tout autour des cellules un cadre de petites dents qui les engrènent fortement. Assez souvent les faces latérales portent seules des plissements et le cadre est complété sur les faces transverses par une bande d'épaississement. Ces plissements se voient de face sur les coupes radiales et de champ sur les coupes tangentielles; sur la section transversale, ils paraissent comme autant de petits points ou de petites raies sombres sur chaque cloison radiale. Ces marques noires, dont la largeur mesure celle des plissements, permettent de distinguer immédiatement l'endoderme du reste du parenchyme (fig. 425, *p*). En outre, la membrane de ces cellules se subérifie promptement. La subérification porte d'abord sur les plissements et s'y maintient quelquefois localisée (racine de *Botrychium Lunaria*); mais le plus souvent elle s'étend ensuite à toute la membrane, qui prend l'aspect particulier, les reflets irisés et les réactions chimiques de la cutine.

Ainsi subérifiées, les parois de l'endoderme conservent souvent leur minceur primitive (presque toutes les Fougères, etc.); mais il n'est pas rare de les voir s'épaissir, parfois même très fortement (racine de beaucoup de Monocotylédones, tige de divers *Potamogeton*, rhizome des Cypéracées, racine de *Primula Auricula*, etc.); le cylindre central se trouve alors enveloppé d'un manchon très résistant. Il est assez rare que l'épaississement ait lieu également sur tout le pourtour de la cellule (racine de *Primula Auricula*, de beaucoup d'Orchidées épiphytes, tige de *Potamogeton pusillus*, etc.); ordinairement il est inégal, plus fort en dedans et sur les côtés qu'en dehors, en forme de fer à cheval sur la section transversale (racine d'*Asparagus*, *Smilax*, *Dracena*, Palmiers; tige de Cypéracées, *Potamogeton lucens*, *natans*, etc.). L'épaississement est marqué de couches concentriques et de ponctuations; il est plus ou moins dur, en général lignifié ou subérifié, rarement formé de cellulose pure (*Primula Auricula*). Une fois épaissies, les parois latérales ne laissent plus voir leurs ondulations primitives; mais les plissements reparaissent si l'on détruit avec l'acide sulfurique la masse surajoutée.

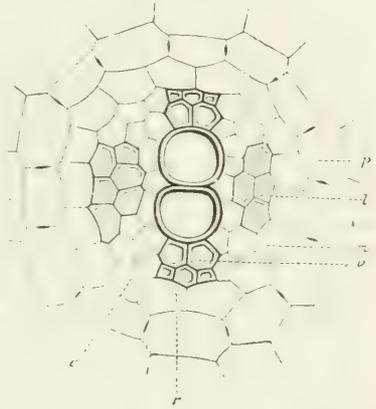


Fig. 425. — Section transversale d'une racine d'*Allium Cepa*, montrant la région centrale *r m l v c* entourée par l'endoderme *p*, muni de marques noires sur les cloisons radiales.

Les cellules de l'endoderme contiennent un protoplasma avec son noyau, son suc cellulaire et ses divers dérivés. On y trouve parfois des grains de chlorophylle (*Equisetum*), très fréquemment des grains d'amidon. L'amidon s'y accumule assez souvent en bien plus grande abondance que dans le reste du parenchyme, parfois même exclusivement, circonstance qui fait donner quelquefois à l'endoderme le nom d'*assise amyliifère*. Même quand elles sont fortement épaissies et scléreuses, elles peuvent contenir beaucoup d'amidon (racine de *Cladium Mariscus*, *Carex arenaria*, tige de *Potamogeton natans*, etc.)

§ 5

Le tissu sécréteur (1).

Le tissu *sécréteur* se compose de cellules vivantes dont la membrane demeure mince, ordinairement sans sculpture et sans transformation, parfois ponctuée et subérifiée, dans lesquelles se forment de bonne heure et s'accumulent diverses substances désormais sans emploi direct dans la plante, des produits d'élimination ou, comme on dit, de *sécrétion*. La nature de ces principes est, comme on sait, très diverse : acide oxalique, tannin, mucilage et gommés, huiles essentielles, résines, émulsions laiteuses de ces diverses substances, qu'on nomme *late.r.*, etc. La forme et la disposition relative des cellules qui les renferment est aussi très variée; elles sont tantôt isolées, simples ou rameuses, tantôt diversement associées en files, en réseaux, en couches, en massifs, etc. Ces deux caractères varient indépendamment l'un de l'autre; en d'autres termes, des cellules de même forme et de même disposition peuvent renfermer les substances les plus diverses, tandis que la même substance peut être sécrétée dans les cellules les plus différentes de forme et de disposition. Il en résulte deux manières de classer les nombreuses modifications du tissu sécréteur : par le contenu des cellules, ou par leur forme et leur disposition. Nous combinerons les deux modes, en basant les divisions principales sur la forme et la disposition des cellules, les divisions secondaires sur la nature du contenu, mais en remarquant aussi que toutes les catégories ainsi tracées se relient l'une à l'autre par d'insensibles transitions.

Tissu sécréteur formé de cellules solitaires. — L'épiderme et notamment les poils épidermiques offrent souvent des cellules sécrétrices isolées, remplies d'huile essentielle ou d'oléorésine. Telles sont, par exemple, les cellules renflées qui terminent les poils articulés des feuilles de *Primula sinensis*, *Pelargonium zonale*, *Pogostemon Patschouli* et autres Labiées, etc. Le produit sécrété filtre au sommet à travers la couche de cellulose en décollant et soulevant la cuticule; celle-ci se dilate de plus en plus en forme de vessie, et finalement se déchire pour laisser à nu la matière oléorésineuse.

À l'intérieur du parenchyme, on rencontre souvent, disséminées çà et là, des cellules sécrétrices de forme plus ou moins différente des autres, et qui renferment des produits divers. Tantôt c'est de l'oxalate de chaux, soit en cristaux isolés, solitaires s'ils sont grands, nombreux s'ils sont très petits, soit en macles sphériques (fig. 540, a); tantôt de la gomme, ou bien à la fois du mucilage et de l'oxalate de chaux comme dans les cellules à raphides (fig. 540, g); tantôt du tannin (Sureau); tantôt des résines ou des huiles essentielles (*Laurus Camphora*, etc.). Dans tous les cas, elles contiennent, outre leur produit propre, un corps protoplasmique en forme de revêtement pariétal et un ou plusieurs noyaux; elles sont donc bien vivantes.

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 95, 141, 191 et 210, 1877, avec indication des nombreux travaux antérieurs, notamment : Guettard (1745-1749), Schultz (1855), Meyer (1857), Anonyme (1846), Schacht (1856), Unger (1855, 1857), Trécul (nombreux mémoires publiés de 1857 à 1868), Hanstein (1859, 1864, 1868), Vogel (1865), Bippel (1865), Müller (1867), Ph. Van Tieghem (1866, 1872), Rauter (1871), David (1872), Martinet (1872), etc. — Je m'éloigne de M. de Bary en réunissant tous les éléments sécréteurs en un même tissu, et surtout en considérant le tissu sécréteur comme formé de cellules vivantes et non de cellules mortes. Voir aussi : Johow : *Untersuchungen über die Zellkerne*.... Thèse, Bonn, 1880, et Guignard : Bull. de la Soc. bot., XXVIII, 1881.

Les cellules tannifères du Sureau (*Sambucus nigra*, *Ebulus*) méritent une mention spéciale. Situées dans l'écorce de la tige et à la périphérie de la moelle, elles courent sans se ramifier dans toute l'étendue d'un entre-nœud et passent même d'un entre-nœud à l'autre en se terminant en pointe des deux côtés; elles mesurent ainsi jusqu'à 20 centimètres et plus de longueur sur 0^{mm},025 à 0^{mm},164 de largeur. Leur membrane molle s'épaissit avec l'âge et prend alors des couches concentriques et des punctuations simples. Leur contenu est d'abord incolore, trouble et finement granuleux; plus tard il devient homogène, gélatineux et se colore en rouge brun. Il est très riche en tannin. Les cellules tannifères de la moelle des *Polygonum* s'étendent aussi d'un nœud à l'autre et peuvent atteindre 12 centimètres de longueur. Les cellules fusiformes, longues de plusieurs millimètres, qui, dans beaucoup de Cynarées (*Cirsium*, *Carduus*, *Lappa*, etc.) et quelques *Vernonia*, contiennent un suc laiteux, qui, dans certains *Cinchona* et *Ladenbergia*, renferment un liquide à la fois tannifère et laiteux, doivent être rapprochées de celles des *Sambucus* et *Polygonum*.

Mais les plus remarquables assurément de ces cellules solitaires sont celles qui renferment le latex dans les Euphorbiacées, les Urticées, les Apocynées et les Asclépiadées (fig. 424). Ce sont de longues cellules, en petit nombre dans la plante, mais indéfiniment rameuses, qui, déjà présentes dans l'embryon, croissent avec les organes qui les contiennent et s'étendent sans discontinuité dans tout le corps du végétal, depuis l'extrémité des racines les plus profondes jusqu'à celle des feuilles les plus hautes. Dans le méristème terminal, elles parviennent jusqu'à une distance du sommet égale à 6 ou 8 cellules. A l'intérieur d'un grand Mûrier, par exemple, c'est par kilomètres que se mesure le développement total des branches d'une pareille cellule. La macération permet de les isoler sur de grandes longueurs (fig. 424, A) et de se convaincre qu'elles manquent à la fois de toute cloison interne et de toute anastomose entre les branches. Leur membrane, molle et brillante, est et demeure formée de cellulose pure, mais de cette variété de cellulose plus condensée, qui résiste à l'action de l'*Amylobacter*. Mince et sans stratification dans les jeunes branches, elle s'épaissit de plus en plus dans les gros troncs plus âgés, où elle présente à la fois des couches concentriques et des stries; même

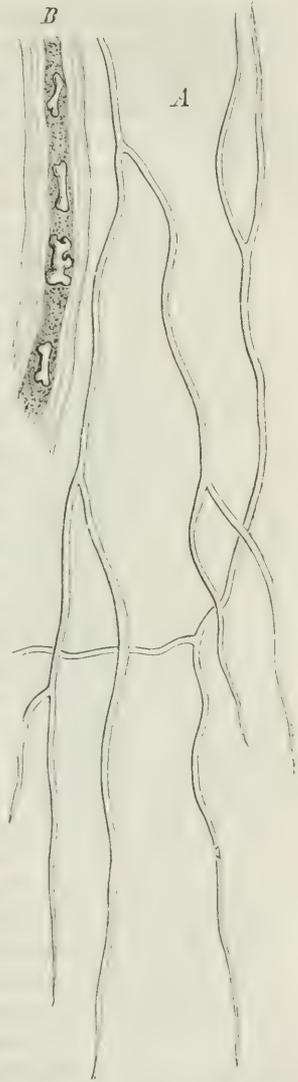


Fig. 424. — Cellules laticifères solitaires d'*Euphorbia splendens*. A, cellules isolées par la macération. B, une portion plus fortement grossie, montrant la forme des grains d'amidon (Sachs).

fortement épaissie, elle demeure dépourvue de sculpture. Leur corps protoplasmique renferme de nombreux noyaux régulièrement espacés et qui vont se multipliant par bipartition comme il a été dit et figuré à la page 547.

Leur suc cellulaire incolore tient en dissolution diverses substances solubles, notamment de la pepsine et des peptones, du sucre, du tannin, du malate de chaux; dans l'*Euphorbia Lathyris*, par exemple, ce sel est assez abondant en automne (12 pour 100) pour cristalliser aussitôt que le liquide est exposé à l'air. En outre, ce suc tient en suspension de nombreux petits globules également incolores et forme ainsi une émulsion d'un blanc de lait, qui a fait donner au contenu tout entier de la cellule le nom de *late.v.* Ces globules sont plus ou moins abondants, et par suite le latex plus ou moins opaque, suivant l'espèce, et dans une même espèce suivant l'âge. Il est assez clair dans les *Morus*, *Nerium*, *Stapelia*; il forme un lait épais dans les *Ficus* et *Asclepias*. Les globules sont tantôt extrêmement petits (*Euphorbia*, etc.); tantôt plus gros (Artocarpées, Morées); dans le *Ficus Carica*, ils ont en moyenne 0^{mm},005 et se montrent formés de couches concentriques. Toujours ils sont mous et s'agglutinent facilement en masses plus ou moins grandes dans le latex exposé à l'air. Cette agglutination paraît favorisée par la coagulation à l'air de quelque principe auparavant dissous dans le liquide. Les globules se composent essentiellement, parfois de résine comme dans les Euphorbes, plus souvent de caoutchouc comme chez diverses Euphorbiacées (*Hevea*, etc.), Urticées (*Ficus*, *Castilloa*, etc.), Apocynées (*Hancornia*, *Urceola*, *Landolphia*, *Vahca*) et Asclépiadées (*Calotropis gigantea*): toutes plantes qui fournissent le caoutchouc du commerce. Quelquefois on y trouve aussi des corps gras et de la cire, notamment dans le *Galactodendron*.

Outre ces globules, le latex des Euphorbes contient un grand nombre de grains d'amidon. Dans les espèces herbacées, ils ont la forme de bâtonnets cylindriques ou fusiformes, qui mesurent, dans l'*Euphorbia Lathyris*, par exemple, 0^{mm},055 de long sur 0^{mm},010 de large. Dans les espèces arborescentes des régions chaudes, ils sont aplatis, linéaires ou fusiformes s'ils sont vus de champ, étranglés au milieu et fortement renflés aux deux bouts en forme de sablier s'ils sont vus de face (fig. 424, B). Quelques autres Euphorbiacées renferment aussi de l'amidon dans leurs cellules laticifères; ils sont fusiformes dans l'*Eccavaria sebifera*, en bâtonnets dans le *Hura crepitans*.

Tissu sécréteur formé de files de cellules. — Les cellules sécrétrices sont parfois superposées, dans l'intérieur du parenchyme, en séries longitudinales qu'on peut suivre et isoler sur de grandes longueurs.

Il en est ainsi, par exemple, pour les cellules allongées qui forment à la fois de la gomme et des raphides dans les tiges et les feuilles d'un grand nombre de Monocotylédones, notamment de Commélynées, Amaryllidées, Palmiers (*Chamaedorea*, etc.), Liliacées (*Hyacinthus*, *Agapanthus*, etc.). Chacune d'elles renferme, outre son paquet de raphides et son mucilage, un sac protoplasmique avec un noyau. La membrane est mince, sans sculpture, parfois subérifiée (*Aloe*, *Mesembrianthemum*, *Hohenbergia*) et les cloisons transverses se montrent persistantes. Il est vrai que, sur les préparations, le contenu gommeux se gonflant sous l'influence de l'eau, ces cloisons se déchirent souvent; mais cette rupture est un phénomène anormal qui, dans ces mêmes

conditions, se produit aussi comme on sait aux extrémités des cellules à raphides isolées.

Ailleurs la file des cellules ne renferme, à côté du corps protoplasmique et du noyau, que de l'oxalate de chaux sans gomme. Ainsi chez beaucoup de Dicotylédones ligneuses, on trouve, dans la région externe de la tige, des séries longitudinales de nombreuses petites cellules cubiques ou à peine plus hautes que larges, contenant chacune un prisme isolé ou une mâcle sphérique.

Ailleurs encore, elle ne contient, outre le sac protoplasmique et le noyau, que de la gomme-résine ou de la résine, sans cristaux; la résine y forme souvent des globules qui rendent le liquide plus ou moins laiteux. Dans les *Allium* et *Triteleia*, ces files de cellules laticifères parcourent le parenchyme des feuilles et des écailles du bulbe, le plus souvent isolées, parfois accolées plusieurs ensemble (fig. 425). Quand elles cheminent côte à côte à une petite distance, elles se relient par de courtes branches d'anastomose transverse. La membrane est incolore, molle, lisse ou pourvue de petites punctuations isolées sur les faces latérales en contact avec les cellules du parenchyme; les faces transverses, au contraire, portent des punctuations rapprochées en un réseau dont les mailles demeurent toujours fermées; quand deux files se touchent, les faces longitudinales en contact offrent la même sculpture (fig. 425).

Dans les feuilles de la plupart des *Aloe*, on trouve, accolées à la face inférieure des nervures, des files de cellules analogues aux précédentes, mais à paroi mince et sans sculpture, contenant, outre le corps protoplasmique et le noyau, un liquide incolore (*Aloe plicatilis*, *arborescens*) ou plus ou moins coloré suivant l'espèce, la station et la saison, homogène ou tenant en suspension des gouttelettes résineuses. Il est probable que la gomme-résine officinale d'Aloès est sécrétée dans ces files de cellules.

Ce sont également des files de longues cellules à parois transverses persistantes, qui sécrètent dans l'Érable un suc ordinairement laiteux (*Acer platanoides*, etc.), parfois homogène et transparent (*Acer saccharinum*, etc.); qui produisent dans les Convolvulacées et les Sapotacées un latex résineux, souvent tannifère, ou même des masses homogènes de résine; qui renferment dans certaines Légumineuses un liquide parfois laiteux sans tannin (*Apios tuberosa*, *Mimosa prostrata*, etc.), le plus souvent tannifère sans être laiteux (*Phaseolus*, *Robinia*, etc.), quelquefois en même temps laiteux et tannifère (*Mimosa sensitiva*, etc.), ou bien encore privé à la fois de globules résineux et de tannin (*Mimosa pudica*, etc.); qui

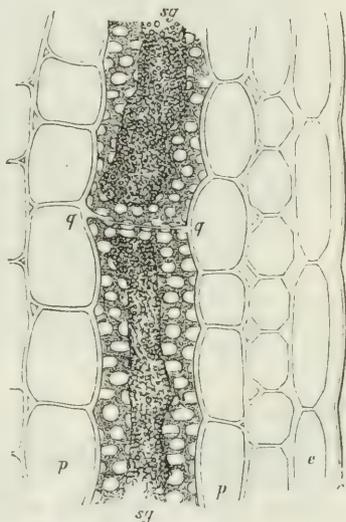


Fig. 425. — Section longitudinale d'une écaille du bulbe d'*Allium Cepa*: e, l'épiderme avec sa cuticule; p, parenchyme; sg, file de cellules laticifères, dont le contenu est coagulé par la potasse; q, q, cloison transversale, munie de punctuations: sur la face postérieure, où la file touche une autre file semblable, la membrane est couverte de punctuations analogues (Sachs).

contiennent enfin chez certaines Aroïdées, tantôt un latex sans tannin (*Dieffenbachia*), tantôt un latex tannifère incolore (*Richardia africana*, etc.) ou rougeâtre (*Homalomena rubescens*, certains *Philodendron*). Chez les Papavéracées, les cellules qui renferment le liquide rouge auquel la Sanguinaire doit son nom, ou le suc jaune rougeâtre des *Glaucium* et *Macleya*, sont tantôt superposées en files, tantôt isolées et disséminées au milieu du parenchyme; elles pourraient donc tout aussi bien être classées à côté des cellules tannifères du Sureau.

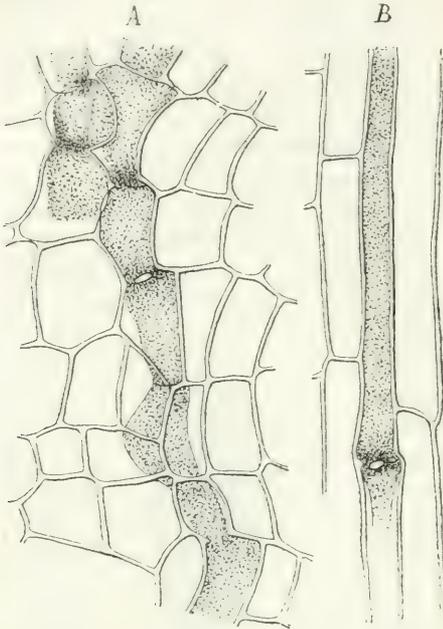


Fig. 426. — *Chelidonium majus*, cellules laticifères fusionnées en files simples. A, dans la racine. B, dans la tige; la cloison est percée de plusieurs trous (d'après de Bary).

Le latex incolore et tannifère des *Musa*, le latex jaune des *Chelidonium* sont également produits dans de simples files de cellules, mais ici l'on observe un phénomène particulier (fig. 426). Les cloisons transversales sont de bonne heure perforées, percées d'une ou de plusieurs ouvertures qui font communiquer directement les corps protoplasmiques et les sucs des diverses cellules superposées; le bord de la cloison persiste sous forme

d'un bourrelet annulaire; quand deux files se touchent, il se fait aussi des ouvertures dans les parois latérales. La file de cellules sécrétrices devient ainsi un symplaste sécréteur.

Tissu sécréteur formé d'un réseau de cellules. — Quand les files de cellules sécrétrices que nous venons de considérer, au lieu d'être indépendantes, sont unies latéralement à travers le parenchyme par des files transversales ou obliques de cellules semblables, il en résulte un réseau sécréteur à mailles plus ou moins larges. Il arrive quelquefois que, dans un pareil réseau, toutes les cloisons transversales persistent; on en voit un exemple dans les réseaux tannifères qui parcourent la moelle de la tige dans les Rosiers et certaines Ronces (*Rubus fruticosus*, *glandulosus*, etc.). Mais le plus souvent il y a fusion de toutes les cellules en un symplaste réticulé, par suite de la résorption de toutes les cloisons transversales, résorption plus précoce et plus complète que dans les *Musa* et *Chelidonium*, car toute trace des cloisons y disparaît (fig. 427). Après la fusion des corps protoplasmiques et des sucs cellulaires, les noyaux restent en place et l'on en compte autant que de cellules primitives.

Le réseau sécréteur prend souvent naissance par poussée latérale et anastomose ultérieure de files primitivement distinctes. Une fois fusionnées dans chaque file longitudinale, les cellules bourgeonnent latéralement et poussent des branches

qui s'insinuent en zigzag entre les cellules du parenchyme voisin. Une partie de ces branches sinucuses se terminent en cul-de-sac ; d'autres s'anastomosent au sommet soit avec des branches semblables issues de tubes voisins, soit directement avec ces tubes eux-mêmes. De là un réseau de plus en plus compliqué, hérissé de branches aveugles de longueur et de direction variées, qui s'étend dans toutes les parties du corps de la plante. Ce bourgeonnement actif, qui est l'effet d'une croissance latérale localisée, atteste la vitalité de ces cellules.

C'est dans un pareil réseau que se trouve renfermé le latex des Chicoracées, Campanulacées, Lobéliacées, Papavéracées (à l'exception du *Chelidonium*), Papayacées et de certaines Aroïdées (*Synгонium*, *Xanthosoma*, *Alocasia*, *Colocasia*, etc.). Le latex de ces réseaux a d'ailleurs toutes les propriétés générales de celui des cellules simples ; ordinairement résineux, il contient parfois du caoutchouc (*Lobelia Cautschuk*) ou du tannin (Chicoracées, Aroïdées). Celui des Pavots, dont l'extrait constitue l'opium, renferme plusieurs alcalis organiques, notamment la morphine et la codéine ; celui des Papayacées contient une sorte de pepsine très active, la *papaïne*, et des peptones.

Tissu sécréteur formé d'une assise de cellules. Canaux sécréteurs, poches sécrétrices — L'épiderme est quelquefois, en de certaines places,

constitué par des cellules qui sécrètent et expulsent au dehors, en soulevant la cuticule, un suc gommeux ou résineux, parfois sucré. Il en est ainsi par exemple dans divers bourgeons (*Rumex*, *Rheum*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Populus*, etc.), sur les jeunes pousses visqueuses du *Betula alba*, au-dessous des nœuds de la tige du *Lychnis Viscaria* et d'autres Silénées, en de certaines plages nettement circonscrites sur la face inférieure des feuilles des *Prunus Lauro-cerasus*, *Clerodendron fragrans*, etc. Quelquefois la région sécrétante est localisée sur des émergences, comme dans le Rosier et le *Robinia viscosa*, ou sur les dents des feuilles à l'extrémité des nervures (*Prunus*, *Salix*, *Viola*, etc.) (fig. 144, p. 561), ou sur des lobes perpendiculaires à la surface comme dans les *Drosera* (fig. 145,

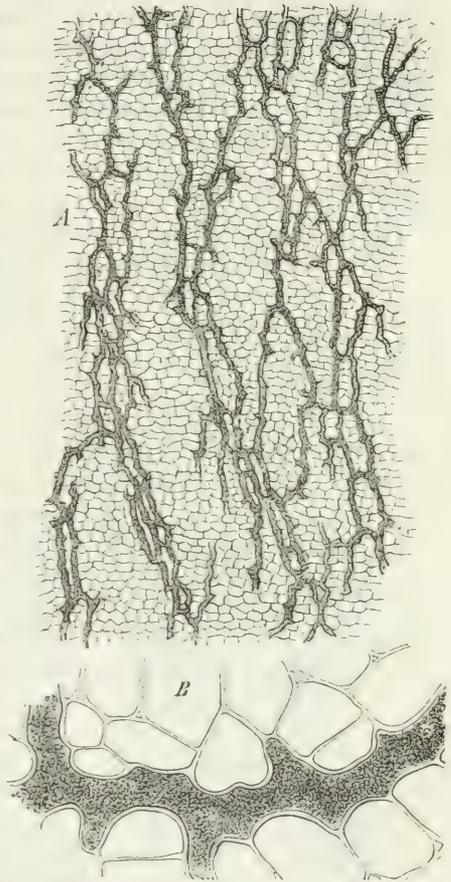


Fig. 427. — *Scorzonera hispanica*, cellules laticifères fusionnées en réseau. A, section longitudinale tangentielle à travers le liber de la racine. B, une branche plus fortement grossie, montrant la ramification par poussée latérale (Sachs).

p. 552). Quand la surface sécrétante n'est pas localisée, la forme de ses cellules ne diffère pas non plus des cellules ordinaires de l'épiderme (*Rumex*, *Betula*, etc.). Quand elle est circonscrite, au contraire, ses cellules sont plus petites et plus molles que les autres, en forme de prismes allongés perpendiculairement à la surface. Quelquefois chacune d'elles se divise en deux : l'inférieure ordinaire et inactive, la supérieure prismatique et sécrétrice (*Clerodendron*, *Passiflora*) ; il semble alors qu'on ait affaire à une masse de poils sécréteurs bicellulaires soudés côte à côte.

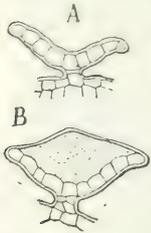


Fig. 428. — Poils en écusson du Houblon. Section transversale : A, avant ; B, après la sécrétion.

Ailleurs ce sont des poils épidermiques en écusson, dont la lame discoïde est composée de cellules sécrétrices. Le produit est souvent une huile essentielle ou une oléorésine (feuilles du *Thymus vulgaris* et autres Labiées, du *Ribes nigrum*, etc.; bractées des fleurs femelles du Houblon), qui s'accumule sur la face externe de l'écusson, entre la couche de cellulose et la cuticule fortement soulevée (fig. 428) ; c'est parfois un suc digestif, qui filtre à travers la cuticule comme dans le *Pinguicula* (fig. 147, p. 565).

Aux plages épidermiques localisées se rattache le tissu sécréteur des *Psoralea*, aux poils en écusson celui des *Rhododendron* ; mais avec cette circonstance remarquable, que les cellules épidermiques dans

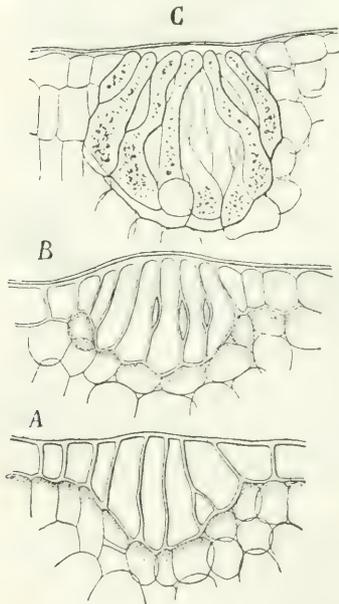


Fig. 429. — Section transversale de la feuille du *Psoralea hirta*. A, avant l'écartement des cellules sécrétrices de l'épiderme ; B, le liquide commence à s'épancher dans les interstices ; C, appareil sécréteur achevé, dont on a enlevé la résine par l'alcool (d'après de Bary).

le premier cas, les cellules de l'écusson dans le second, au lieu d'expulser le liquide au dehors, se dissocient en certains points et accumulent leurs produits de sécrétion dans les méats ainsi formés. Dans la feuille des *Psoralea* (fig. 429), un groupe de vingt à trente cellules épidermiques s'allongent beaucoup plus que les autres perpendiculairement à la surface et s'isolent latéralement l'une de l'autre dans leur région moyenne en restant accolées par leurs extrémités, en dehors contre la cuticule, en dedans contre l'assise sous-épidermique ; en même temps elles se courbent en divers sens. Elles sécrètent un liquide laiteux résinifère, aussitôt épanché dans les cavités qui les séparent. Dans les poils en écusson des *Rhododendron*, les cellules rayonnantes qui bordent le disque, au nombre de quarante à cinquante, sont en contact intime ; celles qui en occupent le milieu au contraire se rétrécissent dans leur région moyenne de manière à laisser entre elles des interstices en forme de boutonnière ; elles sécrètent en même temps une oléorésine qui s'épanche

dans leurs intervalles et demeure renfermée entre leurs extrémités en contact, en haut contre la cuticule, en bas contre le pied.

Ces deux exemples nous amènent au cas où les cellules sécrétrices forment une assise interne et déversent leurs produits à l'intérieur même du corps.

Un grand nombre de plantes, en effet, ont leur corps traversé par des espaces intercellulaires, bordés d'une assise de cellules sécrétrices qui y déversent leurs produits. Ces espaces sont ordinairement allongés en tubes, qui courent dans toute la longueur des organes en y formant un système continu; ce sont des *canaux sécréteurs* (fig. 450). Quelquefois il sont courts, fermés de toutes parts et

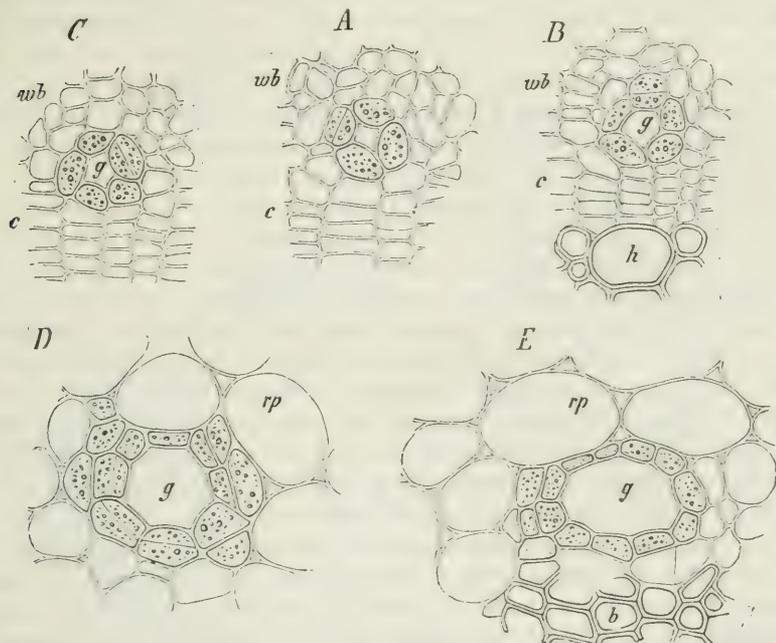


Fig. 450. — Canaux sécréteurs de la tige du Lierre (*Hedera Helix*), en coupe transversale. A, B, C, jeunes canaux *g*, situés dans le liber *wb*, en dehors du bois *h* et de l'assise génératrice *c*. D, E, canaux plus âgés, situés dans l'écorce *rp* (Sachs).

disséminés dans le parenchyme; ce sont alors des *poches sécrétrices*. Pour former un canal sécréteur, toutes les cellules d'une rangée verticale se divisent ordinairement en quatre par deux cloisons longitudinales en croix; les quatre cellules filles s'écartent l'une de l'autre au centre et laissent entre elles un méat quadrangulaire qui va grandissant (fig. 450. A). Elles se divisent assez souvent plus tard par des cloisons radiales et forment autour de la lacune élargie une ceinture de petites cellules de plus en plus nombreuses (fig. 450, D, E) (Conifères, *Rhus*, etc.). Elles peuvent même prendre des cloisons tangentiels, de manière à envelopper la lacune d'un certain nombre d'assises superposées (fig. 450, D) (Lierre, Pin, etc.). Dans le cas le plus simple, les cellules de la rangée initiale ne se divisent que par une seule cloison longitudinale, et le méat, de forme lenticulaire et simulant un stomate sur la section transversale, n'est bordé que par deux cellules (*Cussonia*).

Les cellules sécrétrices sont ordinairement beaucoup plus petites que celles

du parenchyme ambiant, rarement plus grandes (racines de Composées, branches de certains *Rhus*) ; leur face libre est légèrement convexe. Leur membrane est mince et sans sculpture, parfois colorée en jaune ou en brun, toujours subérifiée quand le produit sécrété est de l'huile essentielle ou de la résine. Elles renferment un corps protoplasmique avec un noyau, quelquefois des grains d'amidon, parfois aussi des grains de chlorophylle (tige de certaines Composées, feuille de *Ginkgo*). La substance qu'elles sécrètent est expulsée à mesure à travers la membrane de la face libre et va s'accumuler dans la cavité. La nature chimique en est très variable. C'est de la gomme dans certains Lycopodes (*L. inundatum*, etc.) et dans les Cycadées, de la résine dans les Conifères, de l'huile essentielle dans les Ombellifères, les Araliacées, beaucoup de Composées (Chrysanthémées, etc.), de l'oléorésine dans certaines Mousses (*Polytrichum*, etc.), dans les Anacardiées, les *Ailantus* et *Brucea*, les Pittosporées, les Alismacées, certaines Butomées et Aroïdées (*Philodendron*, etc.), du latex enfin chez diverses Clusiacées.

Les canaux sécréteurs sont parfois remplacés dans certaines parties de la plante par des poches sécrétrices de même origine et de même constitution ; il en est ainsi par exemple dans les petites feuilles de beaucoup de Conifères, dans les feuilles des *Tagetes* parmi les Composées, des *Mammea* parmi les Clusiacées. D'autres plantes, qui n'ont pas de canaux sécréteurs, possèdent des poches sécrétrices formées, comme les canaux, par dissociation de cellules primitivement en contact. Tels sont les *Lysimachia*, *Myrsine*, *Ardisia* et divers *Oxalis*, dont les feuilles renferment un grand nombre de ces petites poches arrondies, visibles à l'œil nu par transparence comme autant de petits points rouges ; les cellules sécrétrices y sont aplaties et contiennent des grains de chlorophylle ; elles rejettent dans la petite lacune centrale une résine épaisse et rouge.

Tissu sécréteur formé d'un massif de cellules. — L'épiderme porte souvent, on l'a vu, des poils massifs. Si toutes les cellules de ces poils sécrètent et expulsent leur produit à travers les parois des cellules périphériques, on obtient un massif sécréteur externe. Les bourgeons d'un grand nombre de plantes ont leurs diverses parties agglutinées par une substance gommeuse, ou par un mucilage mêlé de résine, qu'on a appelé *blastocolle*. Cette matière est produite par des poils massifs à court pédicelle qui se dilatent vers le haut en forme de ruban (*Rumex*), ou portent des cellules disposées en éventail sur une sorte de nervure médiane (*Cunonia*, *Coffea*), ou se renflent en têtes sphériques ou coniques (*Ribes sanguineum*, *Syringa vulgaris*). Ces poils sont portés tantôt par les écailles du bourgeon (*Æsculus*), tantôt par les stipules (*Viola*, *Prunus*), tantôt par les jeunes feuilles elles-mêmes (*Ribes*, *Syringa*). La matière sécrétée s'accumule dans l'épaisseur de la membrane entre la couche interne de cellulose et la cuticule : elle soulève la cuticule en forme de ballon, puis elle la crève pour s'épancher au dehors et recouvrir toutes les parties du bourgeon. On a vu plus haut que, tout autour de ces poils massifs l'épiderme lui-même pouvait participer à la sécrétion. Dans certains bourgeons, les poils manquent tout à fait et l'épiderme seul sécrète la blastocolle ; c'est de cette façon, par exemple, que se produit le baume verdâtre qui enduit les écailles du bourgeon et les jeunes feuilles des Peupliers.

Ailleurs les cellules de l'assise externe du poil massif ne sécrètent pas. La

matière produite par l'ensemble des cellules internes y demeure donc emprisonnée. Il en est ainsi par exemple (fig. 451) dans les poils massifs de la Fraxinelle (*Dictamnus Fraxinella*). Toutes les cellules intérieures du massif y produisent à la fois du mucilage et de l'huile essentielle. Puis, les cloisons se résorbent de dedans en dehors et le massif sécréteur est remplacé par une cavité, où tous les contenus se mélangent et qui est enveloppée par l'assise périphérique. Ici, bien qu'appartenant à un poil épidermique, le massif sécréteur se montre déjà intérieur et c'est une transition vers le cas suivant.

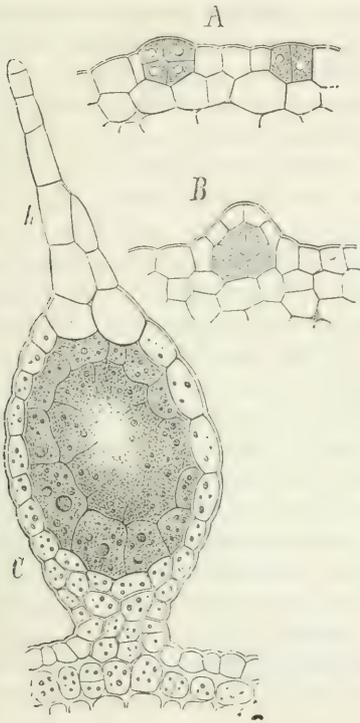


Fig. 451. — Poil massif sécréteur avec prolongement aminci, du *Dictamnus Fraxinella*. A et B, premiers états du développement. C, massif sécréteur achevé, avec cloisons centrales résorbées (d'après Rauter).

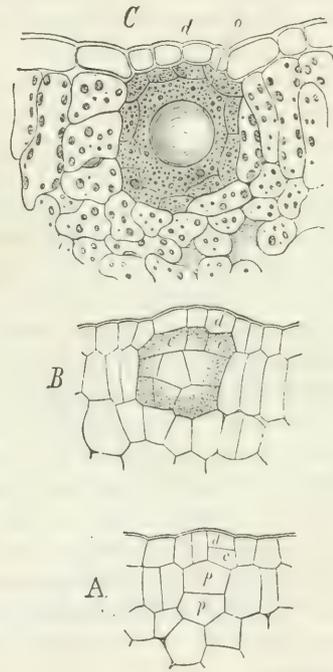


Fig. 452. — Massif sécréteur interne du *Dictamnus Fraxinella*. A et B, premiers états; C, massif achevé, après résorption des cloisons internes (d'après Rauter).

Chez un grand nombre de plantes, en effet, il se forme sous l'épiderme, ou plus ou moins profondément dans le parenchyme, des massifs de cellules sécrétrices, ordinairement arrondis (fig. 452), parfois allongés en cordons (Marattiacées). Dans le jeune âge, ces massifs sont toujours pleins; par la suite, les cloisons des cellules centrales se résorbent et il naît ainsi une lacune, remplie par le contenu des cellules détruites et bordée par les cellules périphériques du massif non encore résorbées. On pourrait croire, si l'on n'en avait suivi le développement, avoir affaire à quelqu'un de ces canaux sécréteurs, ou à quelqu'une de ces poches sécrétrices dont il a été question plus haut. Dans les Marattiacées, dans les *Opuntia*

et *Manillaria*, ces massifs sécréteurs internes à lacune centrale ont la forme de longs cordons et ressemblent aux canaux sécréteurs ; ils contiennent de la gomme ou un mucilage parfois laiteux. Partout ailleurs, ils forment des nodules dans le parenchyme des tiges et des feuilles ; avec leur lacune centrale arrondie, ils simulent les poches sécrétrices des *Myrsine*, *Ardisia*, etc. On les rencontre chez les Myrtacées, Aurantiacées, Rutacées, Diosmées, Zanthoxylées, Amyridées, chez les *Hypericum*, *Gossypium*, *Myoporum*, etc. Dans les feuilles vues par transparence, on les aperçoit comme autant de petits points clairs. Ils renferment toujours de l'huile essentielle.

Substitution et équivalence des diverses formes du tissu sécréteur. —

Les diverses formes du tissu sécréteur que nous venons de passer en revue peuvent se remplacer l'une l'autre, se substituer l'une à l'autre dans des plantes voisines, dans les divers membres d'une même plante et dans les diverses régions d'un même membre. Elles s'équivalent donc au point de vue physiologique.

Cette substitution peut s'opérer de trois manières : 1° Entre tissus de même forme et de contenu différent ; ainsi les canaux sécréteurs résineux des Conifères sont remplacés chez les Cycadées par des canaux sécréteurs gommifères ; les files cellulaires à raphides des *Allium* sont remplacées chez les *Aloe* par des files de cellules à résine, etc. 2° Entre tissus de forme différente ayant le même contenu ; ainsi l'oléorésine des Aroïdées est renfermée : tantôt dans des files de cellules, tantôt dans des réseaux anastomosés, tantôt dans des canaux sécréteurs, tantôt dans des poches sécrétrices. De même, les poils capités des Labiées sécrètent une oléorésine douée des mêmes caractères chimiques que les canaux sécréteurs des Umbellifères et des Composées. 3° Entre tissus différant à la fois par la forme et par le contenu ; ainsi, parmi les Composées, les unes contiennent une oléorésine dans des canaux sécréteurs (Chrysanthémées, etc.), d'autres un liquide résineux dans des files cellulaires (beaucoup de Cynarées), d'autres enfin du latex dans des réseaux (Chicoracées) ; de même, parmi les Papavéracées, les unes ont un liquide clair dans des cellules solitaires ou superposées en files (*Sanguinaria*, etc.), les autres du latex dans un réseau (*Papaver*, etc.).

Ces fréquentes substitutions autorisent à ne voir dans les nombreuses modifications du tissu sécréteur que les manifestations diverses d'un seul et même phénomène.

§ 6

Le sclérenchyme (1)

Les éléments constitutifs du sclérenchyme sont des cellules mortes. De bonne heure, ces cellules ont épaissi et lignifié fortement leur membrane : en même temps leur corps protoplasmique et leur noyau ont disparu, ne laissant comme produits de leur activité qu'un liquide clair avec de fins granules ou de petites masses brunâtres, quelquefois aussi de petits grains d'amidon qui ne paraissent pas réemployés plus tard (*Aristolochia Siphon*, etc.), ou des cristaux d'oxalate de

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 153, 1877, avec indication des travaux antérieurs.

chaux (*Chamaedorea elegans*). Ce liquide est toujours en partie remplacé par de l'air. Le rôle du sclérenchyme est donc essentiellement mécanique; il soutient les parties molles, à peu près comme le squelette des animaux vertébrés. Aussi est-ce surtout chez les végétaux de grande taille, notamment dans les arbres, qu'il est le plus développé.

Les éléments du sclérenchyme se rattachent à deux formes principales, entre lesquelles on trouve beaucoup d'intermédiaires: ils sont tantôt courts, tantôt longs.

Sclérenchyme à éléments courts. — Dans la forme courte on peut réunir les cellules isodiamétriques et celles qui, tout en s'allongeant un peu, ne se terminent pas en pointe. Tels sont, par exemple, les éléments isodiamétriques de consistance pierreuse qui forment de petits amas dans la chair des poires. Leur membrane très épaisse, fortement lignifiée et très dure, est découpée en couches concentriques et traversée par un grand nombre de canalicules rameux (fig. 565, B, p. 559). Leur cavité rétrécie renferme un liquide clair, quelquefois une masse amorphe et rougeâtre. Ces « cellules pierreuses » sont très répandues chez les Dicotylédones dans les parties molles et charnues, parfois isolées au sein du parenchyme, le plus souvent rassemblées en groupes arrondis ou en réseaux (racines tuberculeuses des *Dahlia*, *Pæonia*, etc., rhizome du *Dentaria pennata*, moelle des *Hoja carnosu*, *Medinilla*, etc., écorce des arbres dicotylédones, corps charnu des *Helosis*, *Lophophytum*, *Langsdorffia*, etc.). Les plantes dites grasses, comme les Crassulacées, les Cactées, etc., en sont toutefois dépourvues. L'écorce du Quinquina renferme des cellules pierreuses courtes et pointues, celle du Sapin, du Méléze, etc., des cellules pierreuses courtes et rameuses avec branches pointues, qui font transition vers la forme longue. Ces éléments sont rares chez les Monocotylédones; ils forment, dans la tige des Palmiers, une couche continue sous l'épiderme, et dans la racine de certaines Aroïdées (*Torneia*, *Monstera*, etc.), une zone scléreuse en dehors de l'endoderme. Les Cryptogames n'en possèdent pas de cette sorte.

À la forme courte se rattachent encore les lames d'éléments scléreux qui recouvrent la face externe des faisceaux de sclérenchyme long dans certains *Trichomanes*, quelques Cyathacées, certaines Orchidées (*Pholidota*, *Stanhopea*, etc.), certains Palmiers (*Chamaerops*, *Phoenix*, *Caryota*, etc.), les *Maranta compressa* et *Arundinaria spathiflora*. Ces cellules sont petites, aplaties en forme de tables rectangulaires; leur membrane, fortement épaissie et lignifiée surtout sur la face interne (*Trichomanes*), porte sur cette face, dans les Palmiers et les Orchidées, une saillie qui englobe une masse de silice, phénomène déjà signalé (p. 527).

Sclérenchyme à éléments longs: fibres. — Les cellules de sclérenchyme fortement allongées et terminées en pointe aux deux bouts sont les principaux éléments du tissu de soutien, notamment chez les Phanérogames. On les nomme souvent *fibres*. Elles sont parfois isolées ou superposées en files au milieu d'un tissu différent; le plus souvent on trouve ces files de fibres intimement unies latéralement en plus ou moins grand nombre, sous forme de cordons, qu'on nomme *faisceaux fibreux*, ou de *couches fibreuses* plus ou moins épaisses.

La forme des fibres est assez variable. Leur section est polygonale quand elles sont unies en faisceaux ou en couches (fig. 566, p. 561), arrondie quand elles sont isolées dans un parenchyme mou et lacuneux, comme dans beaucoup de

feuilles coriaces. Elles sont ordinairement simples, fusiformes, parfois étirées en pointe d'une finesse extrême. Dans le liber des Apocynées et des Asclépiadées (*Xerium*, *Finca*, *Asclepias*, etc.), elles présentent des étranglements et des renflements alternatifs. Quand elles s'allongent dans un parenchyme lacuneux, elles se ramifient, au contraire, de diverses manières. Si le parenchyme est creusé de canaux aérifères, leurs branches s'y étendent librement en forme de poils internes sur lesquels nous aurons à revenir plus loin (Nymphéacées, Monstérinées, etc.). S'il est simplement spongieux, comme dans beaucoup de feuilles coriaces (fig. 455), les fibres rameuses, souvent étoilées, glissent leurs branches rayon-

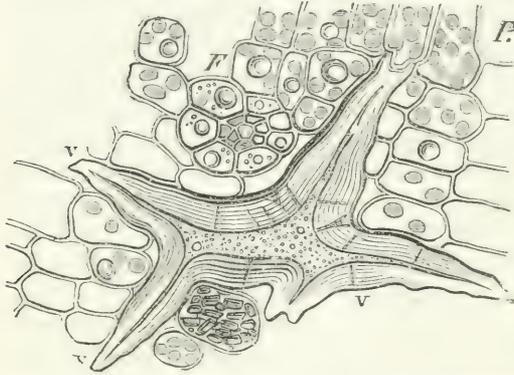


Fig. 455. — Portion d'une coupe transversale de la feuille du *Camellia japonica*. v, une fibre rameuse à paroi épaisse glisse ses branches entre les cellules du parenchyme p, qui contiennent des grains de chlorophylle et des gouttes d'huile (Sachs).

nantes dans ses méats, de manière à le soutenir (*Iakea*, *Olea*, *Camellia*, *Statice*, *Fagraea*, Monstérinées, diverses Conifères : *Araucaria*, *Sciadopitys*, etc.); dans le *Gnetum*, ces fibres de soutien sont colossales et forment au moins la moitié de la substance de la feuille.

Courtes et larges quand elles sont rameuses, les fibres atteignent souvent une longueur considérable quand elles sont simples; elles mesurent jusqu'à 2^{mm},6 dans le Tilleul, 4^{mm} dans le *Corchorus* (fibres

de jute), 5^{mm},6 dans le *Phormium*, 10^{mm} et plus dans le Chanvre, 26^{mm} dans le Chèvrefeuille et l'*Asclepias Cornuti*, 40^{mm} dans le Lin, 77^{mm} dans l'Ortie, enfin 220^{mm} dans le *Bolmeria nivea*.

La membrane des fibres de sclérenchyme est fortement épaissie, parfois jusqu'à oblitérer la cavité, d'ordinaire également dans toute la longueur, parfois alternativement plus ou moins suivant la hauteur (*Corchorus*, *Abelmoschus*, *Sida*, etc.). L'épaississement centripète est quelquefois homogène (fig. 557, p. 556), comme dans la plupart des fibres employées dans l'industrie; souvent il est muni de ponctuations étroites, presque toujours étirées en fentes suivant la longueur ou suivant des lignes spirales (fig. 566, p. 561), parfois arrondies (écorce de *Cinchona*, feuille de *Camellia*). Les couches concentriques y forment d'ordinaire trois systèmes différenciés: une couche externe moyenne, une couche interne, et une couche moyenne ordinairement plus épaisse et plus molle que les deux autres. On connaît les cristaux d'oxalate de chaux qui se déposent dans la couche externe des fibres simples ou rameuses, chez de nombreuses Conifères et chez le *Welwitschia* (fig. 580, p. 577).

Ainsi épaissie, la membrane des fibres est ordinairement lignifiée, mais à des degrés divers. Dans le liber du Lin, du Chanvre, de l'*Hibiscus cannabinus*, par exemple, la lignification est presque nulle, car la membrane bleuit par le chloroiodure de zinc et ne se colore presque pas en jaune par le sulfate d'aniline. Les

fibres sont fortement lignifiées, au contraire, dans le liber des *Corchorus*, *Sida*, *Urena*, etc. Chez les Fougères et les Rhizocarpées, elles se colorent en brun noirâtre en se lignifiant. Dans le liber de divers arbres dicotylédones (Cytise, Robnier, Mûrier, Figuier, Orme, Chêne, etc.), la couche interne, qui bleuit par le chloro-iodure de zinc, est souvent comme cartilagineuse et se gonfle dans l'eau.

Le plus souvent la cavité de la fibre est continue d'un bout à l'autre; il n'est pas rare cependant de la voir subdivisée en un certain nombre de compartiments par de minces cloisons transverses, phénomène que l'on a observé déjà dans le collenchyme à cellules longues (racine de *Chamædorea*, tige de Marronnier, Vigne, Platane, *Aristolochia Siphon*, etc.).

§ 7

Le tissu criblé(1).

Ainsi nommé parce que les cellules qui le constituent sont munies, tout au moins sur leurs faces transverses, de ces ponctuations composées et perforées comme des cribles dont il a été question à la page 561 (fig. 567, 568 et 569), le *tissu criblé* se rencontre dans toutes les plantes vasculaires, mais c'est surtout chez les Angiospermes qu'il a été jusqu'ici le mieux étudié. Il est l'élément fondamental de ce qu'on appelle, comme on le verra plus tard, le *liber* de ces plantes.

Forme et disposition des cellules criblées. — Allongées en cylindre ou en prisme, les cellules criblées sont toujours superposées en files longitudinales. Ces files sont souvent isolées au sein d'un tissu différent; leurs faces latérales sont alors sans sculpture ou ne portent que des ponctuations simples; elles forment autant de *tubes criblés* indépendants, qui courent sans discontinuité dans toute la longueur des membres. Cà et là, à la partie supérieure d'une cellule s'en ajustent deux autres qui divergent, et le tube criblé se ramifie (fig. 454, B). Dans leur course parallèle, les tubes sont parfois

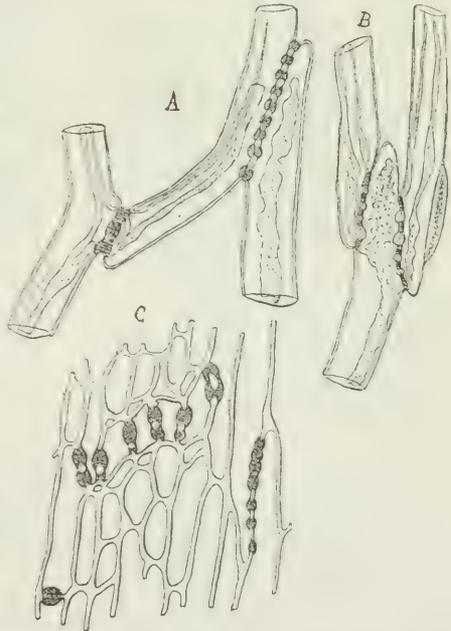


Fig. 454. — *Vitis vinifera*. A, anastomose transverse de deux tubes criblés, isolée par la macération; les cribles sont à l'état hibernant. B, ramification d'un tube criblé, isolée par la macération; à droite, une cellule annexe. C, coupe tangentielle à travers un rayon médullaire, montrant l'anastomose transverse des tubes criblés; les cribles calleux sont à l'état hibernant (d'après Wilhelm).

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 181, 1877, avec l'indication des travaux antérieurs, depuis Hartig (1857) et Mohl (1855). — Wilhelm : *Beiträge zur Kenntniss der Siebröhrenapparats*,

reliés par des rangées transversales ou obliques de cellules criblées, qui s'ajustent sur leurs flancs par un crible à chaque bout, de manière à former un réseau criblé (fig. 454, A et C). Enfin il arrive assez souvent que ces tubes sont accolés dans toute leur longueur en plus ou moins grand nombre, en forme d'assise, de couche ou de faisceau; dans ce cas, les faces latérales en contact sont munies de cribles tout aussi bien que les faces transverses et les rapports sont les mêmes entre les diverses files qu'entre les diverses cellules d'une même file; l'individualité des tubes disparaît et l'on a une *assise criblée*, une *couche criblée* ou un *faisceau criblé*.

Toujours allongées, les cellules criblées atteignent parfois une grande longueur: 0^{mm},5 à 0^{mm},4 dans la Courge, 0^{mm},6 dans la Vigne, 1^{mm},5 dans certains *Bignonia* et jusqu'à 2^{mm} dans la racine du *Philodendron Imbe*. Le diamètre des plus larges ne dépasse pas en moyenne 0^{mm},02 à 0^{mm},08 (*Calamus*, *Phytocrene*,

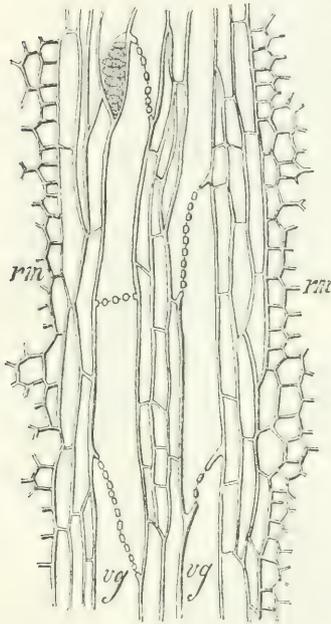


Fig. 455. — *Vitis vinifera*, section longitudinale tangentielle à travers le liber de la tige; *vg.* tubes criblés, à cloisons obliques portant une série de cribles échelonnés; en haut, l'une des cloisons est vue de face; *rm*, rayons médullaires (d'après de Bary).



Fig. 456. — *Calamus Rotang*. extrémité d'une cellule criblée, isolée par la macération (d'après de Bary).

Bignonia, *Cucurbita*, etc.); il y en a d'excessivement étroits, comme dans la plupart des plantes laiteuses (*Asclépiadées*, etc.) ou grasses (*Crassulacées*, etc.).

La membrane des cellules criblées est molle, incolore et, à part les cribles, demeure toujours à l'état de cellulose pure. Tantôt les cloisons transverses sont horizontales (Cucurbitacées, etc.), planes ou légèrement concaves vers le bas; elles sont alors sensiblement plus larges

que le milieu des articles et le tube est renflé aux nœuds. Tantôt au contraire elles sont plus ou moins fortement obliques (*Vigne*, etc.). Dans le premier cas, elles sont occupées tout entières par un seul large crible (fig. 567, p. 562); dans le second, elles portent plusieurs cribles disposés ordinairement en une série le long du grand axe de l'ellipse (fig. 455) et séparés par d'étroites bandes de membrane ordinaire (*Calamus*, *Philodendron*, liber secondaire de la plupart des arbres dicotylédons: *Bignonia*, *Tilia*, *Vitis*, *Juglans*, *Betula*, *Populus*, etc.);

Leipzig, 1880. — Russow: *Verbreitung der Callusplatten bei den Gefässpflanzen* (Sitzungsberichte der Naturf. Gesellschaft zu Dorpat, 1881). — Janczewski: *Études comparées sur les tubes cribreux* (Mémoires de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg, XXIII, 1882).

quelquefois ils sont très inégaux et irrégulièrement distribués (fig. 456). Quand la cloison est horizontale, les cribles manquent assez souvent sur les faces latérales en contact avec des cellules semblables, ou bien ils y sont disposés sans ordre et très petits; dans la tige du *Ficus elastica* et du *Fagus sylvatica* cependant, ils sont échelonnés en grand nombre sur les faces interne et externe. Quand la cloison est oblique, la série scalariforme des cribles transversaux se continue sur les faces longitudinales et surtout sur les faces radiales, en y décroissant de largeur et en s'y espaçant davantage.

Structure des cribles. — Qu'ils appartiennent aux faces terminales ou aux faces latérales, les cribles ont la même structure. Tout d'abord, les bandelettes du réseau ont une épaisseur un peu plus faible que celle du fond de la membrane; les pores qu'elles circonscrivent sont quelquefois assez larges et mesurent jusqu'à $0^{\text{mm}},005$ (*Cucurbita*, etc.); la plupart ne dépassent pas $0^{\text{mm}},002$; souvent ils sont beaucoup plus étroits et à peine visibles. Par les progrès de l'âge, les bandelettes s'épaississent, à la fois vers l'intérieur de la cellule en prenant une hauteur au moins trois fois plus grande avec un contour convexe, et latéralement en rétrécissant de plus en plus les pores, qui se réduisent à l'état de fins canalicules dilatés en entonnoir aux deux extrémités. Tantôt les cribles demeurent dans cet état à toute époque de l'année (*Rosa*, *Tilia*, *Fagus*, *Aristolochia Siph*). Tantôt au contraire le gonflement continue et finalement, à l'automne, les pores se trouvent de la sorte complètement oblitérés (fig. 457, C), (*Tecoma*, *Vitis*, *Phragmites*, *Typha*); au printemps suivant, les bandelettes se contractent et les pores se rouvrent.

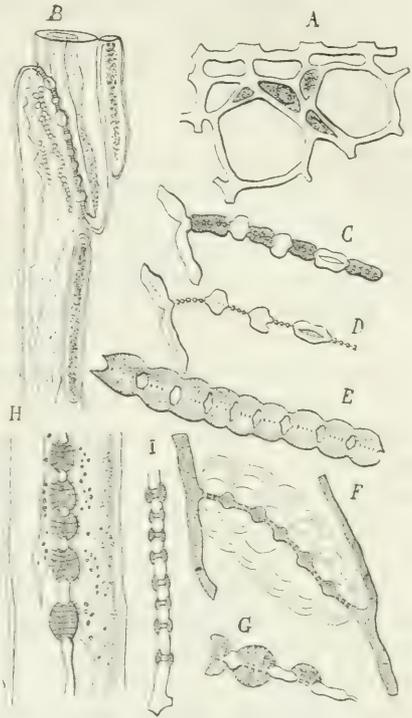


Fig. 457. — *Vitis vinifera*. A, deux tubes criblés, avec leurs cellules annexes contenant un protoplasma granuleux, en section transversale. B, un tube criblé avec ses cellules annexes, isolé par la macération. C, section d'une cloison transverse en hiver; les cribles ont leurs pores bouchés par la plaque calleuse teintée de gris. D, la même, traitée par la potasse; le cal est dissous et le crible de cellulose dénudé. E, la même, traitée par le liquide cupro-ammoniacal; la cellulose est dissoute à l'intérieur de la plaque calleuse confluyente. F, une plaque calleuse confluyente en hiver, traitée par le chloro-iodure de zinc; la cellulose est colorée en bleu; le cal demeure incolore et se gonfle. G, portion d'une cloison transverse, après rouverture des pores au printemps. H et I, sections tangentielles à travers deux tubes criblés en contact; la paroi radiale mitoyenne est munie de cribles avec épaississements calleux, fermés en I l'hiver, venant de se rouvrir en H au printemps (d'après Wilhelm).

La portion ainsi épaissie du crible, ce qu'on a appelé le *cal*, qui recouvre de chaque côté les bandelettes et qui tapisse les canalicules, n'est pas de la cellulose, mais une substance différente qui ressemble à la cellulose gélifiée. Elle possède, en effet, le reflet bleuâtre caractéristique des membranes gélifiées, ne

se colore ni par l'iode, ni par le chloro-iodure de zinc, et ne se dissout pas dans le liquide cupro-ammoniacal ; la solution d'iode dans l'iodure de potassium la colore en jaune et, si l'on vient alors à ajouter le chloro-iodure de zinc, la teinte passe au rouge brun. Elle fixe le bleu d'aniline, que la cellulose ne fixe pas, et aussi le brun d'aniline, que la cellulose ne retient que faiblement ; elle se colore par l'acide rosolique additionné d'un peu d'ammoniaque ou de carbonate de soude. Ces divers réactifs colorants, notamment le premier et le dernier, permettent de la reconnaître facilement. L'acide sulfurique, la potasse, l'acide nitrique avec le chlorate de potasse, gonflent le cal et finalement le dissolvent. A l'aide de ces réactifs, on peut donc débarrasser le crible primitif de cellulose de son épaissement calleux (fig. 457, *D*), comme avec le liquide cupro-ammoniacal on peut isoler le squelette calleux du crible (*E*). Les bandes de membrane qui séparent les cribles échelonnés sur les cloisons transverses obliques se gélifient et s'épaississent aussi à leur surface, de manière à unir toutes les plaques calleuses en une seule, étendue sur toute la cloison (fig. 457, *E*, *F*).

Une fois bouchés par le gonflement du cal en automne, les cribles demeurent tout l'hiver à l'état de plaques fermées. Au printemps suivant, le cal se contracte dans chaque canalicule, les pores se rouvrent et le crible reprend son aspect primitif. On peut amener artificiellement ce résultat en hiver ; il suffit de faire végéter la plante, une branche de Vigne par exemple, pendant une huitaine de jours dans une chambre chauffée ou dans une serre.

Dans les cellules criblées âgées, qui ont cessé de fonctionner comme telles, les cribles se ferment encore en automne, mais au printemps suivant l'épaississement calleux se dissout et disparaît complètement, laissant le crible réduit à son délicat réseau de cellulose et désormais ouvert pour toujours. La matière calleuse paraît être réemployée et jouer le rôle d'une réserve nutritive. La durée de la vie active des tubes criblés est d'ailleurs très variable selon la plante. Chez les Monocotylédones elle est illimitée ; chez les Dicotylédones elle dure tantôt quelques mois seulement, tantôt plusieurs années.

Contenu des cellules criblées.—A l'intérieur de la membrane ainsi constituée, et étroitement appliquée contre elle, se trouve une couche mince, presque homogène, de consistance gélatineuse, formée par une substance albuminoïde analogue au protoplasma, mais dépourvue de noyau. Elle entoure un liquide clair, alcalin (*Cucurbita*, etc.), qui occupe la région centrale de la cavité. A l'une, rarement aux deux extrémités de la cellule, la couche pariétale renferme une masse de gelée jaunâtre, dense et brillante, que l'iode colore en jaune et qui est de nature azotée. Elle est étroitement appliquée contre le crible, sous forme de lame mince ou de bouchon plus ou moins saillant. Dans la Courge, c'est le plus souvent en haut de la cellule, à la face inférieure de chaque crible par conséquent, que cette gelée s'accumule. En outre, on trouve fréquemment de l'amidon en très petits grains dans la couche pariétale, surtout vers les extrémités ; la gelée n'en renferme jamais ; cet amidon manque chez les Cucurbitacées.

A travers les pores des cribles, la substance de la couche pariétale, entraînant avec elle la gelée, mais non les grains d'amidon, s'étend sans discontinuité d'une cellule à l'autre, sous forme de filaments délicats ; en les colorant en jaune par l'iode, ou en rouge par la fuchsine, on obtient une sorte d'injection naturelle du

crible. L'emploi de la dissolution alcoolique d'iode a d'ailleurs d'autres avantages; la couche pariétale contractée s'écarte de la membrane partout où elle manque de cribles, tandis qu'elle demeure engagée dans les cribles; de plus l'amas terminal de gelée, fortement jauni par l'iode, se distingue mieux ainsi du cal auquel il est superposé et qui ne se colore pas. Une fois les cribles réduits par la dissolution du cal à leur squelette de cellulose, les cellules criblées ne renferment plus qu'un liquide hyalin.

Tubes criblés des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires. —

Dans les Gymnospermes, les tubes criblés ont la forme de prismes quadrangulaires et portent, à la fois sur leurs faces longitudinales radiales et sur leurs cloisons transverses obliques, des punctuations criblées échelonnées en une ou deux séries; les faces longitudinales tangentielles en sont dépourvues. Elles sont parfois rapprochées en groupes arrondis, formant comme des cribles composés (*Ginkgo*, *Gnetum*, *Ephedra*, *Cycas*). Les cribles sont calleux dans le jeune âge, avant l'ouverture des pores; mais bientôt la substance calleuse se dissout sans laisser de trace, et dans les tubes adultes le réseau de cellulose est mis à nu. Le contenu des cellules criblées est un liquide clair; on n'y a trouvé ni couche albuminoïde pariétale, ni amas de gelée, ni grains d'amidon.

Chez les Cryptogames vasculaires, où leur existence n'est pas moins générale que chez les Phanérogames, les tubes criblés conservent à tout âge leurs pores fermés; les punctuations y sont simplement grillagées, non criblées. Ils renferment un liquide clair dans une mince couche pariétale jaunissant par l'iode; celle-ci contient, surtout vers les extrémités, un grand nombre de globules brillants qui ne sont pas de l'amidon, mais ressemblent à la gelée des Angiospermes. Dans le *Pteris aquilina*, les punctuations sont calleuses, c'est-à-dire formées d'un crible de cellulose, dont toutes les ouvertures sont bouchées par la substance calleuse. Celle-ci paraît faire défaut chez d'autres Fougères (*Polypodium*, *Aspidium*, *Osmunda*, *Dicksonia*), chez les Ophioglosses, les Prêles, les Lycopodiacées et les Rhizocarpees.

Formation du tissu criblé. — La jeune cellule allongée du méristème qui doit devenir une cellule criblée commence par s'élargir; puis, par une cloison oblique qui tronque une de ses arêtes, elle détache vers l'une de ses extrémités une petite cellule fusiforme. Pareille troncature se répétant plusieurs fois à diverses hauteurs pendant sa différenciation, la cellule criblée se trouve plus tard accompagnée par un certain nombre de petites cellules accessoires étroitement attachées à ses flancs (fig. 457, A, B). Elles se distinguent par un contenu fortement granuleux avec un noyau, par une membrane épaissie et ponctuée: elles demeurent entières (Vigne), ou bien se cloisonnent à leur tour plus tard (Cucurbitacées); on peut les nommer *cellules ameres* du tissu criblé. Les Gymnospermes en sont dépourvues; les cellules criblées y procèdent directement des éléments du méristème.

Ces troncatures faites, les punctuations composées apparaissent sur les faces terminales de la grande cellule. En certaines places, qui sont les pores futurs, la membrane se transforme et devient calleuse, tandis que dans les intervalles, qui sont les bandes du réseau, elle demeure à l'état de cellulose. En même temps, le revêtement pariétal de protoplasma granuleux, pourvu d'un noyau fusiforme,

change d'aspect; en certains points il devient plus dense, plus réfringent, homogène, et forme des sortes de gouttelettes jaunâtres; puis ces gouttelettes se réunissent et se rassemblent peu à peu en masses plus ou moins volumineuses vers les extrémités de la cellule, pour former cette gelée dont il a été question plus haut. Pendant que s'opère cette séparation de gouttelettes, le noyau a disparu et il s'est formé dans le revêtement pariétal modifié, non dans la gelée qui en provient, un grand nombre de petits grains d'amidon qui y demeurent nichés et qui sont surtout condensés vers les extrémités. A ce moment, où la cellule a perdu ses caractères de vie propre, les punctuations, déjà calleuses, sont encore closes. Mais bientôt la gelée accumulée au-dessus et au-dessous de la cloison transverse pousse de chaque côté, en face du centre de chaque maille du réseau, un prolongement revêtu par la couche pariétale, qui perce la plage calleuse, et s'unit à son congénère en un filet continu; le crible est formé. Plus tard la gélification s'étend, des parois des canalicules, où elle est d'abord localisée, sur toute la surface des bandes réticulées, ce qui produit un cal continu englobant le réseau de cellulose. Ce cal va s'épaississant ensuite, en gonflant le réseau et en rétrécissant les pores, qu'il finit par boucher, comme on l'a vu, pour amener l'état hibernant du crible.

Rôle du tissu criblé. — Ainsi constitué, le tissu criblé semble avoir pour rôle de transporter dans toutes les régions du corps les substances plastiques et notamment, chez les Phanérogames, les matières insolubles. Quelles sont ces substances? L'amidon, dont ces tubes sont d'ordinaire abondamment pourvus, prend-il part au transport? C'est ce qu'il est encore impossible de préciser. Toujours est-il que les tubes criblés sont un tissu essentiellement conducteur.

§ 8

Le tissu vasculaire (1).

Caractères généraux du tissu vasculaire. Vaisseaux. — Le tissu vasculaire se compose de cellules à membrane lignifiée, munie sur sa face interne des diverses sculptures en relief ou en creux étudiées plus haut (p. 555 et suiv., fig. 561, 562, 564 et 565) : anneaux, spires, réseaux, punctuations simples ou aréolées. Le protoplasma et le noyau y ont de bonne heure disparu, pour faire place à un liquide clair parfois interrompu par des bulles d'air. C'est donc un tissu de cellules mortes. Il existe chez toutes les plantes à racines, qu'il sert à caractériser comme plantes *vasculaires*; il y constitue l'élément fondamental de ce qu'on appelle, comme on le verra plus tard, le *bois*.

Ordinairement allongées en forme de cylindre ou de prisme, les cellules vasculaires sont toujours superposées en files qui courent dans toute la longueur du corps; chacune de ces files longitudinales est un *vaisseau*. Ça et là sur l'extrémité d'une cellule s'en ajustent deux autres qui divergent et le vaisseau se

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 161, 1877, avec l'indication des travaux antérieurs depuis Malpighi (1675) et Grew (1672), notamment Mohl (1845), Trécul (1854), Schacht (1860), Bippel (1860), Caspary (1862), Sanio (1865). — Mikosch : *Sitzungsber. der Wiener Akad.* juin 1881. — Russow : *Sitzungsber. der Naturf.-Gesellsch. zu Dorpat*, septembre 1881.

ramifie. Les vaisseaux sont tantôt isolés au sein d'un tissu différent, tantôt accolés en assise, en couche, en faisceau. Suivant la forme de la sculpture qu'elles portent sur leurs faces latérales, les cellules vasculaires et par extension les vaisseaux eux-mêmes sont dits spiralés, annelés, réticulés, scalariformes, ponctués. Mais il ne faut pas oublier que si la sculpture peut conserver sa forme sur un plus ou moins grand nombre de cellules successives le long d'un vaisseau, elle peut aussi se modifier le long de la même cellule, bien mieux elle peut n'être pas la même à un niveau donné sur les diverses faces d'une cellule (voir p. 562). Les diverses formes de sculpture, qui se correspondent toujours sur les éléments en contact, sont trop connues pour qu'il soit nécessaire d'y revenir ici; elles passent, comme on sait, l'une à l'autre par d'insensibles transitions.

La membrane qui, dans la sculpture en relief: annelée, spiralée, réticulée, scalariforme, relie entre elles les bandes d'épaississement, comme celle qui, dans la sculpture en creux, tapisse le fond des ponctuations, quoique très mince, se montre persistante sur les faces latérales. Il n'en est pas toujours de même sur les faces terminales par où les diverses cellules s'ajustent entre elles et, sous ce rapport, on est conduit à distinguer deux sortes de vaisseaux.

Deux sortes de vaisseaux: fermés et ouverts. — Dans les uns, la membrane persiste sur les faces terminales comme sur les faces latérales, de façon que les cellules vasculaires demeurent closes; le vaisseau est *discontinu* ou *fermé*. Dans les autres, la membrane se résorbe de bonne heure sur les faces terminales, de manière à mettre en communication directe tous les articles du vaisseau, qui devient un tube continu; le vaisseau est *continu* ou *ouvert*. Ouverts ou fermés, les vaisseaux peuvent offrir sur leurs faces latérales tous les genres de sculpture; ils ne diffèrent que par la permanence des cloisons transverses dans les seconds, et leur prompt destruction dans les premiers; aussi ces deux formes sont-elles reliées par bien des intermédiaires et est-il parfois difficile de décider si l'on a affaire à l'une ou à l'autre. Quelques mots sur chacune d'elles.

Vaisseaux fermés. — Les cellules qui composent les vaisseaux fermés sont parfois courtes, isodiamétriques (extrémités des nervures, notamment au-dessous des stomates aquifères, etc.); ordinairement elles sont longues, pointues aux deux bouts, avec une section circulaire ou polygonale (fig. 458). La sculpture des faces latérales se continue sur les cloisons transversales obliques. La figure 561 (p. 558) montre, dans le *Pteris aquilina*, une cellule vasculaire scalariforme; la figure 564 (p. 560) représente les vaisseaux fermés aréolés des Conifères.

Le plus souvent leur longueur varie entre 0^{mm},16 et 1 millimètre (bois de la plupart des Dicotylédones); elle s'élève à 4 millimètres dans les couches annuelles du bois des Pins. Quelquefois elles atteignent de très grandes dimensions; dans la tige et le pétiole des *Musa* et *Canna*, par exemple, où elles sont annelées et spiralées, elles mesurent jusqu'à 40 millimètres de longueur sur 0^{mm},1 de large; celles du *Nelumbium speciosum* ont jusqu'à 420 millimètres de long sur 0^{mm},5 de large.

Les vaisseaux fermés sont beaucoup plus répandus que les vaisseaux ouverts. Tous les vaisseaux qui composent les extrémités des nervures foliaires, tous

ceux qui constituent le bois des Cryptogames vasculaires(1), le bois primaire de toutes les Gymnospermes et le bois secondaire des Conifères et des Cycadées, le bois de beaucoup de Monocotylédones, le bois primaire de certaines Dicotylédones et la plus grande partie du bois secondaire de ces plantes, sont des vaisseaux fermés. Beaucoup de files de larges cellules annelées, spiralées, réticulées, ne sont également que des vaisseaux fermés ; citons, parmi les Monocotylédones, les tiges des *Stratiotes*, *Caladium*, *Pistia*, *Aerides*, *Alisma*, *Sagittaria*, *Hydrocleis*, *Musa*, *Canna*, etc. ; parmi les Dicotylédones, les *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria*, *Monotropa*, etc.

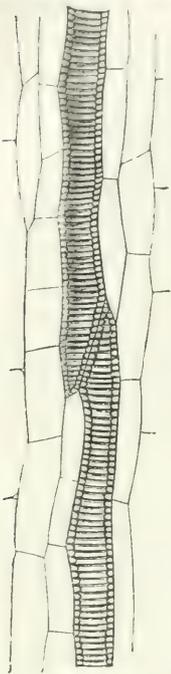


Fig. 458. — Portion d'un vaisseau fermé spiralé d'un jeune pétiole de *Serophularia aquatica*, montrant l'ajustement en sifflet des cellules (Sachs).

Vaisseaux ouverts. — Pour donner naissance à un vaisseau ouvert, une file de cellules vasculaires primitivement closes, à mesure qu'elles épaississent leurs faces latérales, perforent, avons-nous dit, et résorbent leurs cloisons transverses. Cette résorption n'est que partielle et il reste toujours une trace visible de la cloison ; son bord tout au moins persiste en forme de bourrelet plus ou moins saillant. On peut donc toujours reconnaître, sur le vaisseau achevé, les divers articles qui le composent. Les figures 562 (p. 558) et 565 (p. 560) représentent des portions de vaisseaux ouverts, annelés et ponctués aréolés.

La forme des articles est ordinairement cylindrique ou prismatique, rarement renflée au milieu en forme de tonneau. Ils sont souvent plus longs que larges, et d'autant plus longs qu'ils appartiennent à des régions où la croissance intercalaire s'exerce plus longtemps après la formation du vaisseau. Quand le vaisseau prend naissance dans une partie dont la croissance longitudinale a pris fin, ses articles sont à peine plus longs que larges, parfois même plus courts (vaisseaux réticulés et ponctués de la tige âgée des *Cucurbita*, *Cobsea*, *Vitis*, etc.). La direction des cloisons transverses résorbées est horizontale, ou plus ou moins oblique. Dans ce dernier cas, les articles successifs, coupés en sifflet aux deux bouts, peuvent ne se toucher que par une partie de la face terminale oblique, la pointe du sifflet se prolongeant latéralement en cul-de-sac au-dessus de la cloison.

Avant de se perforer, la cloison transverse s'épaissit à la façon ordinaire, de manière à laisser une ou plusieurs places minces qui sont de larges punctuations. Puis, la membrane se résorbe dans toute l'étendue des punctuations, laissant subsister toute la partie épaissie. Quand la cloison est horizontale et parfois aussi quand elle est oblique, il ne se fait qu'une seule large punctuation centrale et, plus tard, c'est par une seule large ouverture circulaire ou elliptique que les articles communiquent. Le reste forme un diaphragme ou seulement un petit bourrelet annulaire. Quand la cloison est fortement oblique, très rarement quand elle est horizontale (*Arvicennia*), il s'y forme plusieurs larges punctuations, ordi-

(1) On n'y a trouvé de vaisseaux ouverts que dans la tige du *Pteris aquilina* et dans la racine de l'*Athyrium Filix-femina*.

nairement échelonnées en une série suivant le grand axe de l'ellipse, qui deviennent plus tard autant d'ouvertures séparées par des rubans épaissis. Ces ouvertures sont rarement circulaires (*Ephedra*); le plus souvent elles sont allongées perpendiculairement au grand axe de la cloison elliptique, qui prend l'aspect scalariforme (vaisseaux ponctués des Bétulinées, Corylées, Éricacées, etc.), rarement dans le sens de cet axe (*Hieracium vulgatum*, *Onopordon Acanthium*). La cloison porte quelquefois plusieurs rangées de trous (*Ephedra*) ou de nombreuses ouvertures disposées en réseau (*Avicemia*); dans ce dernier cas, elle ressemble à une cloison transverse de tube criblé. La plupart des vaisseaux annelés et spiralés s'ouvrent par une seule ouverture, tandis que la plupart des vaisseaux ponctués ont une série scalariforme d'orifices; mais cela n'est pas constant; ainsi les vaisseaux spiralés de la Vigue et de l'Olivier ont des cloisons transverses scalariformes.

Quand la membrane du vaisseau est mince, comme dans la plupart des vaisseaux spiralés, par exemple, la cloison transverse est mince aussi et ses ponctuations sont simples. Dans les vaisseaux à membrane épaisse, au contraire, la cloison transverse s'épaissit davantage, et chaque ponctuation va se rétrécissant de chaque côté, en devenant aréolée; c'est alors par des orifices aréolés que plus tard les articles communiquent. La chose arrive soit avec une seule ouverture (vaisseaux ponctués du bois de *Nerium*, *Fraxinus*, *Convolvulus*, *Pyrus*), soit avec une rangée d'orifices (*Ephedra*, *Pteris aquilina*, etc.). Si le vaisseau a déjà ses faces latérales munies de ponctuations aréolées, arrondies ou scalariformes, on voit que sa sculpture demeure la même dans l'étendue de chaque article, avec cette différence que les ponctuations aréolées latérales sont toujours closes, les ponctuations aréolées transverses toujours ouvertes.

La largeur des vaisseaux ouverts varie avec l'âge de la partie où ils se forment; les premiers nés sont les plus étroits, puis le calibre va grossissant jusqu'à une certaine limite qui dépend des espèces. C'est chez les plantes grimpantes et volubiles qu'elle est le plus élevée; ainsi dans les *Cucurbita*, *Cobeva*, *Phytocrene*. Ampélidées, etc., les vaisseaux atteignent jusqu'à 0^{mm},5 à 0^{mm},5 de diamètre; dans le *Calamus Draco*, jusqu'à 0^{mm},56.

Rôle du tissu vasculaire. — Le rôle des vaisseaux, qu'ils soient ouverts ou fermés, est essentiellement de transporter à travers tout le corps de la plante vasculaire l'eau et les matières dissoutes, depuis le lieu principal d'absorption, qui est, comme on sait, la région des poils des racines, jusqu'au lieu de consommation prédominante, qui est, comme on sait, la surface des feuilles. Aussi, quand la transpiration est nulle et l'absorption par conséquent très réduite, comme dans les plantes submergées, le tissu vasculaire est-il très peu développé. Souvent il s'y résorbe aussitôt après sa différenciation (*Elodea*, etc.), ou même ne s'y différencie pas du tout (*Ceratophyllum*, etc.). Le tissu vasculaire est donc, comme le tissu criblé, un tissu éminemment conducteur. De là une certaine analogie, un certain parallélisme de structure entre ces deux tissus. Mais comme la substance à transporter et la vitesse du courant sont très différentes: d'un côté, une matière gélatineuse, insoluble, dont la consommation est lente, de l'autre, de l'eau tenant en dissolution une très petite quantité de matières solubles, dont la consommation est rapide, les caractères propres s'expliquent suffisamment.

Introduction des produits de sécrétion dans les vaisseaux. — Dans les plantes qui possèdent un tissu sécréteur interne bien développé, tannifère, résinifère ou laticifère, quelle que soit d'ailleurs la disposition particulière qu'affecte ce tissu, il n'est pas rare de voir çà et là certains vaisseaux remplis en quelques points par la matière sécrétée, qui y forme des index interrompus ou des colonnes plus ou moins longues. Comment s'opère cette introduction? Dans les plantes pourvues de cellules laticifères fusionnées en réseau (diverses Aroïdées, Papavéracées, Papayacées, etc.), on voit certaines branches terminées en doigt de gant venir s'appliquer çà et là contre les vaisseaux et ramper à leur surface. Il est probable que dans ce contact intime, une partie des produits sécrétés traverse les membranes aux places amincies et se rend dans la cavité; l'épanchement a lieu comme dans un canal sécréteur. Les vaisseaux du bois âgé des Conifères et de beaucoup de Dicotylédones se montrent souvent remplis aussi par des masses résineuses; mais cette résine provient ici sans nul doute d'une altération des membranes.

Obstruction tardive des vaisseaux par le tissu voisin. Thyllés. — Dans les organes âgés, on voit assez souvent les larges vaisseaux remplis en partie ou complètement par des cellules de parenchyme; on a donné le nom de *thyllés* à ces singulières productions. Elles procèdent des cellules de parenchyme qui bordent le vaisseau. Une de ces cellules pousse dans le vaisseau, en développant la membrane mitoyenne à travers une ponctuation, un prolongement en doigt de gant. Celui-ci, rempli de protoplasma et contenant un noyau, se renfle en une sphère et se sépare à sa base, par une cloison, de la cellule qui lui a donné naissance. Le phénomène se répétant progressivement en un grand nombre de points, le vaisseau se trouve bientôt tapissé d'une couche continue de cellules, devenues polyédriques en se comprimant, qui, en continuant de croître et souvent même en se divisant, le remplissent enfin complètement.

La production des thyllés peut durer très longtemps; dans des vaisseaux âgés, on voit souvent, à côté de thyllés qui datent de plusieurs années, s'en former de nouvelles. La membrane de ces cellules, d'abord mince, s'épaissit ensuite et prend des ponctuations qui se correspondent exactement sur les faces en contact, comme dans un vrai parenchyme; on y trouve aussi des grains d'amidon, et parfois des cristaux isolés ou maclés (*Sideroxylon*).

Les thyllés ont été rencontrés chez quelques Monocotylédones (*Arundo*, *Canna*, *Hedychium*, *Strelitzia*, *Musa*, Palmiers) et dans le bois de beaucoup de Dicotylédones, tant annuelles (Cucurbitacées, Euphorbes diverses, etc.) que ligneuses (*Vitis*, *Quercus*, *Sambucus*, *Platanus*, *Robinia*, etc.). Très rares dans les racines des arbres dicotylédonés, elles abondent dans celles des plantes herbacées (*Cucurbita*, *Urtica*, *Rubia*, *Pharbitis*, etc.). C'est d'ordinaire dans des vaisseaux ouverts et ponctués qu'elles se développent; pourtant chez les *Canna*, *Musa*, etc., c'est dans des vaisseaux fermés et spiralés.

La formation des thyllés est, chez certaines plantes, un phénomène régulier, s'opérant à un moment donné dans le cours normal de la végétation. Ainsi dans le *Robinia pseudacacia*, elle commence régulièrement chaque automne dans tous les vaisseaux nés au printemps. Dans d'autres, elle ne paraît avoir lieu qu'après que les organes ont été coupés, puis exposés à l'air humide (*Canna*). Il y aurait donc lieu de préciser les causes qui déterminent ce curieux phénomène.

§ 9

Les espaces intercellulaires aérifères (1).

Les divers tissus définitifs que nous venons d'étudier laissent souvent, entre les cellules vivantes ou mortes qui les composent, des interstices que l'on réunit sous le nom d'espaces intercellulaires. Quelquefois ces interstices sont remplis, aussitôt après leur formation, par divers produits de sécrétion qui s'y accumulent. Ils ont alors, comme on sait, deux origines différentes : les uns provenant de la dissociation des cellules sécrétantes qui persistent tout autour (canaux sécréteurs, poches sécrétrices), les autres de la destruction de ces cellules qui disparaissent (massifs sécréteurs). Nous n'avons pas à revenir ici sur ces réservoirs de sécrétion. Mais bien plus souvent les interstices sont occupés par de l'air et forment tous ensemble un système aérifère qui traverse tout le corps de la plante en débouchant par les stomates dans l'atmosphère extérieure. Ça et là, notamment au voisinage des stomates aquifères, il est rempli d'eau. Ce système aérifère ayant pour ainsi dire la valeur d'un tissu, il convient d'en dire ici quelques mots. Comme ceux qui sont affectés à la sécrétion, les espaces aérifères peuvent naître de deux manières : par dissociation primitive de cellules permanentes, ou par destruction ultérieure de cellules transitoires. Considérons séparément chacune de ces catégories.

Espaces aérifères formés par dissociation. — C'est principalement dans le parenchyme assimilateur à parois minces que ces espaces aérifères se trouvent localisés. Certaines régions de ce parenchyme, l'endoderme par exemple, les assises externes des racines, etc., s'en montrent pourtant dépourvues. Le volume relatif que l'air y occupe varie beaucoup ; de 8 p. 100 par exemple dans la feuille du *Camphora officinalis*, il s'élève à 70 p. 100 dans celle du *Pistia texensis*. Il est d'autant plus grand que le milieu de végétation est plus humide, et c'est dans les plantes aquatiques qu'il atteint son maximum.

La dimension des interstices est très diverse. S'ils sont petits, d'un diamètre moindre que les cellules d'alentour, ce sont des *méats* ; s'ils atteignent, sans la dépasser beaucoup, la dimension des cellules, ce sont des *lacunes* ; enfin s'ils acquièrent un volume beaucoup plus grand, ce sont des *chambres* et, lorsqu'ils s'étendent beaucoup en longueur, des *canaux* aérifères. Ce qu'on a dit de la formation des méats et des lacunes à la page 611 (fig. 598, 599 et 400), dispense d'y revenir ici, mais les chambres et les canaux méritent d'être étudiés de plus près.

C'est dans les plantes marécageuses et aquatiques que ces cavités acquièrent leur plus grand développement (*Ceratopteris*, *Isoetes*, *Marsilia*, *Salvinia* ; *Lemna*, *Pontederia*, Aroïdées, Potamées, Hydrocharidées ; *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Trapa*, *Utricularia*, *Menyanthes*, Nymphéacées, *Nelumbium*, etc.). Les

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 220, 1877, avec indication des travaux antérieurs. — Pour les poils internes spiralés des *Crinum*, voir Trécul et Mangin (Ann. des sc. nat., 6^e série, XIII, 1882).

chambres sont de courtes cavités polyédriques (*Lemma*, *Pistia*, renflement du pétiole du *Traja*, etc.). Les canaux s'étendent parallèlement en forme de prismes

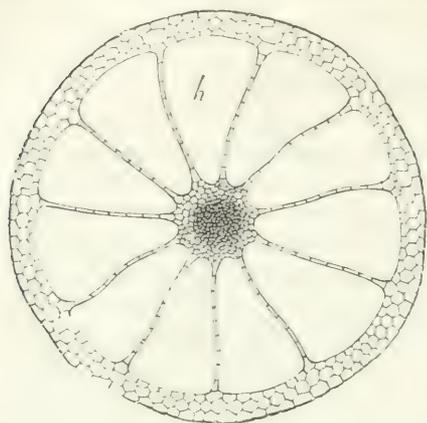


Fig. 459. — Section transversale de la tige de l'*Elatine Alsinistrum* : h, canaux aërières (Heinke).

ou de cylindres dans toute la longueur des organes (fig. 459), tantôt sans discontinuité (racines, feuille du *Nuphar luteum*, fig. 440, etc.), tantôt entrecoupés par un grand nombre de diaphragmes transversaux qui les divisent en compartiments. Dans la tige, ils sont toujours interrompus aux nœuds par un disque épais de parenchyme dense traversé par les divers tissus qui se rendent aux feuilles. Le mur qui sépare deux canaux aërières voisins n'a d'ordinaire qu'une seule épaisseur de cellules, intimement unies entre elles (fig. 459), sans méats qui puissent faire communiquer directement un canal avec l'autre (tige des *Potamogeton*,

Myriophyllum, etc.; pétiole des Nymphéacées, du *Pontederia*, etc.); quelquefois cependant ces murs laissent entre les cellules des méats étroits (pétiole des *Ceratopteris* et *Villarsia*). La face libre des cellules qui bordent le canal est lisse et quelquefois recouverte par une mince cuticule (*Nuphar*, etc.).

Diaphragmes. — Les canaux aërières sont continus dans toutes les racines, dans les entre-nœuds de la tige de certaines plantes aquatiques (*Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Hippuris*, *Limnanthemum*, *Zostera*, *Posidonia*, *Nelumbium*, etc.), et dans la feuille des Nymphéacées. Ils sont, au contraire, entrecoupés de diaphragmes dans les entre-nœuds et dans la feuille de la plupart des Monocotylédones, dans le pétiole du *Limnanthemum*, dans la tige et les feuilles des Marsiliacées, dans la feuille des *Isoetes*, etc. Ces diaphragmes se succèdent régulièrement à une distance qui descend parfois à un millimètre et qui s'élève rarement au-dessus de un centimètre. Dans les canaux voisins, ils sont tantôt à des hauteurs différentes et alternent, tantôt à la même hauteur et il semble que le même diaphragme s'étende alors à travers plusieurs canaux.

Les diaphragmes se composent ordinairement d'une, rarement de plusieurs assises de cellules parenchymateuses, souvent pourvues de chlorophylle, séparées par des méats qui font communiquer les compartiments successifs. Ces méats sont tantôt très étroits (*Colocasia*, *Caladium*, etc.); tantôt plus larges, compris entre les bras de cellules étoilées (*Isoetes*, *Potamogeton*, *Pontederia*, *Butomus*, *Alisma*, *Nelumbium*, etc.). Les nervures longitudinales des feuilles, séparées par les canaux aërières, sont fréquemment reliées par des branches d'anastomose qui traversent les canaux dans l'épaisseur des diaphragmes. Par les diaphragmes communs à plusieurs canaux et par les planchers des nœuds, les canaux aërières communiquent indirectement les uns avec les autres et tous ensemble avec les lacunes et les méats du parenchyme, qui à leur tour débouchent par les stomates dans l'air ambiant.

Poils internes. — Dans les plantes qui produisent beaucoup d'oxalate de chaux, ce sel cristallise souvent dans les cellules qui bordent les canaux aérifères ou qui composent les diaphragmes. Quelquefois ces cellules ont la forme ordinaire, mais souvent elles proéminent dans la cavité sous forme de papilles ou de poils; plus tard la membrane s'amincit et le cristal paraît libre dans la cavité. Quand la cellule renferme une macule arrondie, elle se renfle en tête sphérique (*Myriophyllum*, *Trapa*, *Nelumbium*). Quand elle contient un paquet de raphides, ou un seul long cristal en aiguille, elle s'avance davantage dans le canal; si elle appartient alors à un diaphragme ou à un mur longitudinal composé d'une seule assise, elle proémine souvent des deux côtés à la fois (*Pistia*, *Pontederia*, *Scitamineés*, *Colocasia* et autres Aroïdées, etc.).

Ce sont quelquefois des cellules sécrétrices d'une autre sorte qui se développent dans les canaux en forme de poils internes. Ainsi, dans les lacunes du rhizome et de la base du pétiole des *Aspidium Filix-mas*, *Polystichum spinulosum*, etc., certaines cellules de bordure se développent en poils unicellulaires, renflés au sommet en une tête piriforme, qui sécrète et épanche au dehors jusque sur le pied une couche épaisse de résine verdâtre.

Ailleurs ces poils internes, épaississant et lignifiant leur membrane, perdant à la fois leur protoplasma et leur noyau, prennent tous les caractères des fibres de sclérenchyme et deviennent comme elles des éléments de soutien par les parties molles. Aussi se développent-ils surtout dans les canaux aérifères qui sont dépourvus de diaphragmes et qui ont plus besoin que les autres d'être soutenus (*Pilularia*, Nymphéacées, *Limnanthemum*, Monstérinées, *Rhizophora*, etc.). Dans les canaux aérifères de la racine du *Pilularia globulifera*, les poils ont une membrane mince, finement verruqueuse à l'extérieur, et sont enroulés en spirale.

Dans les canaux du pétiole et du pédicelle floral, ainsi que dans les lacunes du limbe foliaire des Nymphéacées et

du *Limnanthemum*, ce sont des poils étoilés, enchâssés par le milieu dans un mur et envoyant leurs bras dans plusieurs canaux voisins (fig. 440). Leur membrane épaissie, toute couverte de verrues incrustées d'oxalate de chaux dans les Nymphéacées, demeure lisse dans le *Limnanthemum*.

Toutes les Aroïdées de la tribu des Monstérinées possèdent un très grand nombre de poils internes à membrane lisse, fortement épaissie et quelquefois pourvue de ponctuations simples, diversement ramifiés et terminant leurs

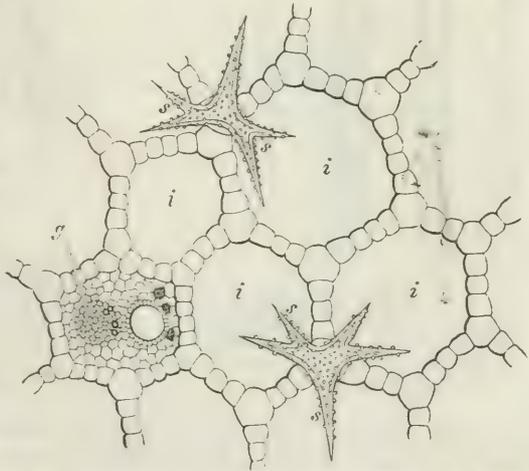


Fig. 440. — Partie d'une section transversale du pétiole du *Nuphar adenium*; i, i, canaux aérifères; s, poils internes étoilés; g, faisceau libéroligneux (Sachs).

branches en pointes aiguës : ces poils peuvent servir à caractériser cette tribu. Dans les canaux aérifères étroits et allongés de la tige et du pétiole, le poil se développe vers le haut et vers le bas en une longue aiguille fixée au mur vers son milieu par un pied court, ressemblant tout à fait à un poil en navette de *Malpighia*. Souvent il s'allonge ainsi à la fois par ses deux bouts dans deux canaux voisins en forme d'II (fig. 441). Ils sont parfois divisés en compartiments par de minces cloisons transversales. Ces aiguilles peuvent atteindre jusqu'à 5^{mm} et 7^{mm} de longueur ; on les extrait facilement. Dans les lacunes du limbe foliaire, la ramification des poils est beaucoup plus abondante et plus irrégulière (voir p. 485 la fig. 517, G, prise dans le *Tornelia fragrans*).

Dans le parenchyme de la tige du *Rhizophora*,

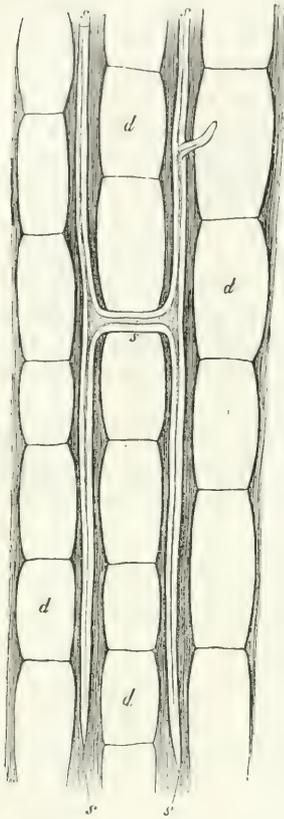


Fig. 441. — Partie d'une section longitudinale du pétiole du *Monstera deliciosa*; s, poil interne en II dans les lacunes aérifères du parenchyme d (Sachs).

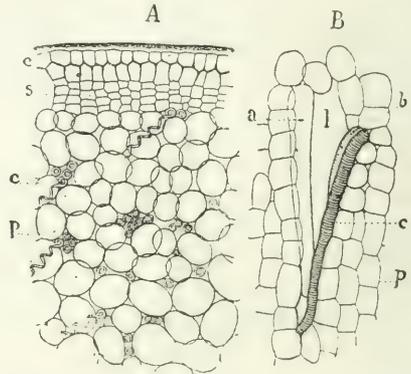


Fig. 442. — Poils internes spiralés de la tige du *Crinum americanum*. A, section transversale de l'écorce, montrant les poils libres dans les méats du parenchyme, avec leur spirale déroulée; e, épiderme; s, liège. B, section longitudinale, montrant les poils en voie de développement dans le méat; a, b, poils non encore épaissis; c, poil spiralé (d'après Mangin).

on trouve des poils internes épaissis en longues aiguilles, tout semblables à ceux des Monstérinées. Dans la tige et les feuilles des *Crinum*, les poils des lacunes sont de longues cellules dont la membrane est épaissie en une ou plusieurs spires déroulables, au point de simuler des vaisseaux spiralés (fig. 442); ils atteignent jusqu'à 15^{mm},5 de longueur.

Espaces intercellulaires formés par destruction. — Les espaces intercellulaires qui tirent leur origine d'une destruction locale du parenchyme sont toujours des chambres ou des canaux. A leur contour irrégulier, bordé par les restes des cellules déchirées, on les distingue facilement des chambres aérifères formées par dissociation. Telle est la cavité centrale de la tige creuse des Prêles, des Graminées, Umbellifères, Composées, Labiées, etc.; telles sont aussi les cavités des feuilles des Graminées, Umbellifères, *Allium*, *Asphodelus*, *Sparganium*.

Typha, etc.). Dans la tige, les cavités sont toujours interrompues aux nœuds. D'un nœud à l'autre, elles s'étendent le plus souvent sans discontinuité; parfois cependant elles sont entrecoupées de diaphragmes plus ou moins épais, formés par autant de tranches de parenchyme qui ont échappé à la destruction (tige des *Papyrus*, *Heliocharis*, *Eriophorum*, *Juncus*, etc.; feuilles des *Pandanus*, *Typha*, etc.). Ces diaphragmes sont de la même nature que le tissu détruit; les méats y sont étroits si le parenchyme était dense (*Carex*, *Scirpus*, *Iris pseudacorus*, etc.), larges s'il était étoilé (*Typha*, *Sparganium*, *Pandanus*, *Juncus*, etc.). Ils renferment les anastomoses transverses des nervures.

§ 10

Les appareils.

En s'associant pour une œuvre commune, mécanique, physique ou chimique, les tissus que l'on vient d'étudier composent les divers appareils indiqués (p. 621); quelques mots sur chacun d'eux.

Appareil tégumentaire ou protecteur. Hypoderme. — C'est dans les parties du corps exposées à l'air et à la lumière, surtout quand elles sont destinées à vivre longtemps, que l'appareil tégumentaire prend le plus de développement; il se réduit beaucoup dans les membres souterrains ou submergés, et dans ceux qui vivent peu de temps à l'air.

Chez les Thallophytes (thalle des Lichens, sclérotés et fruits de beaucoup de grands Champignons) et dans la tige de la plupart des Mousses, l'appareil protecteur est constitué simplement par la zone externe du parenchyme qui compose tout le corps de ces plantes. Les cellules y deviennent d'autant plus petites, plus serrées et plus résistantes qu'elles sont plus rapprochées de la surface et souvent leurs membranes épaissies prennent des colorations plus ou moins sombres; souvent aussi celles de l'assise la plus externe se développent en poils. Dans la tige des Sphaignes, l'appareil tégumentaire se complique et se montre composé de deux couches distinctes, différenciées dans le parenchyme général (fig. 445). L'externe est formée d'une ou de quelques assises de larges cellules vides, qui s'ouvrent au dehors et les unes dans les autres par de grands trous et dont la

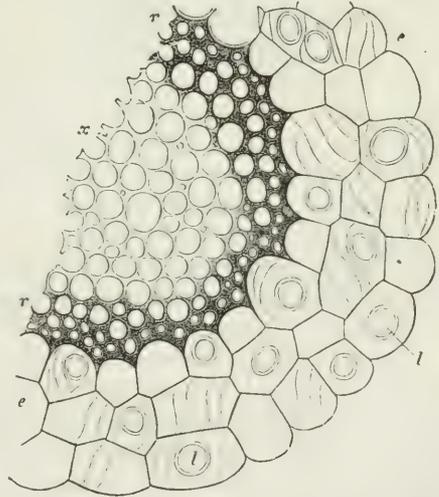


Fig. 445. — Section transversale de la tige du *Sphagnum cymbifolium*. Autour du parenchyme interne *x*, l'appareil tégumentaire comprend une couche de cellules étroites et sombres *r*, et une couche *e* de cellules larges, claires, spiralées, trouées en *l* (Sachs).

membrane mince et peu colorée se trouve renforcée parfois par des rubans d'épaississement spirales. L'interne a ses cellules beaucoup plus étroites, progressivement élargies vers l'intérieur, à parois uniformément épaissies et fortement colorées.

Déjà dans le thalle de certaines Hépatiques et dans le fruit des Mousses, mais surtout dans la tige et dans les feuilles de toutes les plantes vasculaires, l'appareil tégumentaire est constitué tout au moins par un épiderme, simple ou composé (voir p. 621).

A cet épiderme s'associent souvent, pour le renforcer, des cellules du parenchyme sous-jacent, qui se différencient par rapport aux autres et dont on désigne l'ensemble sous le nom d'*hypoderme*. L'hypoderme peut être formé d'une couche continue de cellules courtes à parois minces et à contenu aqueux; il ressemble alors aux assises internes d'un épiderme composé, et atteint parfois une grande épaisseur, comme dans plusieurs *Tradescantia* et beaucoup de Broméliacées. Mais le plus souvent ses cellules épaississent fortement leurs membranes et constituent soit du collenchyme, soit du parenchyme scléreux, soit du sclérenchyme. Le collenchyme hypodermique forme tantôt une couche continue de cellules courtes, tantôt une série de faisceaux de cellules longues, parallèles entre eux, séparés par des bandes de parenchyme ordinaire le long desquelles se localisent les stomates (pétioles et tiges d'Ombellifères, Aroïdées, etc.). Le parenchyme scléreux hypodermique forme d'ordinaire une couche continue, interrompue sous les stomates (tige des Palmiers : *Cocos*, *Elæis*, *Mauritia*, etc.). Les fibres du sclérenchyme hypodermique sont isolées (feuilles de Cycadées), ou groupées en faisceaux parallèles (tige de *Casuarina*, *Ephedra*, *Equisetum*; feuilles de *Phormium*, Palmiers, Cypéracées, etc.), ou réunies en une couche continue (feuilles de Conifères, *Ananassa*, *Vanda*, etc.). Quand une plus forte résistance devient nécessaire, ces cellules de renforcement s'allongent perpendiculairement à la surface de l'épiderme en forme de prismes serrés (tige des Restiacées, fruit de *Marsilia* et *Pilularia*, tégument de la graine des Légumineuses, etc.)

Lorsqu'ils sont caducs, l'épiderme et l'hypoderme sont d'abord renforcés et plus tard remplacés par du liège, qui constitue à partir de ce moment la partie essentielle de l'appareil tégumentaire.

Dans la racine, où l'exfoliation de l'épiderme et des couches sous-jacentes formant la coiffe est, comme on sait, très précoce, l'appareil tégumentaire est nécessairement tout entier de nature hypodermique. L'assise périphérique du parenchyme dénudé, dont les cellules se prolongent en poils, quand elle persiste en se desséchant et se subérifiant, entre déjà dans la composition de cet appareil. Mais c'est surtout à l'assise sous-jacente, ou à plusieurs des assises sous-jacentes si la racine est épaisse, qu'est ordinairement dévolu le rôle protecteur. A cet effet, les cellules de cette assise, fortement unies entre elles latéralement sans laisser de méats, subérifient leurs membranes et parfois même les épaississent fortement (*Vanilla*, etc.). A cette assise subérifiée vient quelquefois s'ajouter en dedans une couche plus ou moins épaisse de sclérenchyme (certains *Philodendron*, certains *Carex*, etc.). Parfois elle est renforcée et plus tard exfoliée par un véritable liège, qui constitue désormais la partie essentielle de l'appareil tégumentaire.

Enfin l'endoderme, subérifié ou sclérifié, doit être considéré, dans les divers membres, comme une partie intégrante de l'appareil tégumentaire, plus profondément située que celles dont il vient d'être question.

Appareil conducteur. Faisceaux libériens, faisceaux ligneux, faisceaux libéroligneux. — L'appareil conducteur n'est nettement différencié du parenchyme que chez les plantes à racines. Il s'y compose de deux tissus : le tissu criblé qui transporte essentiellement les matières insolubles; et le tissu vasculaire qui conduit l'eau et les substances dissoutes. Quelquefois seul, mais le plus souvent mélangé d'autres tissus qui l'aident à remplir sa fonction, le tissu criblé forme des faisceaux qui courent sous forme de cordons dans toute l'étendue du corps de la plante; on les nomme *faisceaux libériens*; leur ensemble est le *liber* de la plante. De même, le tissu vasculaire, parfois seul, mais ordinairement accompagné de divers tissus accessoires qui l'aident à jouer son rôle, constitue des faisceaux parallèles aux faisceaux libériens, qui cheminent comme eux dans toute la longueur du corps; on les appelle *faisceaux ligneux*; leur ensemble constitue le *bois* de la plante.

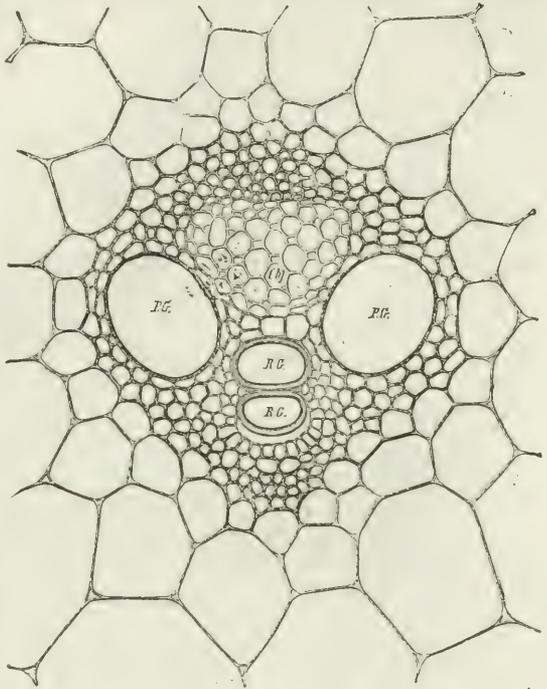


Fig. 441. — Faisceau libéroligneux collatéral de la tige du *Saccharum officinarum*, en section transversale. Le liber est formé de tubes criblés *Cb* mêlés de parenchyme; le bois, de vaisseaux annelés *RG* et ponctués *PG* séparés par du parenchyme. Le tout est entouré par une gaine de sclerenchyme (d'après Kny).

Dans la jeune racine, les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux sont isolés; ils alternent au voisinage de la périphérie du cylindre circonscrit par l'endoderme, et cheminent parallèlement sans se réunir, ni se ramifier, dans toute la longueur du membre (voir p. 647, la fig. 425, où *v* sont deux faisceaux ligneux et *l* deux faisceaux libériens). Dans la tige et dans la feuille, au contraire, ils sont intimement unis deux par deux en faisceaux doubles, nommés *libéroligneux* (fig. 444). Dans la tige, les faisceaux libéroligneux suivent une marche plus ou moins flexueuse; aux nœuds, tandis que certains d'entre eux passent dans la feuille, d'autres se ramifient pour les réparer, ou s'unissent à leurs voisins par des branches d'anastomose transverse. Une fois dans les feuilles, dont ils constituent les nervures, les faisceaux libéroligneux s'y ramifient et s'y anastomosent de diverses manières comme on l'a vu (p. 511), puis enfin s'y terminent.

Dans la très grande majorité des cas, les deux parties du faisceau libéroligneux ne sont accolées l'une à l'autre que par une partie de leur surface, le reste est en contact avec le tissu d'alentour; le faisceau est dit *collatéral* (fig. 444). Quelquefois l'une des parties se répète au bord opposé de l'autre; le faisceau est dit *bicollatéral*. Dans ce cas il peut arriver que le liber soit enfermé entre deux bois, mais bien plus souvent c'est le bois qui est compris entre deux libers (Cucurbitacées, fig. 445, etc.). Ailleurs enfin l'une des parties est centrale et

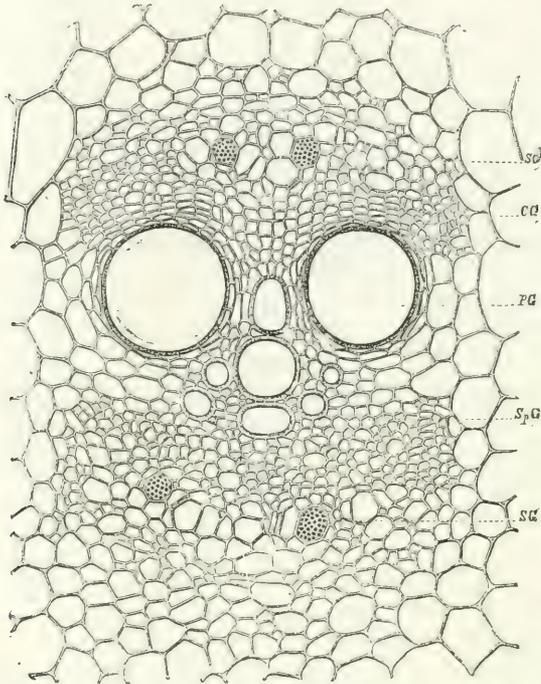


Fig. 445. — Faisceau libéroligneux bicollatéral à deux libers de la tige du *Cucurbita Pepo*, en section transversale. Le bois, formé de vaisseaux spiralés *SpG* et ponctués *PG*, est compris entre un liber en dehors *SG* et un autre liber en dedans *SG* (d'après Kny).

l'autre l'enveloppe complètement; le faisceau est dit *concentrique*. Alors, c'est tantôt le liber qui est au centre, entouré de tous côtés par le bois (rhizome de certaines Monocotylédones : *Acorus*, *Iris*, *Cyperus*, etc.); tantôt c'est le bois qui est central et le liber périphérique (*Gunnera*, la plupart des Fougères, etc.). Un même faisceau peut d'ailleurs offrir aux divers points de son parcours l'une ou l'autre de ces dispositions.

Dans la tige, les faisceaux collatéraux sont normalement orientés de manière à tourner leur bois en dedans et leur liber en dehors; dans le limbe de la feuille, ils dirigent, par conséquent, leur bois en haut et leur liber en bas.

Aux faisceaux libériens et ligneux de la racine, mais surtout aux faisceaux libéroligneux de la tige et des

feuilles, se trouvent souvent accolés des faisceaux de sclerenchyme, si intimement unis avec eux et si nettement séparés du tissu d'alentour qu'on les a considérés longtemps comme faisant partie intégrante des faisceaux conducteurs. Le plus souvent le sclerenchyme revêt en forme d'arc la face externe, libérienne du faisceau libéroligneux (tige et feuille de la plupart des Dicotylédones, feuille de *Crocus*, *Agave*, etc.), quelquefois sa face interne, ligneuse (tige de *Cyperus*, etc.), ou les deux faces en même temps (tige de *Canna*, feuille de *Musa*, *Hakea*, etc.) Ailleurs enfin il s'étend aussi sur les flancs et enveloppe tout le faisceau d'une gaine continue (fig. 445), quelquefois également épaisse en tous les points (rhizome de *Carex*, etc.), ordinairement plus épaisse en dehors du liber, parfois au contraire plus épaisse en dedans du bois (rhizome de *Scirpus lacustris*, tige de *Saccharum*, etc.). Plusieurs faisceaux conducteurs voisins peuvent se trouver

réunis par leurs faisceaux ou par leurs gaines de sclérenchyme; dans le second cas, ils paraissent nichés dans une couche scléreuse continue.

Quand les faisceaux libéroligneux sont rendus de la sorte plus solides et plus résistants que le tissu qui les sépare, il est facile de les isoler sur de grandes étendues. Que l'on déchire, par exemple, un pétiole de Plantain et on les verra pendre hors du parenchyme comme autant de fils assez gros, extensibles et élastiques. Pour les mettre en liberté dans le *Pteris aquilina* sous forme de rubans jaunes très solides, il suffit d'arracher d'abord l'appareil tégumentaire du rhizome, et de racler ensuite le parenchyme mucilagineux interne. Si l'on fait macérer les feuilles âgées des arbres, des péricarpes de fruits (*Datura*, etc.), des tiges charnues de Cactées, etc., le parenchyme qui entoure les faisceaux libéroligneux se détruit et laisse ces derniers à l'état d'une sorte de squelette qui rappelle plus ou moins la forme primitive du membre. Avec des tiges de Fougères arborescentes, de *Dracæna*, *Yucca*, *Zea*, etc., quand le parenchyme y a

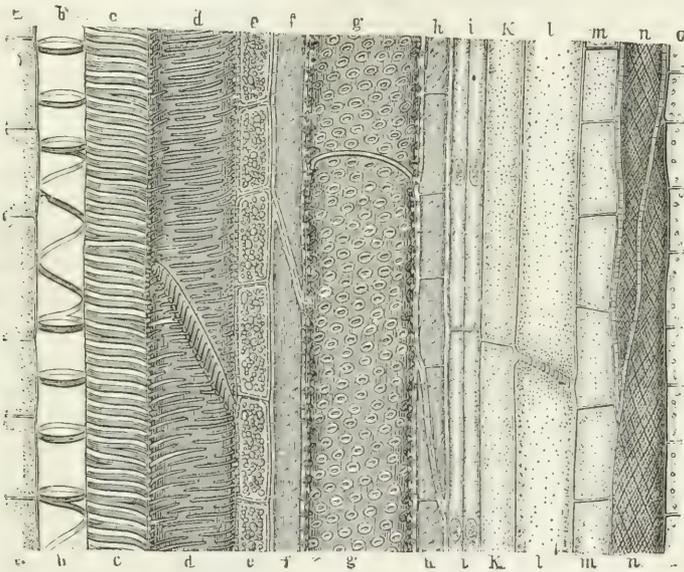


Fig. 416. — Section longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux collatéral pris dans la tige d'une Dicotylédone. *o*, parenchyme externe; *a*, parenchyme interne; *ni*, liber; *ib*, bois. Le liber comprend: *n*, fibres libériennes; *m*, parenchyme court; *l*, tube criblé; *k*, parenchyme long. Le bois comprend: *b*, fibres ligneuses cloisonnées; *g*, vaisseau ponctué aréolé ouvert; *f*, fibres ligneuses; *e*, parenchyme ligneux; *d*, vaisseau rayé fermé; *c*, vaisseau spiralé; *h*, vaisseau annelé et spiralé (d'après Kny).

été détruit par une putréfaction lente et qu'il ne subsiste plus que le tissu tégumentaire et les faisceaux libéroligneux internes, on obtient des squelettes fort beaux et très instructifs.

Cet isolement n'est plus possible quand les faisceaux libéroligneux, étant dépourvus de sclérenchyme, sont beaucoup plus mous que le tissu ambiant, comme dans beaucoup de plantes submergées (*Elodea*, *Myriophyllum*, etc.), ou lorsque le tissu qui les entoure s'est de bonne heure durci et sclérifié autant qu'eux, comme dans les tiges âgées des Dicotylédones et des Conifères.

Quand il atteint son développement complet, outre ses tubes criblés, le liber du faisceau libéroligneux contient du parenchyme à parois minces interposé, qu'on nomme *parenchyme libérien*; il renferme aussi, diversement disposées, des fibres de sclérenchyme qu'on nomme *sclérenchyme libérien*, ou *fibres libériennes*. De même le bois, quand il est complètement développé, a ses vaisseaux entremêlés de parenchyme, qui est le *parenchyme ligneux*, et souvent de fibres de sclérenchyme, qui composent le *sclérenchyme ligneux* ou les *fibres ligneuses*. La figure 446 représente la section longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux collatéral aussi complet que possible, pris dans une Dicotylédone.

Appareil de soutien ou stéréome. — Dans les plantes inférieures pluricellulaires, le fait seul du cloisonnement, joint à la turgescence des cellules, donne au corps une solidité suffisante, sans qu'il ait besoin pour se supporter d'un appareil spécial. Il en est de même dans les plantes vasculaires submergées. La plupart des végétaux supérieurs, au contraire, qui se dressent dans l'air, s'y ramifient et y acquièrent de grandes dimensions, ont à l'intérieur du corps un appareil de soutien plus ou moins développé, que l'on peut comparer au squelette des animaux vertébrés. Il comprend d'abord : 1° les cellules isolées, les faisceaux ou la couche de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme qui s'étendent sous l'épiderme et qui entrent déjà, comme on sait, dans la composition de l'appareil tégumentaire; 2° les faisceaux ou gaines de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme

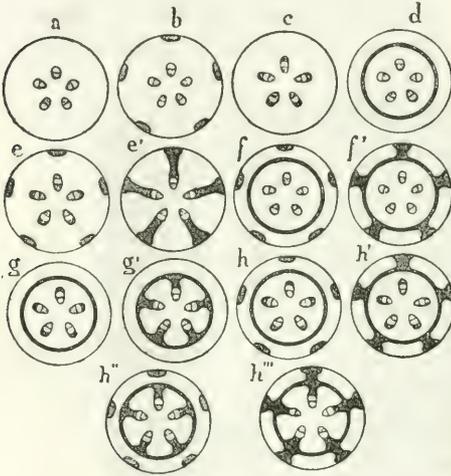


Fig. 447. — Principales dispositions de l'appareil de soutien dans une tige à cinq faisceaux libéroligneux collatéraux, en section transversale. Le stéréome est marqué en noir; le liber des faisceaux est laissé en blanc, le bois est pointillé; nul en a, le stéréome est simple en b, c, d, double en e, e', f, f', g, g', triple en h, h', h'', h'''.

annexés, comme on vient de le voir, aux faisceaux conducteurs; 3° enfin les éléments scléreux qui font partie intégrante du liber et du bois de ces faisceaux. Mais en outre il renferme des parties qui lui appartiennent en propre. On rencontre souvent, en effet, dans l'intervalle compris entre l'appareil tégumentaire et l'appareil conducteur, ainsi que dans l'espace circonscrit par ce dernier, des couches, des faisceaux, une colonne centrale ou des cellules isolées de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme. Il faut y joindre encore les poils scléreux des lacunes aérifères et l'endoderme quand il est lignifié. Tous ensemble, ces couches, ces faisceaux, ces gaines, ces massifs, ces éléments isolés, constituent l'appareil mécanique de solidification de la plante, auquel on a donné le nom de *stéréome*, appelant *stéréides* les cellules qui le composent, quelles qu'en soient la nature et la situation particulières (1).

1) Schwendener : *Das mechanische Princip im anatomischen Bau*. Leipzig, 1874.

Dans un membre donné, le stéréome est toujours disposé conformément au principe mécanique qui régit la construction d'une maison, d'une tour, d'un pont, etc., c'est-à-dire de manière à obtenir, avec la moindre dépense de matière, la plus grande solidité. Cette condition générale peut être satisfaite de bien des manières; aussi le stéréome affecte-t-il les dispositions les plus variées; il suffira d'indiquer ici les principales (fig. 447).

Le stéréome du membre se rattache quelquefois tout entier à une seule des trois origines énoncées plus haut. Il appartient tout entier soit à l'appareil tégumentaire (*b*) (tige des Prêles, etc.), soit à l'appareil conducteur (*c*) (tige de Bambou, etc.). Ou bien il est tout entier indépendant de ces deux appareils, formant soit une couche continue (*d*) (tige des Cucurbitacées, de *Pennisetum*, etc.), soit des faisceaux parallèles aux faisceaux conducteurs.

Le plus souvent, il se rattache à la fois à deux de ces trois origines, et cela de trois manières différentes : 1^o En partie hypodermique, en partie annexé aux faisceaux conducteurs (*e*) (tige de *Scirpus*, *Cyperus*, *Juncus*, etc., pétiole d'*Aralia*, etc.), ces deux parties pouvant d'ailleurs se rapprocher ou se confondre en une seule (*e'*) (*Erianthus*, etc.); c'est un cas très fréquent. 2^o En partie hypodermique et en partie indépendant (*f*) (tige de *Fimbristylis*, etc.), ces deux parties pouvant s'unir en une seule (*f'*). 3^o En partie annexé aux faisceaux conducteurs, en partie indépendant (*g*) (tige de *Typha*, *Rhaphis*, *Maranta*, etc.), ces deux parties pouvant se confondre en une seule (*g'*) (tige de *Juncus*, *Luzula*, etc.).

Enfin il se rattache parfois aux trois origines à la fois. Les trois parties peuvent être alors : 1^o indépendantes (*h*); 2^o unies deux par deux, la troisième restant libre (*h'*, *h''*); 3^o unies toutes les trois en un système unique (*h'''*) (tige des *Cladium Mariscus*, *Molinia cœrulea*, *Calamagrostis*, etc.). Dans le dernier cas (*h'''*), le stéréome forme un système continu, qui part de l'épiderme et s'avance plus ou moins loin vers l'intérieur, englobant les faisceaux et les rattachant les uns aux autres.

Ces diverses manières d'être de l'appareil mécanique sont d'ailleurs reliées l'une à l'autre par une foule de transitions.

Appareil conjonctif. — Au point de vue mécanique, tout ce qui est compris dans les intervalles des trois appareils précédents, tout ce qui sert à les réunir pour former le membre, constitue l'appareil conjonctif. L'appareil conjonctif est donc d'autant plus développé, toutes choses égales d'ailleurs, que les trois autres le sont moins. Si son rôle mécanique est peu important, en revanche c'est dans cet appareil conjonctif que s'accomplissent les actes chimiques d'assimilation, de mise en réserve, de sécrétion; c'est aussi dans sa masse que se trouvent creusés les méats, lacunes et canaux qui composent l'appareil aërifère; enfin c'est à ses dépens que se constitue l'appareil absorbant.

Appareil assimilateur. — L'assimilation du carbone à l'aide de la chlorophylle peut s'accomplir, il est vrai, par certaines parties de l'appareil tégumentaire, comme l'épiderme ou le collenchyme à cellules courtes; elle peut avoir lieu aussi dans l'appareil conducteur à l'intérieur des cellules du parenchyme libérien ou ligneux; mais elle s'opère éminemment par la région périphérique de l'appareil conjonctif, située au-dessous du système tégumentaire, notamment dans les tiges et dans les feuilles.

Appareil de réserve. — La mise en réserve a lieu en partie dans l'appareil conducteur lui-même. Les cellules du parenchyme libérien et ligneux contiennent souvent de l'amidon au printemps. Mais c'est surtout au sein de l'appareil conjonctif que cette fonction s'exerce, dans sa région centrale comme dans les tubercules de Pomme de terre et d'Asphodèle, ou dans sa région périphérique comme dans les tubercules de Ficaire et d'*Orchis*.

Appareil sécréteur. — La sécrétion s'opère assez souvent, on l'a vu, aux dépens du système tégumentaire et notamment de l'épiderme. On rencontre fréquemment le tissu sécréteur dans l'appareil conducteur et surtout dans le liber, plus rarement dans le bois. Mais souvent aussi, c'est dans l'appareil conjonctif que se trouvent différenciées les cellules sécrétrices.

Appareil absorbant. — Dans les plantes vasculaires, l'appareil absorbant est essentiellement constitué par l'assise périphérique du corps dénudé de la racine, laquelle appartient à l'appareil conjonctif. Il faut y ajouter, dans les végétaux aquatiques submergés, l'épiderme à membranes minces et peu ou point cutinisées de la tige et des feuilles. Cet épiderme peut d'ailleurs, chez diverses plantes terrestres, absorber aussi dans certains cas les liquides nutritifs.

Appareil aërifère. — Cet appareil comprend toutes les cavités aërifères du corps de la plante, quelle qu'en soit l'origine, qu'elles proviennent de la dissociation du tissu, de la destruction locale des cellules, ou simplement de la mort des cellules avec admission de l'air dans leurs cavités. Il comprend donc des portions de l'appareil tégumentaire, notamment les stomates par où il débouche dans l'air, les poils morts, le liège, le voile des racines aëriennes d'*Orchidées*. Il envahit parfois l'appareil conducteur; on voit, en effet, des vaisseaux du bois se résorber et être remplacés par de l'air dans beaucoup de plantes aquatiques; dans les végétaux terrestres, les mêmes vaisseaux sont souvent occupés en partie par de l'air, dans les cas de forte transpiration et d'incomplète provision d'eau dans le sol. Mais c'est surtout dans le système conjonctif que s'étendent les méats, lacunes, chambres et canaux. Dans les plantes aquatiques, les canaux aërifères cheminent parallèlement aux faisceaux conducteurs et sont disposés régulièrement par rapport à eux.

SECTION II

PHYSIOLOGIE DES TISSUS ET DES APPAREILS

Un tissu étant un ensemble de cellules douées des mêmes propriétés, un multiple de cellules, un appareil étant une association de tissus doués de propriétés analogues et tendant au même but, la physiologie spéciale des tissus se confond à bien des égards avec la physiologie spéciale des cellules qui les composent et celle des appareils avec celle des tissus qui les constituent. En poursuivant l'étude morphologique des tissus et des appareils, on a suffisamment indiqué le rôle particulier, mécanique ou chimique, dévolu à chacun d'eux, pour qu'il soit inutile d'y revenir ici. Mais du fait même de la juxtaposition des cellules en tissus cohérents, ainsi que de l'association des tissus en appareils massifs, il résulte cer-

taines propriétés nouvelles qu'il convient de signaler. On insistera notamment sur les tensions propres qui se développent dans les tissus et dans les appareils pendant la durée de la croissance et qui y persistent quelquefois quand la croissance a pris fin.

§ 11

Tension des tissus et des appareils (1).

Les deux causes principales de la tension des tissus sont la turgescence des cellules (voir p. 599) et l'imbibition des membranes.

Tension des divers tissus due à la turgescence des cellules. — Les tissus de cellules mortes : sclérenchyme, tissu criblé, tissu vasculaire, n'ont évidemment pas de tension de turgescence. Parmi les tissus de cellules vivantes, le méristème, primitif ou secondaire, n'a dans ses cellules qu'une turgescence très faible ou même nulle. La turgescence est faible également dans le liège, le parenchyme scléreux et le collenchyme. C'est dans l'épiderme, dans le tissu sécréteur et surtout dans le parenchyme à parois minces qu'elle atteint toute son intensité. Elle peut y devenir assez forte, comme on sait, pour faire filtrer à travers la membrane une partie du suc cellulaire ou des produits liquides de sécrétion, qui s'épanchent soit au dehors, soit dans des lacunes intérieures, soit dans une cellule voisine.

Dans un tissu turgescant, la tension totale, c'est-à-dire la pression exercée sur le milieu extérieur ou sur les tissus voisins, est une résultante assez compliquée des tensions élémentaires des cellules constitutives; elle est loin d'en être la somme, car les pressions exercées en sens contraire par les cellules contiguës s'annulent sur les faces de contact. Vient-on à dégager une cellule interne sur quelqu'une de ses faces en enlevant les cellules qui la recouvraient, on augmente de ce côté sa turgescence en supprimant les pressions antagonistes qui lui faisaient équilibre et on lui permet de prendre dans cette direction une croissance que celles-ci empêchaient. L'expérience se fait aisément en creusant une cavité dans le parenchyme d'une tige ou d'un pétiole; délivrées des pressions qui les comprimaient, les cellules qui bordent la cavité s'accroissent dans l'espace vide, s'y cloisonnent et s'y multiplient au point de le combler parfois complètement. La formation des thylles dans les vaisseaux est un phénomène du même ordre. À partir du moment où leur turgescence n'est plus équilibrée par la pression hydrostatique du liquide vasculaire, les cellules de parenchyme qui entourent le vaisseau préminent dans sa cavité à travers les ponctuations, s'y accroissent et s'y multiplient en se cloisonnant, de manière à l'oblitérer enfin entièrement.

Tension des divers tissus due à l'imbibition des membranes cellulaires. — La tension de turgescence est nulle, avons-nous dit, dans les tissus de cellules mortes et très faible dans les tissus de cellules vivantes dont les membranes sont fortement épaissies, comme dans l'épiderme âgé, le parenchyme scléreux et le collenchyme. Mais précisément dans ces divers cas, à cause de leur grande épaisseur, les membranes cellulaires peuvent absorber de l'eau et en perdre, de manière à modifier sensiblement le volume des cellules et celui du tissu tout entier;

(1) Sachs : *Traité de botanique*, p. 926, 1874.

d'où une pression, assez intense pour vaincre de très fortes résistances. Ce sont les pressions ou tractions dues à cette cause qui déterminent la déhiscence des fruits, des sporanges, des anthères, les mouvements si remarquables des arêtes de l'Avoine et du fruit des *Erodium*, enfin l'apparente réviviscence de ce qu'on appelle la Rose de Jéricho (*Anastatica hierochuntica*).

Les pressions ainsi engendrées dans le sclérenchyme ligneux, par exemple, sont très fortes, mais très différentes suivant les directions. La dilatation du bois sous l'influence de l'imbibition a son maximum dans le sens de la périphérie, son minimum dans le sens de la longueur, une valeur moyenne suivant le rayon. Ainsi dans l'Érable on a mesuré pour la dilatation : suivant l'axe 0,072, suivant le rayon 5,55, suivant la périphérie 6,59. Il en résulte que des tiges ligneuses prennent, en se desséchant, des fentes longitudinales, qui se referment quand elles viennent à s'imbibiter de nouveau; les changements de dimension dus à cette cause s'opèrent avec une force extraordinaire.

Tension relative des diverses couches d'un même tissu. — Qu'elle soit due à la turgescence des cellules ou simplement à l'imbibition de leurs membranes, la tension d'un tissu n'est pas toujours la même dans ses diverses parties. Si elle est plus forte dans une assise, plus faible dans l'assise voisine, il se développe entre ces deux assises, à l'intérieur du tissu, une tension relative, ou autogoniste. La première, en effet, distend passivement la seconde; celle-ci résiste et comprime passivement sa voisine. La tension relative est dite *positive* dans la première assise, dont l'extension naturelle est empêchée ou gênée, *negative* dans la seconde, qui est passivement distendue par la première. De même, comme on sait, dans une cellule turgescente, la tension relative qui s'exerce entre le contenu et la membrane est *negative* dans le contenu, *positive* dans la membrane (voir p. 600).

Si l'on vient à séparer l'une de l'autre ces deux assises de tissu, ainsi tendues en sens inverse et qui se font équilibre, la première s'allonge, la seconde se raccourcit. Et réciproquement, toutes les fois qu'une couche de cellules, isolée du tissu dont elle faisait partie, s'allonge, on en conclut que dans le tissu elle était en tension positive et que ses voisines étaient passivement distendues par elle. Si l'on isole, au contraire, une lame renfermant les deux bandes de tissu, cette lame se courbe, devenant concave du côté de la couche passivement distendue. Réciproquement, toutes les fois qu'une lame de tissu, une fois isolée, se courbe, c'est la preuve qu'il existait dans ce tissu une tension relative dont la courbure indique le sens.

Le sens seul de la tension relative est ainsi mis en évidence, nullement sa grandeur. Il faut se garder de croire, en effet, qu'il suffit de mesurer les changements de longueur des deux couches isolées d'un tissu, ou la grandeur de la courbure de la bande isolée qui les intéresse toutes deux, pour se faire une idée exacte de l'intensité de la tension, positive ou négative, qu'elles subissaient dans le tissu total. Un petit changement de longueur, une faible courbure, peut correspondre à une tension très forte; un grand changement de longueur, une forte courbure, à une tension très faible. Tout dépend de l'extensibilité et de la compressibilité des couches considérées. C'est seulement à égalité d'extensibilité des deux couches, que la mesure précédente serait fondée.

De pareilles tensions antagonistes entre les diverses assises d'un seul et même tissu ne sont pas rares. On les observe, par exemple, fortement accusées entre les couches externes et les couches internes du tissu filamenteux homogène qui constitue le pied des grands Champignons à chapeau (Agaric, Bolet, etc.). Il suffit, pour qu'elles se développent, qu'il s'établisse de bonne heure entre les diverses assises une différence notable, soit dans l'extensibilité ou l'élasticité des membranes, soit dans la capacité de turgescence des contenus cellulaires.

Tension des appareils. — Chacun des tissus qui entre dans la composition d'un appareil y apporte sa tension propre, due soit à la turgescence, soit à l'imbibition des membranes; ces diverses tensions se combinent et s'équilibrent dans une tension résultante, qui est la tension de l'appareil. Tout ce qu'on vient de dire de la tension relative des diverses couches d'un même tissu s'applique à plus forte raison, puisque les différences sont plus grandes, à la tension antagoniste des divers tissus d'un appareil. En isolant ces divers tissus, on reconnaîtra ceux dont la tension était positive dans l'appareil à ce qu'ils s'allongent, ceux dont la tension était négative à ce qu'ils se raccourcissent; en séparant une lame coupée à travers l'appareil, cette lame se courbe, devenant convexe du côté des premiers, concave du côté des seconds.

C'est surtout dans l'appareil tégumentaire, entre l'épiderme et l'hypoderme, dans l'appareil conducteur, entre le liber et le bois, dans le stéréome, entre le collenchyme et le sclérenchyme, dans l'appareil conjonctif, entre la zone externe et la région centrale, qu'on observe de fortes tensions antagonistes.

A leur tour, les divers appareils qui entrent dans la composition d'un membre y apportent leurs tensions propres. Ces tensions se combinent de diverses manières et s'équilibrent dans une tension résultante, qui est la tension du membre. On y reviendra plus loin, après avoir cherché comment les divers tissus et appareils se disposent pour constituer les membres de la plante : la racine, la tige, la feuille et la fleur; ce qui fera l'objet des quatre chapitres suivants.

CHAPITRE III

LA RACINE

La morphologie et la physiologie externes de la racine ont été traitées au chapitre III du livre I^{er} (p. 222 et p. 241). Il reste à étudier ici la morphologie interne, c'est-à-dire la structure de ce membre, et sa physiologie interne.

SECTION I

STRUCTURE DE LA RACINE

Établissons d'abord la structure de la racine à cette distance du sommet où le méristème primitif vient d'achever sa différenciation; c'est sa structure *primaire*.

Nous remonterons ensuite vers l'extrémité pour trouver l'origine de cette structure primaire. Puis nous redescendrons vers la base pour constater les changements qu'elle subit par les progrès de l'âge et qui la transforment souvent en une structure *secondaire* toute différente. Enfin, quand la racine se ramifie latéralement, il faut que nous sachions comment les radicelles prennent naissance dans son sein et de quelle façon leurs divers tissus se raccordent avec ceux de la racine mère.

§ 1

Structure primaire de la racine (1).

Lorsqu'il a terminé la différenciation progressive de son méristème, le corps de la jeune racine, déjà dépouillé de sa coiffe, se montre composé d'un manchon épais et mou, l'*écorce*, enveloppant un cylindre intérieur plus grêle et plus résistant, le *cylindre central*.

Écorce de la racine. — L'écorce est constituée par un parenchyme qui se compose d'une succession d'assises et de couches concentriques diversement conformées. Analysons ce parenchyme de dehors en dedans.

L'assise la plus externe est formée de cellules à membrane mince et peu ou point cutinisée au début, dont la plupart se prolongent en poils ordinairement simples et unicellulaires, qui sont les poils absorbants étudiés plus haut (p. 224 et p. 250). C'est l'*assise pilifère*. Elle n'est pas un épiderme, comme on l'a fait remarquer déjà (p. 622) et comme on le verra plus loin. Aussi ne renferme-t-elle jamais de stomates. Elle est ordinairement de courte durée; en remplissant leur rôle, les poils s'usent, se flétrissent et le plus souvent se détachent.

La seconde assise est composée de cellules polyédriques plus grandes que les précédentes, plus allongées suivant le rayon que suivant la circonférence, intimement unies par leurs larges faces radiales. A mesure que l'assise pilifère se flétrit, elles subérifient leurs membranes de manière à protéger le corps de la racine après que l'absorption y a pris fin. C'est l'*assise subéreuse*.

Au dessous s'étend une couche plus ou moins épaisse de cellules polyédriques disposées en assises concentriques, mais non en séries radiales, intimement unies entre elles sans laisser de méats, dont la dimension va croissant de dehors en dedans et dont le développement est centrifuge. C'est la zone externe de l'écorce proprement dite.

Elle est suivie d'une couche plus ou moins épaisse de cellules arrondies ou quadrangulaires sur la section transversale, disposées régulièrement à la fois en assises concentriques et en séries radiales, décroissant de grandeur par conséquent de dehors en dedans, et laissant entre leurs angles arrondis des méats quadrangulaires qui vont diminuant de la même manière. Le développe-

(1) Nägeli : Beiträge zur wiss. Botanik, I, 1858. — Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*, 1^{er} mémoire : *La Racine* (Ann. des sc. nat. 5^e série, XIII, 1871). — Russow : *Vergleichende Untersuchungen...* (Mémoires de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, XIX, 1872) et *Betrachtungen über Leitbündelgewebe*, Dorpat, 1875. — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 565, 1877. — Klinge : *Untersuchung der Gramineen- und Cyperaceenwurzel* (Mémoires de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, XXVI, 1879). — L. Olivier : *Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines* (Ann. des sc. nat. 6^e série, XI, 1881).

ment de cette couche est centripète. C'est la zone interne de l'écorce proprement dite.

Enfin l'assise la plus interne et aussi la plus jeune de cette couche, exactement

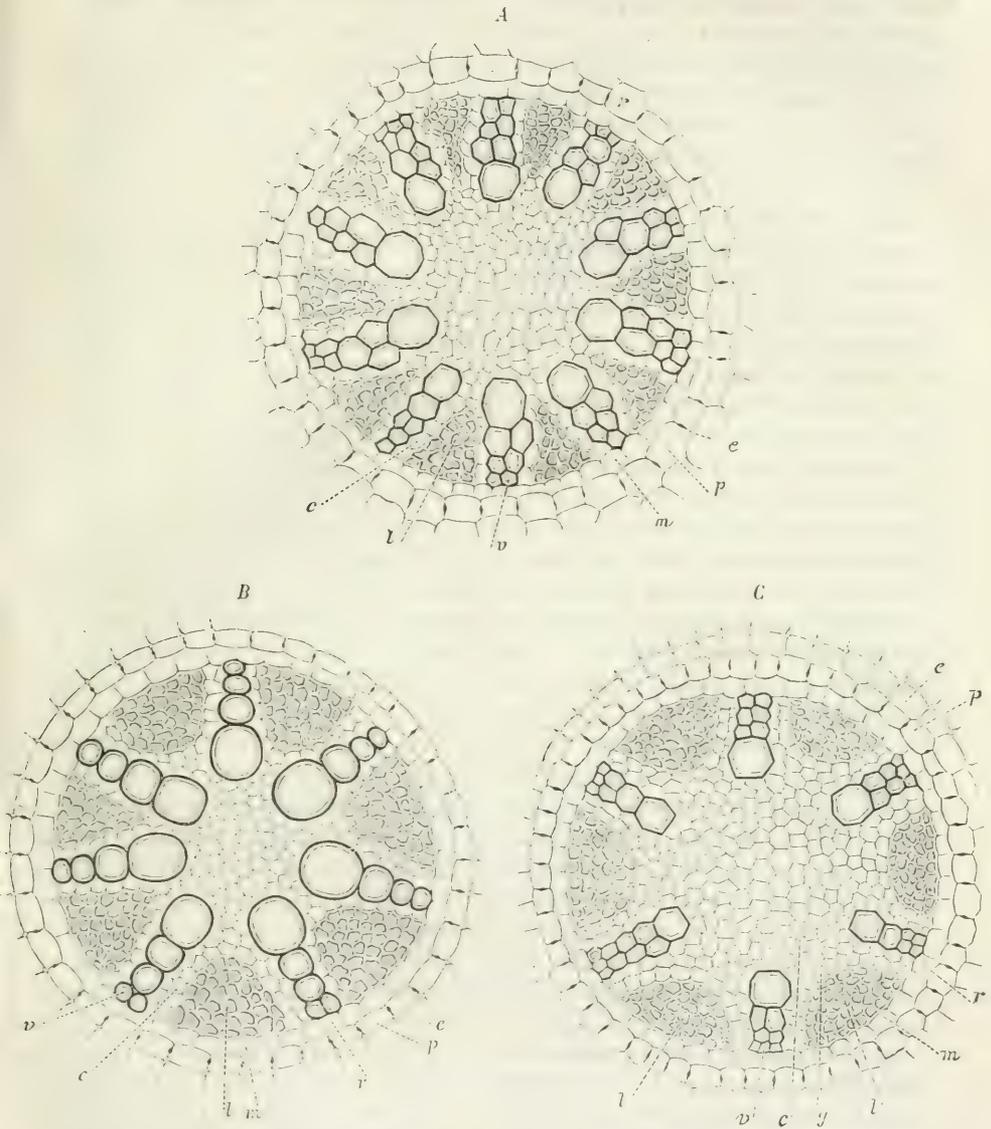


Fig. 448. — Sections transversales du cylindre central de la racine : A, dans une Cryptogame vasculaire (*Marattia laevis*) ; B, dans une Monocotylédone (*Colocasia antiquorum*) ; C, dans une Dicotylédone (*Artemisia elongata*), montrant l'identité de la structure primaire dans toutes les plantes vasculaires. *e*, assises internes de l'écorce proprement dite ; *p*, endoderme ; *m*, assise périphérique du cylindre ; *l*, faisceaux libériens ; *v*, faisceaux ligneux ; *c*, parenchyme conjonctif (moelle et rayons médullaires).

superposée aux précédentes (fig. 448, *p*), est formée de cellules à membranes subéritées, fortement unies entre elles et comme engrenées par un cadre de

plissements échelonnés le long de leurs faces latérales et transverses. En un mot, elle offre tous les caractères assignés plus haut à l'endoderme (p. 647). Cet endoderme entoure comme d'une ceinture le cylindre central.

Cylindre central de la racine. — Le cylindre central commence par une *assise périphérique* de cellules à parois minces (fig. 448. *m*), sans plissements ni subérification, abondamment pourvues de protoplasma, alternant avec celles de l'endoderme auxquelles elles sont intimement unies. Cette alternance, succédant tout à coup à la superposition radiale, s'ajoute aux caractères particuliers de l'endoderme pour rendre très nette la ligne de séparation de l'écorce et du cylindre central.

Contre cette assise périphérique, en des points équidistants, s'appuient un certain nombre de faisceaux ligneux (*v*) et, au milieu des intervalles qui les séparent, tout autant de faisceaux libériens (*l*). Les uns et les autres s'étendent parallèlement en ligne droite dans toute la longueur de la racine. Les faisceaux ligneux se projettent vers le centre en forme de lames rayonnantes, amincies en arête vers l'extérieur, progressivement épaissies vers l'intérieur, triangulaires par conséquent ou cunéiformes sur la section transversale. Ils sont composés de vaisseaux accolés dont le calibre, très étroit en dehors, s'élargit de plus en plus vers le centre et dont la différenciation est centripète. C'est le plus étroit, appuyé contre l'assise périphérique, qui se forme le premier; c'est le plus large et le plus interne qui s'achève le dernier. Les vaisseaux les plus étroits sont d'ordinaire annelés ou spiralés, toujours fermés; les plus larges sont habituellement réticulés, scalariformes ou ponctués, parfois ouverts. Les faisceaux libériens sont plus élargis dans le sens de la circonférence et se projettent moins loin vers le centre que les faisceaux ligneux. Ils sont composés de tubes criblés accolés, dont le calibre est plus étroit en dehors, plus large en dedans, et dont la différenciation est centripète.

Entre les faisceaux ligneux et libériens, occupant aussi tout l'espace qu'ils laissent libre au centre, s'étend un parenchyme à parois minces dont les cellules prismatiques sont plus étroites en dehors, où elles sont intimement unies, plus larges en dedans, où elles laissent souvent entre elles des méats. La lame rayonnante qui sépare latéralement deux faisceaux voisins ne compte ordinairement qu'une, deux ou trois épaisseurs de ces cellules. L'assise périphérique du cylindre central n'est, en somme, que la rangée la plus externe de ce parenchyme. On peut appeler *moelle* la région centrale libre, et *rayons médullaires* les lames rayonnantes qui passent entre les faisceaux pour faire communiquer la moelle avec l'assise périphérique.

Appareils constitutifs et symétrie de structure de la racine. — Tel est l'ensemble des tissus qui composent la racine. Comment s'y distribuent-ils entre les divers appareils? L'assise pilifère est l'appareil absorbant de la racine. L'assise subéreuse sous-jacente, jointe à l'endoderme également subérifié, en constitue l'appareil tégumentaire. Les faisceaux ligneux et libériens forment l'appareil conducteur. L'appareil conjonctif comprend à la fois le parenchyme cortical situé entre l'assise subéreuse et l'endoderme, qui relie l'appareil absorbant à l'appareil conducteur, et le parenchyme central qui rejoint l'endoderme aux faisceaux et ceux-ci entre eux. Enfin l'appareil aëriifère est constitué par

l'ensemble des méats et lacunes de la zone intérieure de l'écorce et de la région interne du parenchyme central. On étudiera tout à l'heure la disposition de l'appareil de soutien et de l'appareil sécréteur.

Ces divers appareils, et notamment l'appareil conducteur où le nombre des faisceaux ne descend pas normalement au-dessous de deux pour chaque sorte, sont symétriques par rapport à l'axe de croissance. Il en résulte que la structure de la racine est, dans sa totalité, symétrique par rapport à cet axe.

Que la racine soit terminale ou latérale, primaire, secondaire ou d'ordre quelconque, normale ou adventive, qu'elle appartienne à une Cryptogame vasculaire, à une Gymnosperme, à une Monocotylédone ou à une Dicotylédone, la structure générale et typique que l'on vient d'esquisser y demeure la même. Mais elle n'est pas sans offrir aussi, suivant sa nature et suivant les plantes, un certain nombre de modifications de détail dont il faut connaître les principales. Ces modifications intéressent les unes l'écorce, les autres le cylindre central. Reprenons donc une à une, à ce point de vue, les diverses parties qui composent ces deux régions.

Principales modifications de l'écorce de la racine. — 1^o Dans l'assise pilifère. — On sait que l'allongement en poils des cellules de l'assise pilifère varie beaucoup avec les conditions de milieu. Dans les circonstances habituelles de leur végétation, quelques plantes se montrent même dépourvues de poils radicaux, aussi bien si la racine est aquatique (*Elodea*, *Lemna*) que terrestre (Ophioglossées) ou aérienne (*Epidendrum*, *Vanda*, etc.). Chez quelques autres (*Lycopodium*, *Asolla*), les cellules de l'assise pilifère sont de deux sortes : les unes plus courtes, groupées côte à côte en un certain nombre, se développent en poils; les autres, plus longues, demeurent glabres. Il en résulte que les poils radicaux y sont disposés en pinceaux isolés (voir p. 225, fig. 62). Les poils se forment parfois très près du sommet, sous la coiffe qu'ils écartent (*Asolla*, *Triglochin*). On en trouve de rameux dans les *Brassica*, *Saxifraga*, etc., et de pluricellulaires dans certaines Broméliacées. Prolongées ou non en poils, les cellules de l'assise pilifère renferment quelquefois de la chlorophylle (*Asolla*, *Lemna*). Dans leur jeune âge, elles gélifient souvent sur leur face libre la couche externe de leur membrane (Graminées, Cypéracées, etc.). La couche de gelée ainsi formée détache la coiffe du corps de la racine, et plus tard se dissout dans le liquide du sol.

Dans certains cas, notamment dans les racines aériennes (nombreuses Orchidées, diverses Aroïdées, etc.), l'assise pilifère est persistante et forme un voile. Incolores ou colorées en brun plus ou moins foncé, mais toujours fortement subérifiées, ses membranes tantôt demeurent minces et sans sculpture (*Anthurium violaceum*, *Hartwegia comosa*, *Hoya carnosa*, etc.), tantôt s'épaississent soit dans toute la surface en ne laissant que des ponctuations, soit sur les arêtes (*Sarcopodium*, *Cirrhopetalum*), mais le plus souvent en forme de spires ou de réseau qui s'étendent sur toute la longueur des poils (*Vanilla planifolia*, *aphylla*, etc.). Il arrive souvent alors que l'assise pilifère ne demeure pas simple; de bonne heure ses cellules se cloisonnent, de manière à former une couche plus ou moins épaisse où l'on peut compter jusqu'à 18 rangées (certains *Cyrtopodium*), dont la plus externe se prolonge en poils dans des conditions

favorables. Isodiamétriques ou allongées dans le sens de la racine et intimement unies entre elles sans laisser de méats, toutes les cellules de cette couche pilifère sont semblables, pleines d'air ou d'eau, fortement subérifiées, ordinairement incolores, quelquefois brunes, parce que la membrane a bruni (*Eria stellata*, *Anthurium*, etc.), ou parce qu'elles contiennent une masse solide d'un rouge brun (*Trichotomia ferox*). Quelquefois lisses (*Trichotomia ferox*, *Homalomena*, *Aglaonema*, *Anthurium Miquelanium*, etc., divers *Crinum*), les membranes sont le plus souvent munies d'épaississements ordinairement spiralés (nombreuses Orchidées épiphytes, *Anthurium crassinervium*, *Imantophyllum*, etc.), parfois réticulés (*Sobralia*, *Dendrocolla*, *Vanda*). Il n'est pas rare qu'entre les tours de spire la membrane soit percée de trous, de manière à faire communiquer les cavités cellulaires entre elles et avec le milieu extérieur. Cette couche de cellules spiralées ressemble alors à celles de la tige des *Sphagnum* (voir fig. 442).

2° **Dans l'assise subéreuse.** — En même temps qu'elle les subérifie, l'assise subéreuse épaissit quelquefois beaucoup ses membranes, d'abord sur les faces externe et latérales, plus tard aussi sur la face interne (*Vanilla aromatica* et beaucoup d'autres Monocotylédones). Dans les séries longitudinales qui la composent, on voit assez souvent de longues cellules prismatiques alterner régulièrement avec de courtes cellules arrondies ou ovales; il en est ainsi au-dessous du voile dans les racines aériennes des Orchidées, Aroidées, etc. Quand les premières épaississent et lignifient leur membrane (*Oberonia*, etc.), les secondes la conservent mince et molle. Quelquefois, surtout dans les grosses racines, les cellules de cette assise se cloisonnent de bonne heure parallèlement à la surface de manière à former une couche subéreuse plus ou moins épaisse (*Asparagus*, *Phalangium*, *Dracæna*, *Phoenix*, *Typha*, *Pandanus*, etc.); elles se comportent alors comme celles de l'assise pilifère dans les exemples cités plus haut.

3° **Dans la zone corticale externe.** — Dans les racines très grêles (*Hordeum*, *Lemma*, *Elodea*, *Marsilia*, etc.) et même dans certaines racines de grosseur moyenne (*Polypodium*, etc.), la zone corticale externe à développement centrifuge fait défaut: les séries radiales de la zone interne viennent alors s'appliquer directement contre l'assise subéreuse, et toute l'écorce a un développement centripète. Ailleurs, au contraire, cette zone acquiert une très grande épaisseur au détriment de la zone interne et forme à elle seule la presque totalité de l'écorce proprement dite (*Monstera*, *Epidendrum*, *Cycas*, *Marattia*, etc.). Elle laisse alors des méats entre ses cellules; chez les Monstérinées, il se développe dans ces méats des poils seléreux en navette ou en II (fig. 441) (*Raphidophora*, *Tornelia*, etc.) Quand la racine est aérienne ou aquatique, cette zone est abondamment pourvue de chlorophylle. Ordinairement minces, lisses ou ponctuées, les membranes de ces cellules s'épaississent parfois soit aux angles en formant du collenchyme (Monstérinées, etc.), soit en rubans spiralés ou réticulés (certaines Fougères: *Polypodium*, *Phymatodes*, *Acrostichum*, etc.; *Podocarpus*, etc.), soit en bandes disposées en forme de cadres sur les deux ou trois assises externes (*Torreya*). Les plus extérieures deviennent parfois seléreuses, creusées de canalicules, et forment une couche dure au-dessous de l'assise subéreuse (diverses Graminées

et Cypéracées, Lycopode, etc.). Les membranes sont ordinairement incolores, mais chez bon nombre de Fougères elles se colorent progressivement en brun rougeâtre de dehors en dedans.

4° **Dans la zone corticale interne.** — Dans les racines les plus grêles (*Lemna minor*, etc.), la zone corticale interne se réduit à deux assises de cellules superposées, dont la plus intérieure est l'endoderme. Il en est quelquefois de même dans les racines épaisses quand la zone externe y prend, comme on vient de le voir, un développement prédominant. Ailleurs, au contraire, elle se développe beaucoup plus que la zone externe (*Pontederia*, *Heleocharis*, etc.). Dans les plantes aquatiques ou marécageuses, où elle est très épaisse, les méats de sa région externe grandissent beaucoup et s'unissent pour former de larges canaux aëri-fères, étendus dans toute la longueur de la racine, séparés latéralement par un seul plan de cellules, dépourvus de diaphragmes, et qui se prolongent parfois vers l'intérieur jusque contre l'endoderme. Dans les Graminées et les Cypéracées, les grandes lacunes de cette zone ont une autre origine : elles proviennent de la mort locale des cellules externes, dont les membranes flétries se rabattent en formant dans la lacune une série de lamelles verticales, tendues radialement chez les Cypéracées, tangentiellement chez les Graminées. Parfois cette destruction s'étend à tout le pourtour de cette région externe, à l'exception d'une seule série radiale de cellules qui réunit l'écorce externe à la région intérieure de l'écorce interne (*Andropogon*, *Cyperus*, etc.). Ailleurs, au contraire, notamment chez un grand nombre de Fougères (Polypodiacées, Osmondacées, etc.), la zone interne de l'écorce est tout aussi bien dépourvue de méats que la zone externe.

Certaines cellules de la zone interne épaississent parfois leurs membranes en forme de collenchyme (Marattiacées, etc.), et même les lignifient en produisant du parenchyme scléreux. Ainsi, dans les Monstérinées (*Raphidophora*, *Tornelia*, *Scindapsus*, *Monstera*, etc.), plusieurs rangées cellulaires concentriques, séparées de l'endoderme par quatre ou cinq assises ordinaires, forment un manchon scléreux continu. Ce manchon est plus épais dans les *Carex*, où il commence contre l'endoderme, plus épais encore dans l'*Agave*, où il comprend l'endoderme lui-même et où toutes les cellules de l'écorce interne épaississent leurs membranes, les lignifient et les colorent d'abord en jaune, puis en rouge vif. Il en est de même chez un grand nombre de Fougères, où, à partir de l'endoderme, qui garde ses parois minces, l'écorce interne épaissit et lignifie progressivement ses membranes, soit également sur toutes les faces des cellules (*Polypodium*, *Blechnum*, *Phymatodes*, etc.), soit davantage sur les faces interne et latérales (*Scolopendrium*, etc.); ce manchon scléreux est çà et là interrompu en face des faisceaux ligneux du cylindre central. L'interruption est plus large lorsque la sclérose demeure localisée en face des faisceaux libériens sous forme d'autant d'ares épaissis (*Anthurium*, etc.). Chez certaines Conifères (*Thuia*, *Cupressus*, *Taxus*, *Torreya*, etc.), l'épaississement et la lignification se localisent d'une manière remarquable sur l'avant-dernière assise de l'écorce interne, en contact avec l'endoderme. Les cellules de cette assise portent, au milieu de leurs faces latérales et transverses, une forte bande d'épaississement; ces bandes s'unissent en forme de cadres rectangulaires qui se juxtaposent d'une cellule à l'autre et donnent à l'assise tout entière une grande solidité. Ces cadres s'étendent parfois sur

plusieurs des assises qui entourent l'endoderme (*Sequoia*, etc.); ailleurs, ils passent peu à peu vers l'extérieur à un épaississement spiralé et réticulé qui envahit toute l'écorce jusqu'à l'assise subéreuse (*Podocarpus*).

5° **Dans l'endoderme.** — Simple partout ailleurs, l'endoderme se cloisonne chez les Prêles et se subdivise en deux assises superposées, dont l'externe seule porte les plissements. Les cellules endodermiques gardent souvent leurs parois minces. Il n'est pas rare pourtant qu'elles s'épaississent fortement et se lignifient; parfois c'est également sur toutes les faces (fig. 451) (*Epitendrum*, *Dendrobium*, *Primula Auricula*, etc.); ordinairement c'est beaucoup plus sur les faces interne et latérales, en forme de fer à cheval (*Smilax*, *Ruscus*, *Lilium*, *Iris*, *Caryota*, *Typha*, *Vanilla*, etc.). La sclérose de l'endoderme s'opère quelquefois par places, de manière que l'assise se trouve partagée en une alternance régulière d'ares à parois épaisses en regard des faisceaux libériens et d'ares à parois minces vis-à-vis des faisceaux ligneux. Les premiers sont ordinairement plus larges que les seconds (fig. 451) (*Epitendrum*, *Philodendron*), quelquefois au contraire plus étroits (*Dendrobium*, *Anthurium*). Sans s'épaissir, les membranes des cellules endodermiques se colorent parfois de bonne heure en rouge, excepté en face des faisceaux ligneux (Conifères).

Principales modifications du cylindre central de la racine. — 1° **Dans l'assise périphérique.** — L'assise périphérique du cylindre central manque chez

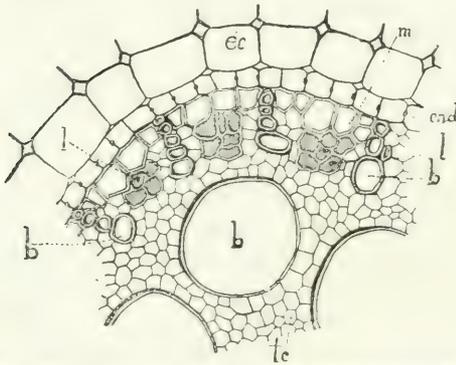


Fig. 449. — Portion d'une section transversale d'une racine de Maïs. *ec*, avant-dernière assise de l'écorce; *cnd*, endoderme; *m*, assise périphérique, interrompue en dehors des faisceaux ligneux *b*; plusieurs de ces derniers ont en dedans un large vaisseau isolé; *l*, faisceaux libériens; *tc*, parenchyme conjonctif.

les Prêles; les faisceaux libériens et ligneux s'y appliquent directement contre l'endoderme dédoublé. Elle est interrompue en face des faisceaux ligneux (fig. 449) dont les arêtes touchent l'endoderme, chez beaucoup de Graminées (*Hordeum*, *Secale*, *Avena*, *Poa*, *Festuca*, etc.) et Cypéracées (*Carex*, *Scirpus*, etc.). Ailleurs, au contraire, elle se cloisonne et se multiplie en une couche plus ou moins épaisse, soit dans tout son pourtour (*Smilax*, *Dactylis*, *Pinus*, *Cycas*, *Lycopodium*, etc.), soit seulement en face des faisceaux ligneux en demeurant simple en dehors des faisceaux libériens (Papilionacées, etc.), ou inversement

(fig. 451). Elle garde ordinairement ses membranes minces, alors même que l'endoderme devient scléreux (*Typha*, *Caryota*, *Lilium*, *Iris*, etc.); pourtant il n'est pas rare qu'elle se sclérifie comme l'endoderme (fig. 451), mais plus tard (*Vanilla*, *Smilax*, etc.).

2° **Dans les faisceaux ligneux et libériens.** — Le nombre des faisceaux ligneux et libériens qui alternent contre l'assise périphérique varie beaucoup suivant les plantes, et dans la même plante suivant la grosseur de la racine et le diamètre du cylindre central. Il s'abaisse à deux dans les racines les plus grêles

(fig. 450); il s'élève au delà de cent dans les plus grosses (Palmiers, Pandanées, etc.). C'est seulement dans la racine terminale qu'il offre de la fixité. Il y est le plus souvent de deux (Crucifères, Ombellifères, Lupin, Betterave, Ail, Cyprès, etc.), quelquefois de trois (Pois, Lentille, etc.), souvent de quatre (Haricot,

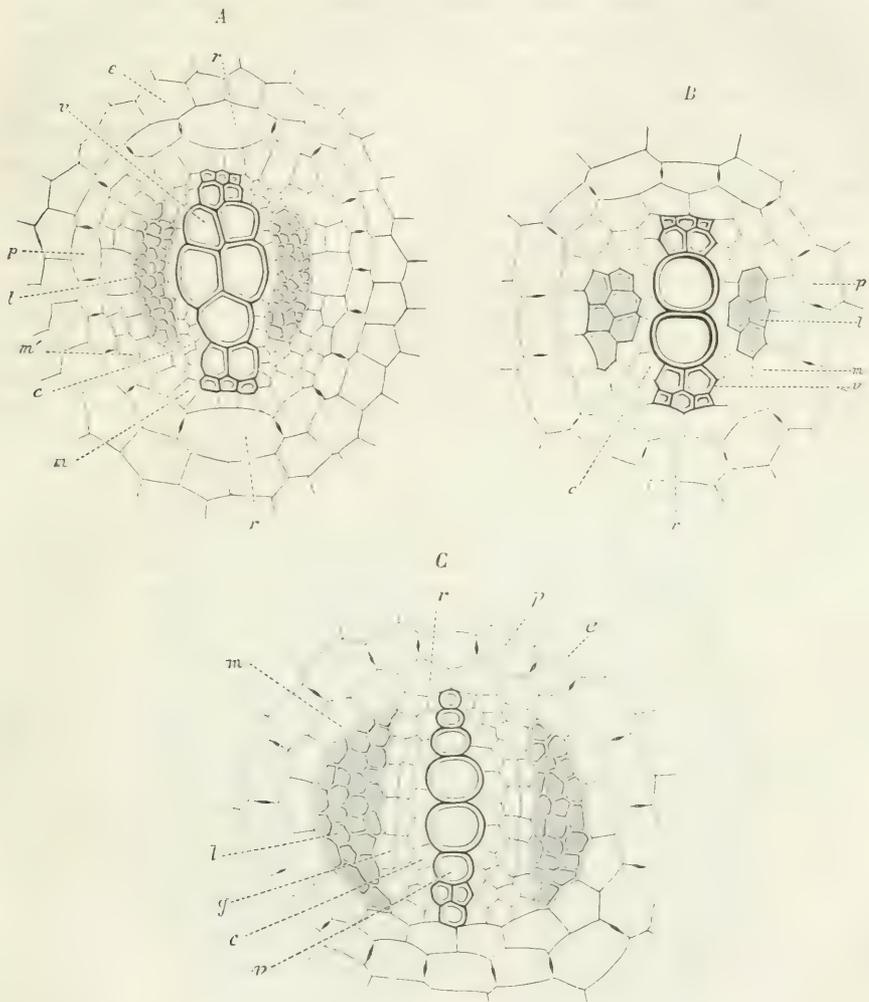


Fig. 450. — Sections transversales du cylindre central d'une racine binaire: A, dans une Cryptogame vasculaire (*Cyathea medullaris*); B, dans une Monocotylédone (pivot de l'*Allium Cepa*); C, dans une Dicotylédone (jeune pivot du *Beta vulgaris*), montrant l'identité de la structure primaire dans toutes les plantes vasculaires; mêmes lettres que fig. 448.

Courge, Balsamine, Ricin, etc.), rarement de cinq (Fève), six (Aulne, etc.), huit (Hêtre, etc.). Cette fixité n'est d'ailleurs pas toujours absolue; la Capucine et l'Œillet d'Inde, par exemple, ont tantôt deux, tantôt quatre faisceaux ligneux et libériens dans leur racine terminale; le Marronnier en a tantôt six et tantôt huit.

La dimension des faisceaux, notamment leur développement suivant le rayon,

varie à la fois suivant les plantes, et dans une même plante suivant le diamètre de la racine.

Le faisceau ligneux peut se réduire à un seul vaisseau étroit, appliqué contre l'assise périphérique (*Hydrocharis*, beaucoup de *Carex*, etc.). On voit alors assez souvent l'axe du cylindre central occupé par un large vaisseau, accolé aux vaisseaux externes (*Potamogeton lucens*), ou séparé d'eux par un ou deux rangs de cellules conjonctives (*Hydrocleis*, *Elodea*). Ailleurs, il comprend deux ou trois vaisseaux superposés suivant le rayon (*Poa*, *Bromus*, *Hordeum*, *Pontederia*, etc.), avec ou sans vaisseau axile. Ordinairement il contient un plus grand nombre de vaisseaux disposés, soit en une seule série radiale comme les tuyaux d'un jeu d'orgue (Ombellifères, etc.), soit en plusieurs séries accolées en une lame à section coniforme, parfois dilatée en éventail (Cycadées). Quelquefois les vaisseaux les plus étroits s'étalent contre l'assise périphérique en une rangée tangentielle, de sorte que le faisceau offre sur la section la forme d'un T (Asperge). Quand les faisceaux acquièrent ainsi un développement notable dans le sens du rayon, il arrive souvent qu'ils se touchent deux à deux par leurs larges vaisseaux internes, en formant sur la section des sortes de V qui comprennent entre leurs branches les faisceaux libériens alternes. Tant qu'il ne se projette pas trop loin vers le centre, le faisceau reste continu; mais si le nombre des vaisseaux y dépasse une certaine limite, il se montre disjoint (fig. 451). Les larges vaisseaux internes se trouvent séparés de la lame rayonnante externe, et les uns des autres, par un ou plusieurs rangs de cellules conjonctives (grosses racines des *Tornelia*, *Dracæna*, *Pandanus*, etc.). Il est clair que les faisceaux du cylindre ne peuvent pas tous être disjoints, ni l'être tous au même degré. Aussi observe-t-on alors une alternance assez régulière entre les faisceaux moins développés, qui sont continus, et les faisceaux plus développés, qui sont disjoints à divers degrés.

Dans certaines plantes aquatiques, les vaisseaux résorbent leur membrane plus ou moins vite après son épaissement et sont remplacés par autant de lacunes (*Alisma*, *Hydrocleis*, *Aponogeton*, *Elodea*, etc.). Ils la résorbent quelquefois avant son épaissement (*Najas*, *Vallisneria*, *Lemna*).

Le faisceau libérien offre une série de modifications parallèles à celles du faisceau ligneux et donne lieu à des remarques analogues. Réduit parfois à un seul tube criblé (*Elodea*, *Triglochin*, *Aponogeton*, etc.), ou à deux ou trois tubes criblés (*Triticum*, *Paspalum*, etc., *Pontederia*, etc.), il en renferme ordinairement un assez grand nombre. Le paquet ainsi formé s'étale suivant la circonférence, si les faisceaux sont peu nombreux et espacés, surtout s'il n'y en a que deux (fig. 450); ils s'allongent suivant le rayon s'ils sont nombreux et rapprochés (fig. 448), mais ils se projettent toujours moins loin vers le centre que les faisceaux ligneux alternes. Dans ce dernier cas, les tubes criblés internes sont d'ordinaire beaucoup plus larges que les externes. Enfin, si le nombre des tubes augmente au delà d'une certaine limite, le faisceau libérien se montre disjoint, les larges tubes criblés internes étant séparés du paquet extérieur, et les uns des autres, par des cellules conjonctives (*Tornelia*, *Pandanus*, etc.). La même racine offre alors des faisceaux libériens de plusieurs dimensions, les uns petits et continus, les autres plus ou moins grands et à divers degrés disjoints, qui alternent assez régulièrement à la périphérie du cylindre central. Les fais-

ceaux libériens sont presque toujours dépourvus de fibres de sclérenchyme. Pourtant, chez les Papilionacées (Haricot, Pois, Lupin, etc.), les Anonacées, Celtidées, Cycadées, on y trouve un arc de fibres blanches en dehors des tubes criblés.

5° **Dans le parenchyme conjonctif.** — Le volume du parenchyme conjonctif varie beaucoup avec le diamètre du cylindre central. Dans les racines grêles, il arrive fréquemment que les faisceaux ligneux, prenant toute la longueur du rayon, viennent se toucher au centre, en formant soit une bande diamétrale (fig. 450), soit une étoile à trois, quatre, cinq rayons, etc. Le parenchyme conjonctif se réduit alors à une ou deux assises de cellules qui bordent chaque faisceau libérien. Dans les racines les plus grêles, il s'annule même tout à fait, le cylindre central pouvant se réduire, sous l'assise périphérique, à deux vaisseaux et à deux tubes criblés alternes, directement en contact. Dans les grosses racines, au contraire, où les faisceaux ligneux ne s'étendent que sur une petite partie du rayon, le parenchyme conjonctif remplit le large espace laissé libre au centre, ainsi que les intervalles entre les diverses parties des faisceaux quand ils sont disjoints.

Quand il est très développé, il conserve parfois ses membranes minces dans

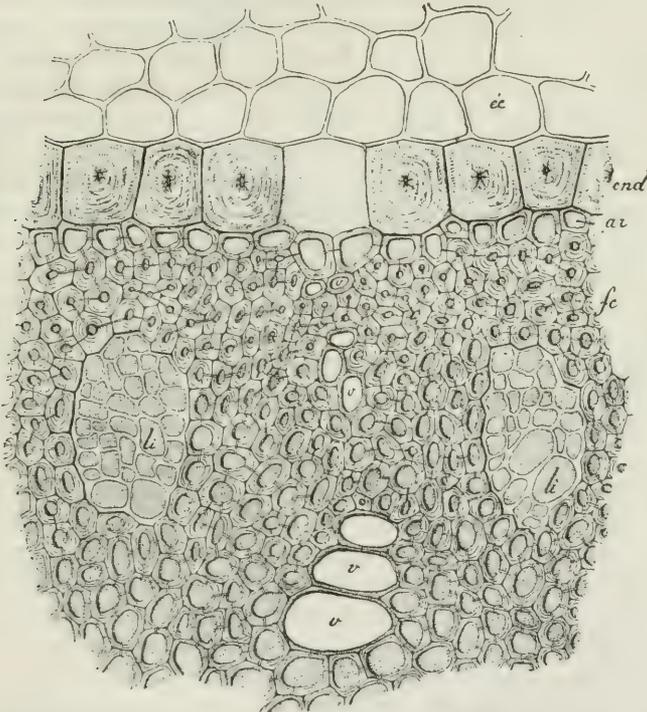


Fig. 451. — Portion d'une section transversale d'une racine âgée de *Vanda multiflora*. Sclérose complète : 1° de l'endoderme *end.*, à l'exception de la cellule située en face de chaque faisceau ligneux *v* ; 2° de la couche périphérique, formée ici en dehors des faisceaux libériens de quatre ou cinq assises, dont l'externe *ar* se lignifie la dernière ; 3° du parenchyme conjonctif. *li*, faisceaux libériens ; *v, v, v*, faisceau ligneux dissocié en trois groupes.

toute son étendue (Valériane, Asphodèle, etc.) ; mais souvent il les épaisit et les lignifie fortement (fig. 451). Plus ou moins précoce et plus ou moins complète

suivant les plantes, cette sclérose est d'abord centripète. Elle commence de chaque côté de la région moyenne des faisceaux ligneux, en laissant pourtant entre les premières cellules épaissies et la paroi des vaisseaux une assise de cellules à parois minces. De là elle progresse peu à peu vers l'intérieur et latéralement, et ne tarde pas à se rejoindre en un anneau continu en passant sur le bord interne des faisceaux libériens. Après quoi, elle s'avance plus ou moins rapidement vers le centre. C'est plus tard seulement que les cellules qui bordent les vaisseaux les plus étroits des faisceaux ligneux s'épaississent à leur tour et que la sclérose s'étend, comme il a été dit plus haut, aux cellules de l'assise périphérique situées en dehors des faisceaux libériens; dans cette seconde période, elle est centrifuge. La lignification est souvent complète (*Agave*, nombreuses Aroïdées, etc.); mais souvent aussi elle s'arrête dans sa marche vers l'intérieur et laisse subsister au centre une masse plus ou moins considérable de larges cellules à parois minces, contenant souvent de l'amidon, séparées par des méats aérifères, une véritable moelle (*Asparagus*, *Brassia* et autres Orchidées, *Alpinia*, etc.). Dans les grosses racines à faisceaux disjoints, la sclérose centrale s'opère d'abord autour des groupes ligneux et libériens épars dans le parenchyme conjonctif, de manière à former à chacun de ces groupes une gaine scléreuse, puis elle réunit ensemble plusieurs de ces groupes libériens et ligneux en un massif complexe. Elle s'arrête alors, en laissant le reste à l'état de parenchyme à parois minces rempli d'amidon (*Pandanus*, *Freycinetia*, etc.), ou bien elle envahit peu à peu jusqu'au centre tout le tissu conjonctif (*Dracæna*, *Monstera*, etc.).

Disposition du sclérenchyme dans la structure primaire. Constitution du stéréome de la racine. — La solidité dont la racine a besoin pendant sa période primaire lui est assurée d'ordinaire par la sclérose progressive et locale du parenchyme de l'écorce et surtout de celui du cylindre central, phénomène dont on vient d'étudier les principales modifications (fig. 451). C'est donc par du parenchyme scléreux, quelquefois par des poils scléreux internes, quelquefois aussi par du collenchyme, que le stéréome se constitue dans la structure primaire. Pourtant, du sclérenchyme proprement dit vient parfois s'y ajouter. Il se développe aussi bien dans l'écorce que dans le cylindre central. Dans l'écorce, il forme soit une couche continue plus ou moins épaisse, située au-dessous de l'assise subéreuse (certains *Philodendron*), soit des faisceaux épars dans la zone externe et dans la zone interne (*Pandanus*, *Philodendron*), soit à la fois une couche fibreuse en dehors et des faisceaux fibreux en dedans (*Phoenix*, etc.); chez les *Philodendron*, chacun des faisceaux de sclérenchyme contient dans son axe un canal oléorésineux. Dans le cylindre central, il forme des faisceaux fibreux disséminés dans le parenchyme conjonctif, faciles à reconnaître d'avec les portions sclérifiées de ce parenchyme (*Pandanus*, *Cyclanthus*, etc.).

Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la racine. — On trouve souvent, disséminées dans l'écorce de la racine, des cellules de forme ordinaire renfermant de l'huile essentielle, de la résine, du tannin, de l'oxalate de chaux en raphides, en macles radiées ou en cristaux isolés. Quelquefois ces cellules sécrétrices se groupent en une ou plusieurs assises. Dans l'Acore et la Valériane, par exemple, les cellules de la seconde assise corticale sont toutes remplies d'huile essentielle; de même, contre le bord externe de

l'anneau scléreux signalé plus haut chez les Monstérinées, s'appuie une assise de petites cellules contenant chacune un cristal d'oxalate de chaux.

Les grandes cellules laticifères rameuses de la tige des Euphorbes étendent leurs branches dans les racines; on les y rencontre à la fois dans l'écorce externe sous l'assise subéreuse et dans le cylindre central à l'intérieur des faisceaux libériens. Les cellules laticifères ou tannifères disposées en files longitudinales, simples ou anastomosées en réseau, sont quelquefois localisées dans l'écorce (Marattiacées); le plus souvent elles sont confinées dans le cylindre central, annexées aux faisceaux libériens qui en possèdent une de chaque côté (diverses Aroïdées : *Colocasia*, *Xanthosoma*, *Syngonium*, etc.).

Les canaux sécréteurs se localisent aussi tantôt dans l'écorce, tantôt dans le cylindre central, tantôt dans les deux régions à la fois. Ainsi la racine du *Clusia* a des canaux laticifères rangés en trois cercles, deux dans la zone externe, un dans la zone interne de l'écorce; celle des *Philodendron* et *Homalomena* a des canaux oléorésineux disposés ordinairement en plusieurs cercles dans l'écorce, entourés chacun dans le premier genre d'une gaine de sclérenchyme qui manque dans le second. Dans les Composées, les canaux oléifères se rapprochent du cylindre central, car ils sont entaillés dans l'épaisseur même de l'endoderme en dehors des faisceaux libériens. A cet effet, un certain nombre de cellules endodermiques, formant un arc superposé au milieu du faisceau libérien, se dédoublent par une cloison tangentielle située en dehors des plissements. En arrondissant leurs angles, ces cellules produisent des méats quadrangulaires où elles déversent une huile jaune ou verdâtre. L'arc de canaux oléifères ainsi constitué peut comprendre jusqu'à 15-20 méats (*Cirsium*, *Serratula*, etc.); il en contient souvent 5-10 (*Helianthus*, *Tagetes*, etc.); il se réduit quelquefois à 2 ou à 1 (*Cotula*, *Senecio*, *Bellis*, *Erigeron*, etc.).

Dans les Umbellifères et les Araliacées, les canaux oléifères sont disposés, au contraire, à la périphérie du cylindre central. Ils sont de deux sortes. Les premiers, entaillés dans l'épaisseur même de l'assise périphérique, forment un arc plus ou moins large en face de chaque faisceau ligneux; les canaux de cet arc sont toujours en nombre impair; le médian, situé en face du vaisseau le plus étroit, est quadrangulaire, les autres triangulaires. Les seconds sont disposés un à un au milieu du bord externe de chaque faisceau libérien.

Le *Pittosporum Tobira* a, comme les plantes précédentes, un arc de canaux oléifères creusés dans l'épaisseur de l'assise périphérique du cylindre central vis-à-vis de chaque faisceau ligneux; mais le canal libérien, au lieu d'occuper le milieu du bord externe, est placé à l'intérieur du faisceau. Ailleurs, les deux dispositions ici réunies se montrent isolément. Ainsi, dans le Pin et le Mélèze, les canaux résineux, entaillés dans la partie interne de l'épaisse couche périphérique du cylindre central, sont disposés un par un en dehors de chaque faisceau ligneux qui se bifurque en Y pour l'envelopper; il n'y en a pas dans les faisceaux libériens. Au contraire, dans les Térébinthacées et Burséracées, certaines Clusiacées (*Xanthochymus*, *Rhœdia*), diverses Conifères (*Araucaria*, *Widdringtonia*), on voit un ou plusieurs canaux sécréteurs à l'intérieur de chaque faisceau libérien; il n'y en a pas en face des faisceaux ligneux. Dans les *Cedrus*,

Abies, *Pseudolarix*, c'est le centre de l'appareil conjonctif qui est occupé par un canal résineux axile, le seul que la racine possède.

Enfin, certaines Clusiacées offrent des canaux sécréteurs à la fois dans l'écorce et dans le cylindre central. Ainsi, les *Mammea* et *Calophyllum* ont à la fois de nombreux canaux oléorésineux dans l'écorce et un canal d'apparition assez tardive au centre de chaque faisceau libérien.

L'appareil sécréteur de la racine comprend quelquefois plusieurs sortes de cellules sécrétrices. Ainsi, par exemple, la racine de certaines Composées (*Scolymus*, *Lapsana*) renferme à la fois des canaux sécréteurs en dehors du liber dans l'endoderme, et des cellules laticifères disposées en séries fusionnées à l'intérieur des faisceaux libériens. Pourtant cette coexistence est rare; en général, les diverses formes du tissu sécréteur de la racine tendent à se substituer l'une à l'autre et à se remplacer, comme on l'a dit en général (p. 658).

Structure des racines tuberculeuses. — Quand la racine se renfle en tubercule pendant sa période primaire, le gonflement est toujours provoqué par un développement excessif du parenchyme; mais la chose peut avoir lieu de deux manières différentes: par l'écorce ou par le cylindre central.

Dans les racines tuberculeuses de Ficaire, la masse du tubercule est formée par le développement considérable de l'écorce, dont les larges cellules sont gorgées d'amidon; le cylindre central y est très grêle. Dans les tubercules radicaux des *Orchis*, *Ophrys*, etc., qui résultent de la conerescence de plusieurs racines (voir p. 259, fig. 66 et 67), c'est encore l'écorce commune à toutes les racines qui réunit en une seule masse leurs cylindres centraux fort étroits, entourés chacun par son endoderme; cette écorce commune est très développée et ses cellules contiennent, les unes du mucilage, les autres de l'amidon. C'est encore par un développement considérable de l'écorce que les racines de *Jussiaea* (fig. 69, p. 240) se renflent en flotteurs. Ici les cellules corticales sont toutes rameuses, et, en ajustant leurs bras bout à bout, elles laissent entre elles de grands méats pleins d'air.

Il en est tout autrement dans les racines tuberculeuses des *Asphodelus*, *Hemerocallis*, *Calathea*, etc. Ici, l'écorce a une épaisseur ordinaire. C'est le cylindre central très développé qui constitue la masse charnue. Il est formé d'un énorme tissu conjonctif parenchymateux, à la périphérie duquel alternent un grand nombre de très petits faisceaux ligneux et libériens, jusqu'à 80 et 100 de chaque sorte. Quelques-uns des premiers ont leur vaisseau interne séparé des autres et isolé dans la moelle, entouré par une assise de cellules étroites, autour de laquelle se forment çà et là quelques cellules scléreuses.

Structure des racines dichotomes. — Quand la racine se ramifie par dichotomie, ce qui n'a lieu que chez les Lycopodiacées, le nombre des faisceaux du cylindre central va diminuant à chaque dichotomie et bientôt se réduit à deux pour chaque sorte. A la bifurcation suivante, chaque branche emporte avec elle un faisceau ligneux et deux moitiés de faisceaux libériens, qui s'unissent l'une à l'autre en forme d'arc. Constitué par un seul faisceau ligneux cunéiforme et par un seul faisceau libérien étalé en arc et diamétralement opposé au premier, le cylindre central a perdu dès lors sa symétrie normale par rapport à l'axe; il n'est plus symétrique que par rapport à un plan, qui est le plan de bifurca-

tion. On dirait d'un faisceau libéroligneux collatéral. Cette structure singulière se conserve désormais dans toutes les dichotomies ultérieures, parce que chaque branche entraîne la moitié du faisceau ligneux avec la moitié du faisceau libérien opposé. Il en est ainsi dans les *Lycopodium*.

Dans les *Selaginella* et *Isoetes*, le tronc principal de la racine possède déjà cette structure anormale, qui se continue ensuite dans toutes ses bifurcations. Cela tient sans doute à ce que chez ces plantes la racine primaire, dont le cylindre central contient deux faisceaux ligneux et deux faisceaux libériens, subit à l'intérieur même de la tige où elle naît une première bifurcation; l'une des branches avorte, l'autre se développe seule au dehors en simulant un tronc primaire.

Si l'on réfléchit que, lorsque l'organe possède cette structure symétrique par rapport à un plan, il n'est pas une racine complète, mais seulement l'une des branches d'une racine bifurquée, on voit que la règle énoncée plus haut, sur la symétrie de la racine par rapport à un axe, conserve sa généralité.

Structure des racines-suçoirs. — Quand la racine se développe en suçoir (voir p. 257), sa structure primaire se dégrade beaucoup. Les petits suçoirs de la *Cuscuta*, par exemple, n'ont ni coiffe, ni cylindre central distinct. Leur écorce, réduite pour ainsi dire à l'assise pilifère, prolonge toutes ses cellules en un faisceau de longs poils qui s'enfoncent dans le tissu de la plante nourricière. Les poils du centre du faisceau se continuent à leur base par des cellules annelées qui, à leur tour, viennent s'insérer sur les vaisseaux de la tige à l'intérieur de laquelle la racine a pris naissance (fig. 452). La coiffe manque aussi au suçoir rameux du *Gui*.

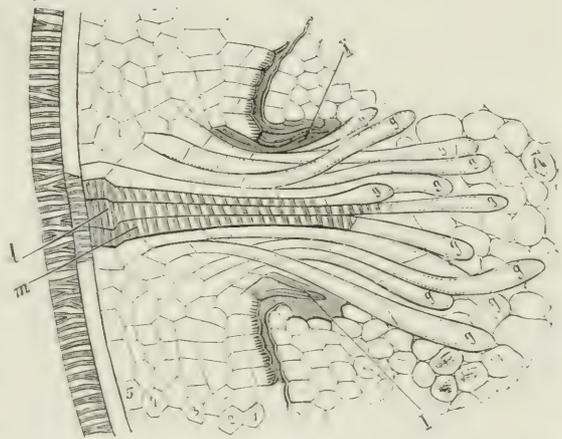


Fig. 452. — Section longitudinale d'une racine-suçoir de *Cuscuta* perforant la plante nourricière. *gg*, poils absorbants; les séries cellulaires axiales sont épaissies en vaisseaux à leur base *lm*, où elles s'insèrent sur les vaisseaux de la tige (d'après Koch).

§ 2

Origine de la structure primaire de la racine.

On sait que les divers tissus définitifs de la racine primaire dérivent de la différenciation d'un méristème primitif terminal, lequel, à son tour, provient du cloisonnement d'une cellule mère unique ou d'un groupe de cellules mères (p. 615). On sait aussi que dans la racine la cellule mère ou le groupe des cel-

lules mères se cloisonnent tout autour, de manière à se trouver enveloppées de toutes parts par les segments qu'elles engendrent (p. 617 et 619); elles sont, par conséquent, situées à l'intérieur du méristème. Il s'agit maintenant de chercher, dans les divers cas qui peuvent se présenter, comment la structure primaire s'édifie peu à peu à partir des cellules mères.

Formation de la racine par une cellule mère unique (1).— Presque toutes les Cryptogames vasculaires forment leur racine par le cloisonnement d'une cellule mère unique. Prenons pour exemple la racine des Fougères (voir p. 617, fig. 405).

La cellule mère a la forme d'une pyramide à trois faces, dont la base convexe et équilatérale est tournée vers le sommet du membre. Elle se cloisonne tour à tour parallèlement à ses quatre faces; dans l'intervalle entre deux cloisonnements successifs, elle s'accroît de manière à avoir repris sa grandeur primitive avant la formation de la nouvelle cloison. Après trois cloisons successives parallèles aux faces planes, qui détachent trois segments en forme de tables triangulaires destinés au corps de la racine, il s'en fait normalement une quatrième parallèle à la face convexe, qui découpe un segment en forme de calotte destiné à la coiffe. Que deviennent les quatre segments ainsi découpés?

Le segment en forme de calotte se partage tout d'abord, par deux cloisons rectangulaires dirigées suivant l'axe, en quatre cellules en croix, et de telle sorte que, dans deux calottes successives, les croix alternent à 45 degrés. Chacune de ces quatre cellules se divise ensuite par une cloison tangentielle en deux cellules, dont l'externe se partage à son tour en deux par une cloison radiale; la calotte est alors formée de quatre cellules intérieures et de huit cellules externes. Il peut s'opérer plus tard de nouveaux cloisonnements; les cellules centrales, notamment, croissent plus rapidement que les autres dans le sens de l'axe et se divisent par des cloisons transversales; la calotte acquiert par là, dans sa région médiane, deux ou plusieurs assises d'épaisseur. Enfin toutes ces cellules, cessant de se cloisonner, passent à l'état définitif et constituent une calotte de parenchyme. Toutes ces calottes de parenchyme, emboîtées l'une dans l'autre, forment la coiffe, qui va s'exfoliant en dehors à mesure qu'elle se répare en dedans.

Les segments détachés de la cellule mère parallèlement à ses trois faces planes s'empilent en trois séries pour former le corps de la racine. Chacun d'eux a la forme d'une table triangulaire qui occupe le tiers de la section; d'abord dirigé obliquement sur l'axe, il ne tarde pas à se placer transversalement. Il se divise d'abord, par une cloison longitudinale radiale, en deux moitiés inégales. Sur la section transversale on voit alors six cellules triangulaires, dont trois parviennent jusqu'au centre et s'y touchent, tandis que les trois autres n'atteignent pas le centre. Chacune d'elles se partage ensuite par une cloison tangentielle en une cellule intérieure et une cellule extérieure. Les six cellules internes forment le cylindre central; les six cellules périphériques produisent l'écorce; les deux régions de la racine ont désormais leurs initiales propres.

Si la racine devient épaisse, les initiales de l'écorce se divisent en deux par des cloisons radiales; si elle demeure grêle, cette partition ne s'opère pas. Ces

(1) Nägeli et Leitgeb, dans Nägeli : *Beiträge zur wiss. Botanik*, IV, 1868.

six ou douze cellules corticales se partagent ensuite par une cloison tangentielle; des deux assises ainsi formées, l'externe se dédouble pour donner en dehors l'assise pilifère, en dedans l'assise subéreuse (*Polypodium*, *Blechnum*, etc.); l'interne produit le reste de l'écorce. A cet effet, elle se dédouble de nouveau: la cellule externe, en se divisant un certain nombre de fois en direction centrifuge, produit la zone externe; la cellule interne, en se cloisonnant en direction centripète, engendre la zone interne avec l'endoderme, qui se différencie en dernier lieu.

Pour former le cylindre central, les six cellules internes se divisent d'abord, par une cloison tangentielle, en une cellule tabulaire externe et une cellule triangulaire interne. Les six cellules tabulaires externes, tantôt simples, tantôt divisées encore une fois et formant deux assises, constituent directement la couche périphérique du cylindre central. Les six cellules triangulaires internes se cloisonnent bientôt dans tous les sens, et la direction du cloisonnement est centrifuge; aussi, la division terminée, les cellules périphériques sont-elles notablement plus petites que les cellules centrales. C'est alors que commence, contre le bord interne de la couche périphérique, la différenciation des premiers vaisseaux et des premiers tubes criblés, différenciation qui progresse ensuite plus ou moins loin vers le centre, comme il a été dit plus haut, de manière à constituer en définitive les faisceaux vasculaires, les faisceaux libériens et le parenchyme conjonctif interposé. C'est ainsi que la jeune racine s'édifie peu à peu à partir de sa cellule mère, et qu'elle poursuit indéfiniment sa croissance.

Les choses se passent essentiellement de même chez les Prêles, à une différence près. Lorsque les douze cellules du cylindre central sont formées, les six externes subissent un cloisonnement répété dans divers sens, et c'est dans la zone ainsi constituée que se différencient plus tard les faisceaux ligneux, les faisceaux libériens et le parenchyme interposé, tandis que l'une des cellules internes grandit beaucoup et produit un large vaisseau axile. On voit que si l'assise périphérique du cylindre central fait défaut dans cette racine, comme on l'a dit page 692, c'est parce que les matériaux qui lui sont destinés partent ailleurs y reçoivent un autre emploi. L'appareil conducteur a donc chez les Prêles une tout autre origine que chez les Fougères. Au point de vue de la valeur qu'il convient d'attacher aux caractères tirés du développement des tissus, l'intérêt de cette observation n'échappera à personne.

Formation de la racine par un groupe de cellules mères (1). — Chez la plupart des Phanérogames et quelques Cryptogames vasculaires (Marattiacées, *Lycopodium*, *Isoetes*), la racine procède du cloisonnement d'un groupe de cellules mères. Celui-ci se comporte, comme on sait (p. 619), de plusieurs manières différentes, qu'il faut étudier séparément.

1° **Trois sortes d'initiales.** — Le cas de beaucoup le plus fréquent est celui

(1) Flahault : *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (Ann. des sc. nat., 6^e série, VI, 1878). On y trouve résumés les nombreux travaux antérieurs, notamment : Hanstein (1868), Reinke (1871), Strasburger (1872), Russow (1872), Hieronymus (1874), Hegelmaier (1874), de Janczewski (1874), Holle (1876), Treub (1876), Eriksson (1877). — Schwendener : *Ueber das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln* (Sitzungsber. der Berliner Akademie, 1882).

où le groupe des cellules mères se compose de trois sortes de cellules superposées, spécialisées de manière à engendrer chacune une portion déterminée de la racine, dont elles sont les initiales : les supérieures, c'est-à-dire celles qui sont

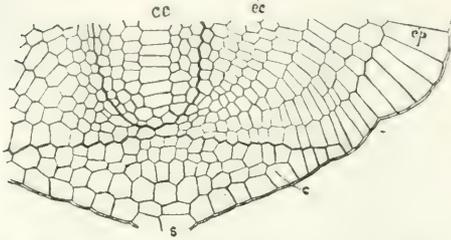


Fig. 453. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine terminale embryonnaire du *Pontederia cordata*. Les initiales inférieures ne donnent que la coiffe *c*; les moyennes produisent l'écorce *ec* et l'assise pilifère; les supérieures engendrent le cylindre central *cc*. L'épiderme de la tige *ep* se continue sur la racine par l'assise la plus externe de la coiffe; *s*, suspenseur (d'après Flahault).

tournées vers la base du membre, produisent le cylindre central, les moyennes l'écorce et les inférieures la coiffe (fig. 453 et 454). En d'autres termes, le cylindre central, l'écorce et la coiffe se continuent à travers le groupe des cellules mères par des initiales propres, dont le nombre, plus ou moins grand suivant les cas, peut se réduire à deux et même à l'unité. Il en est ainsi chez *Isoetes* et dans la grande majorité des Monocotylédones et des Dicotylédones.

Mais entre ces deux classes on observe une différence constante dans le mode d'origine de l'assise pilifère. Chez les Monocotylédones, cette assise dérive, avec l'écorce, des initiales moyennes;

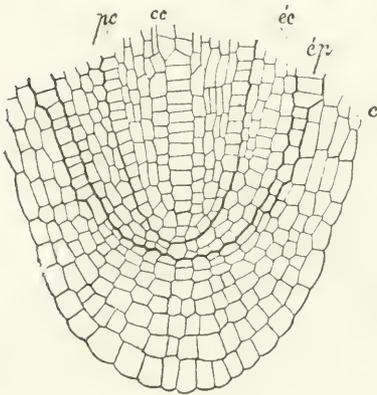


Fig. 454. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine terminale développée du *Fagopirum esculentum*. Les initiales inférieures donnent la coiffe *c* et l'assise pilifère *ép* en forme d'escalier; les moyennes ne produisent que l'écorce *ec*; les supérieures donnent le cylindre central *cc*; *pc*, assise périphérique du cylindre (d'après Janczewski).

son contour est lisse; les initiales supérieures ne produisent que la coiffe qui s'exfolie complètement (fig. 453). Sous ce rapport les choses s'y passent comme chez les Cryptogames vasculaires. Chez les Dicotylédones, l'assise pilifère dérive au contraire, avec la coiffe, des initiales inférieures; c'est, en effet, l'assise interne de la coiffe qui, après l'exfoliation incomplète de celle-ci, demeure, avec son contour en forme d'escalier, adhérente à la face externe de l'écorce pour constituer l'assise pilifère (fig. 454). D'où un nouvel exemple de la diversité d'origine d'un même tissu définitif. En d'autres termes, la limite interne de l'exfoliation de la coiffe, limite provoquée par la gélification des membranes, est plus ou moins profonde : voilà toute la différence.

Les initiales du cylindre central, qui se comportent de la même manière dans les deux classes, ne tardent pas à séparer en dehors, par des cloisons tangentielles, l'assise périphérique de ce cylindre; celle-ci se montre donc individualisée très près du sommet. Après cette séparation, les cellules centrales subissent un grand nombre de cloisonnements dans tous les sens, qui se succèdent souvent sans ordre déterminé, quelquefois en direction nettement centrifuge. Dans le massif ainsi constitué, se différencient

plus tard en direction centripète les faisceaux ligneux, les faisceaux libériens et le parenchyme interposé.

Les initiales de l'écorce sont disposées d'ordinaire en une seule assise et se réduisent souvent à deux sur la section longitudinale axile. Chez les Monocotylédones, elles forment bientôt en dehors, par un premier cloisonnement tangentiel, une assise dont les cellules s'accroissent rapidement dans le sens radial et se dédoublent pour donner à l'extérieur l'assise pilifère, à l'intérieur l'assise subéreuse. Les cellules internes se divisent ensuite de nouveau par une cloison tangentielle; les cellules extérieures, par un cloisonnement centrifuge plus ou moins prolongé, produisent la zone corticale externe plus ou moins épaisse; les cellules intérieures, par un cloisonnement centripète plus ou moins longtemps répété, engendrent la zone corticale interne et enfin l'endoderme, qui ne se différencie qu'en dernier lieu à une distance assez grande du sommet.

Chez les Dicotylédones, les initiales de l'écorce, n'ayant pas à fournir l'assise pilifère, séparent d'abord, par un premier cloisonnement tangentiel, l'assise subéreuse, qui acquiert ainsi son indépendance très près du sommet et ne tarde pas à se différencier. Les cellules internes se dédoublent ensuite de nouveau; l'assise extérieure, par un cloisonnement centrifuge, produit la zone corticale externe, tandis que l'assise intérieure, poursuivant son cloisonnement centripète, donne la zone corticale interne et en dernier lieu l'endoderme.

Quant aux initiales de la coiffe, par une série de cloisons transversales dont la direction est centripète, bientôt suivies de cloisons longitudinales dans les divers segments détachés, elles produisent une couche de parenchyme de plus en plus épaisse, dont les cellules sont disposées tantôt régulièrement en séries longitudinales ou en calottes concentriques, tantôt sans régularité aucune, et qui s'exfolie en dehors pendant qu'elle se régénère en dedans au voisinage du sommet. Il y a seulement cette différence, que chez les Monocotylédones, la coiffe s'exfolie tout entière jusques et y compris l'assise la plus interne, pour mettre à nu la surface lisse de l'écorce; tandis que, chez les Dicotylédones, l'assise interne avec son contour en escalier demeure à la surface de l'écorce, où elle ne tarde pas à se différencier en assise pilifère.

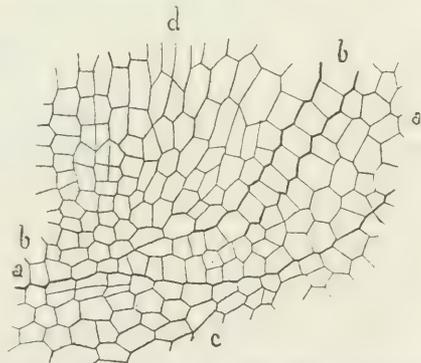


Fig. 455. — Section longitudinale axile de l'extrémité d'une racine aérienne d'un *Oncidium*. Les initiales inférieures ne forment que la coiffe *c*; les moyennes donnent l'écorce *d*, l'assise subéreuse *b* et l'assise pilifère composée ou voile *a* (d'après de Bary).

Quand la racine possède un voile épais, c'est-à-dire lorsque l'assise pilifère est composée (Orchidées, Aroïdées, etc.), le cloisonnement commence à s'y opérer très près du sommet, aussitôt après qu'elle s'est séparée des initiales de l'écorce, mais cependant après que l'assise subéreuse est elle-même devenue indépendante (fig. 455).

²⁰ Plus de trois sortes d'initiales. — La spécialisation des cellules mères

peut aller plus loin que dans le cas moyen que nous venons de considérer, et cela de plusieurs manières différentes.

Chez quelques Monocotylédones (*Pistia*, *Hydrocharis*, *Pontederia crassipes*), et chez les Lycopodes parmi les Cryptogames vasculaires, l'assise pilifère, que nous venons de voir naître tour à tour aux dépens des initiales de l'écorce et de celles de la coiffe, possède des initiales propres et traverse sans discontinuité le groupe des cellules mères (fig. 456). Celui-ci se compose par conséquent de quatre sortes d'initiales superposées.

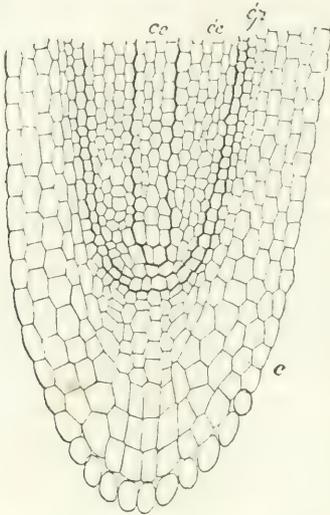


Fig. 456. — Section longitudinale axiale de l'extrémité d'une racine latérale de *Pontederia crassipes*. L'assise pilifère *cp* a ses initiales propres (d'après Flahault).

Ailleurs, c'est l'assise périphérique du cylindre central qui a ses initiales propres et revêt sans discontinuité le sommet de ce cylindre (*Sparganium*, *Raphanus*, *Coleus*, etc.); ou bien c'est l'assise subéreuse qui se continue par des initiales à travers le groupe des cellules mères de l'écorce, lequel comprend alors au moins deux assises superposées (*Rubia*, etc.). Dans ces deux cas, le groupe des cellules mères comprend encore quatre sortes d'initiales.

Enfin, il n'est pas rare que ces deux dernières modifications se réalisent à la fois; le groupe de cellules mères se subdivise alors en cinq sortes d'initiales qui sont, du sommet à la base : les initiales communes de la coiffe et de l'assise pilifère, celles de l'assise subéreuse, celles du reste de l'écorce, celle de l'assise périphérique du cylindre central, et celles du reste de ce cylindre (*Linum*, *Mentha*, *Hoya*, *Mentha*, etc.) Dans le *Convolvulus*, la spécialisation est poussée plus loin encore, parce que plusieurs des assises de l'écorce externe situées sous l'assise subéreuse ont, comme cette dernière, des initiales propres dans l'épaisse couche des cellules mères de l'écorce.

5° Moins de trois sortes d'initiales. — Chez d'autres Phanérogames, la spécialisation est au contraire moins grande; on ne compte plus, dans le groupe des cellules mères, que deux sortes d'initiales, ou bien même toutes ces cellules mères sont équivalentes.

Dans le premier cas (fig. 457), le cylindre central conserve d'ordinaire ses initiales propres. Celles-ci surmontent un groupe d'initiales communes à l'écorce et à la coiffe, ces deux parties ne se séparant que plus haut, quand elles sont distinctes (1). On rencontre des exemples de cette disposition parmi les plantes les plus diverses, à la fois chez les Monocotylédones (Liliacées, Amaryllidées, etc.), chez les Dicotylédones (Césalpiniées, Mimosées, Lierre, Fêrulle, Capucine, etc.) et chez les Gymnospermes (Pin, *Ephedra*, etc.). Mais entre les Monocotylédones et

(1) Lorsque, dans ce cas, l'assise périphérique du cylindre central se continue au sommet par des initiales propres (Lupin, Acacia, etc.), on peut dire qu'en réalité il y a trois sortes d'initiales.

les Dicotylédones on retrouve ici la différence déjà signalée plus haut. Dans les premières, l'assise pilifère se forme, en effet, aux dépens de l'écorce peu de temps après sa séparation, ou aux dépens des initiales communes en même temps que l'écorce; elle est toujours indépendante de la coiffe. Dans les secondes au contraire, une fois la coiffe et l'écorce séparées l'une et l'autre, c'est l'assise la plus interne de la coiffe qui persiste et devient l'assise pilifère; celle-ci est toujours indépendante de l'écorce. Dans quelques Dicotylédones (Lupin, *Mimosa*, *Cercis*, fig. 458, *Cæsalpinia*, etc.) et chez les Gymnospermes (fig. 457), l'écorce et la coiffe, formées aux dépens d'initiales communes, demeurent confondues et comme enchevêtrées (fig. 458). La masse des initiales communes, superposées en une grande quantité d'assises au-dessous du sommet du cylindre central, subit des cloisonnements tangentiels dans un plus ou moins grand nombre de ses couches, parfois dans toutes. Plus tard, le manchon ainsi constitué, beaucoup plus épais à son extrémité que partout ailleurs, s'exfolie jusqu'à une certaine profondeur, et c'est la rangée de cellules ainsi mises à nu qui devient l'assise pilifère.

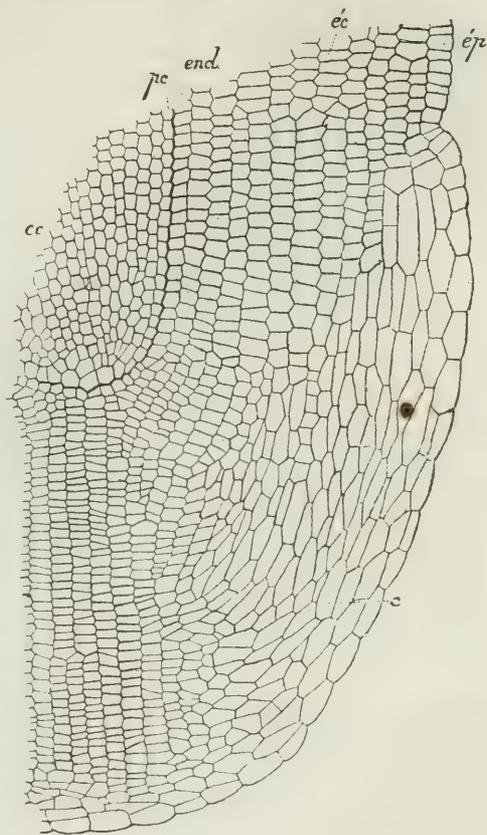


Fig. 437. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine terminale embryonnaire de l'*Ephedra altissima*. Il y a deux groupes d'initiales: l'inférieur commun à la coiffe et à l'écorce, qui demeurent ici confondues et enchevêtrées; le supérieur propre au cylindre central; *ep*, épiderme de la tige se continuant sur la racine par l'assise externe de la coiffe (d'après Flahault).

Quelquefois, des deux sortes d'initiales, les inférieures ne donnent que la coiffe, et ce sont les supérieures qui produisent à la fois l'écorce et le cylindre central (*Triticum repens*, *Tradescantia Sellowii*, *Maranta Lietzei*, etc.). Le groupe supérieur peut se réduire alors à une seule cellule mère, qui engendre à la fois le cylindre central et l'écorce (*Heleocharis*, *Vallisneria*, *Alisma*, *Callitriche*, etc.).

Enfin, chez bon nombre de Dicotylédones, la confusion des initiales atteint sa limite (voir fig. 407, p. 619): toutes les cellules mères du groupe sont semblables, communes à la fois au cylindre central, à l'écorce et à la coiffe, ces trois parties ne s'individualisant que plus loin du sommet (Papilionacées, Cucurbitacées, Pomacées, Amentacées, Érable, Marronnier, Pivoine, Aconit, etc.). L'assise

pilifère (*ep*) y dérive d'ailleurs, comme chez les autres Dicotylédones, de l'assise la plus interne de la coiffe après sa séparation. De même, chez les Marattiacées, toute la racine dérive d'un groupe d'initiales communes, disposées côte à côte au nombre de quatre. On arrive ainsi par d'insensibles transitions à la cellule mère unique de la plupart des Cryptogames vasculaires.

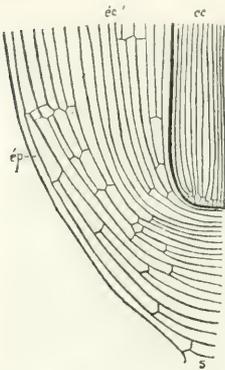


Fig. 458. — Section longitudinale axiale de la racine terminale embryonnaire du *Ceriscis siliquastrum*; on n'a figuré que la disposition des assises cellulaires. Le cylindre central *cc* a ses initiales propres; l'écorce et la coiffe, dont on voit l'enchevêtrement, ont des initiales communes; *ep*, épiderme de la tige recouvrant toute la racine dans ce jeune âge; *s*, suspenseur (d'après Fiahaull).

Cette confusion progressive des initiales en un groupe homogène paraît être le résultat d'une plus grande activité dans le cloisonnement, car c'est surtout dans les racines les plus épaisses qu'on l'observe, ainsi qu'il résulte des exemples qui viennent d'être cités. Et il s'agit ici bien moins de l'épaisseur absolue de la racine, que de son épaisseur relativement au nombre des cellules qui la composent. Il peut se faire, en effet, qu'une racine très grêle (Pomacées) renferme tout autant de cellules, si elles sont petites, et présente la même confusion d'initiales qu'une racine beaucoup plus grosse, où elles sont plus grandes (Papilionacées).

Peu d'importance de ces diverses modifications.

— Il faut donc bien se garder d'attacher plus d'importance qu'il ne convient aux divers modes de cloisonnement que nous venons d'analyser. On trouve souvent sous ce rapport de notables différences entre plantes très voisines, notamment chez les diverses Légumineuses, et de grandes ressemblances entre végétaux très éloignés, comme sont par exemple l'Acacia et le Pin. Bien mieux, les diverses racines de la même plante présentent parfois, suivant leur dimension, différents degrés de spécialisation. Ainsi, par exemple, l'Iris possède dans sa racine terminale des initiales distinctes pour l'écorce et pour la coiffe, et dans ses racines latérales un groupe d'initiales communes pour ces deux régions.

Une seule de ces modifications se montre constante et permet de distinguer les Monocotylédones des Dicotylédones, toutes les fois du moins que l'écorce et la coiffe sont distinctes. Chez les Monocotylédones, l'assise pilifère ou bien a des initiales propres, ou bien dérive des initiales de l'écorce; elle est toujours indépendante de la coiffe, qui s'exfolie tout entière. Chez les Dicotylédones, l'assise pilifère dérive au contraire des initiales de la coiffe, qui en s'exfoliant laisse sa dernière assise adhérente au corps de la racine; elle est toujours indépendante de l'écorce. Sous ce rapport, les Cryptogames vasculaires se comportent comme les Monocotylédones; l'assise pilifère y dérive, en effet, des initiales de l'écorce et la coiffe s'y exfolie tout entière.

Structure de la coiffe. — On vient de voir que la coiffe, partout où elle est distincte de l'écorce, résulte d'un cloisonnement transversal centripète, bientôt suivi de nombreuses cloisons longitudinales dans les segments détachés des cellules mères. Quelquefois les cellules du parenchyme ainsi constitué conservent leur superposition régulière en séries longitudinales, notamment dans la partie

centrale située dans le prolongement de l'axe, où elles sont plus nombreuses et où elles dessinent une sorte de colonne souvent très épaisse (fig. 457). Ailleurs elles sont disposées seulement en couches concentriques (fig. 459 et 456); ailleurs encore elles sont polyédriques et irrégulièrement ajustées (fig. 407). Tou-

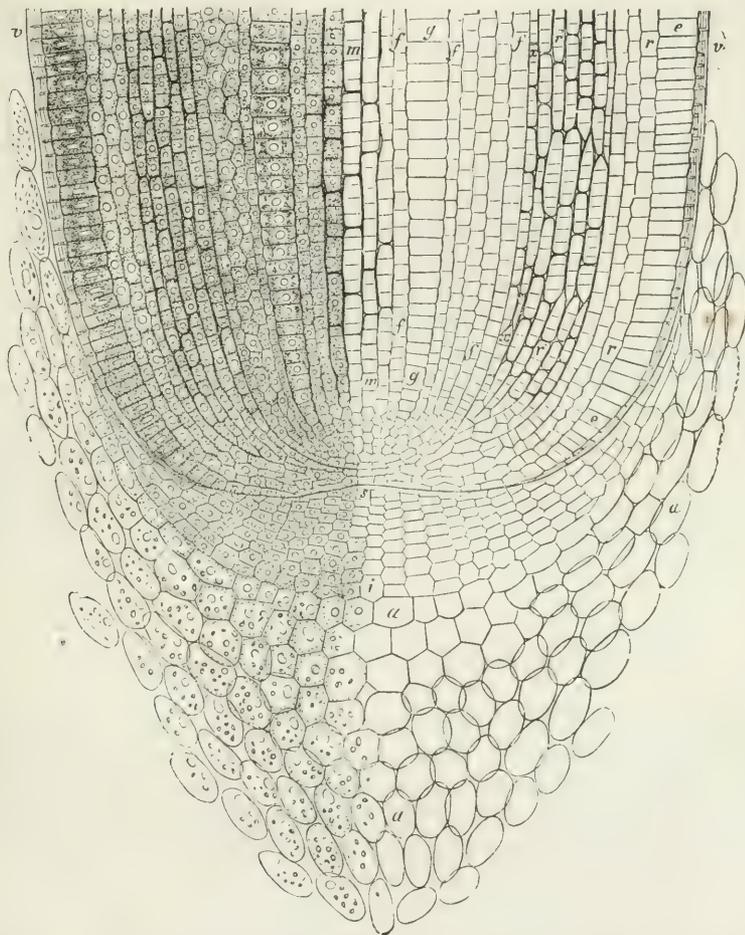


Fig. 459. — Section longitudinale axiale de l'extrémité d'une racine de Maïs. Trois groupes d'initiales : le moyen a deux assises dont l'externe produit l'assise pilifère *e*, l'assise subéreuse *r* et la zone corticale externe, tandis que l'interne forme la zone corticale interne *r'* et l'endoderme *x*; *i*, portion interne la plus jeune de la coiffe; *a*, portion externe la plus âgée, en voie d'émiettement; *v*, membranes externes épaissies et géliifiées des cellules de l'assise pilifère, séparant la coiffe (Sachs).

jours elles sont unies intimement de tous côtés, sans laisser de méats. Leur membrane est mince, sans sculpture. Jeunes, c'est-à-dire vers l'intérieur, elles renferment un protoplasma avec un noyau et souvent des grains d'amidon, mis en réserve pour alimenter plus tard le travail de croissance et de cloisonnement des initiales (fig. 459). Agées, c'est-à-dire vers l'extérieur, elles meurent progres-

sivement et se vident, ou bien ne contiennent que des globules d'huile ou des cristaux d'oxalate de chaux en macles sphériques ou en raphides.

En même temps, elles se détachent d'ordinaire, et cela de deux manières différentes. Tantôt la couche moyenne des membranes se gélifie, se dissout, les cellules des diverses files longitudinales s'isolent et la coiffe va s'émiettant pour ainsi dire à la périphérie dans un liquide visqueux (fig. 456, 459). Chez les Monocotylédones, la gélification frappe jusqu'aux membranes externes de l'assise périphérique de l'écorce (fig. 459, v), ce qui fait que l'assise la plus interne de la coiffe se détache comme les autres (Graminées, Cypéracées, etc.). Chez les Dicotylédones, elle s'arrête à la ligne de gradins qui sépare l'avant-dernière assise de la coiffe de la dernière; il en résulte que celle-ci ne se détache pas (Crucifères, Papavéracées, etc.). Tantôt, au contraire, les membranes se subériifient et les cellules demeurent adhérentes latéralement, mais les assises externes, progressivement déchirées par la croissance interne, se séparent et se détachent en feuillets; la coiffe s'exfolie (Palmiers, etc.).

Le plus souvent, à mesure qu'elle s'émiette ou s'exfolie, la coiffe se régénère pour autant à l'intérieur, de manière à conserver une épaisseur sensiblement constante. Quelquefois au contraire, et notamment dans les plantes aquatiques, le cloisonnement interne s'arrête de bonne heure; alors de deux choses l'une: ou bien la coiffe persiste autour du sommet (*Nymphaea*, *Lemna*, *Pistia*, etc.), ou bien elle tombe, soit tout d'un coup (*Azolla*), soit en s'exfoliant peu à peu (*Hydrocharis*). Pour l'aspect extérieur et le rôle physiologique de la coiffe (voir p. 225).

§ 5

Origine et mode d'insertion des radicelles.

Sachant comment la structure primaire de la racine s'édifie peu à peu au sommet, il est nécessaire de chercher comment ce sommet lui-même prend naissance. S'il s'agit d'une racine primaire, c'est à l'intérieur de la tige ou de la feuille, et la question ne pourra être étudiée que plus tard. Mais s'il s'agit d'une racine secondaire, tertiaire, etc., en un mot d'une radicelle quelconque, c'est à l'intérieur d'une racine mère, et il faut maintenant étudier ce problème.

D'une façon générale, la radicelle naît comme elle croit. Croit-elle par une cellule mère unique, elle naît d'une seule cellule (Cryptogames vasculaires). Croit-elle par un groupe de cellules mères, équivalentes ou diversement spécialisées, elle naît d'un groupe de cellules (Phanérogames). Où se trouvent situées, dans le corps de la racine mère, les cellules qui engendrent les radicelles, les cellules rhizogènes? Toujours, toutes les fois du moins que la chose est possible, en face des faisceaux ligneux du cylindre central. Comme ceux-ci ont une course parallèle à l'axe, il en résulte que les radicelles se trouvent disposées sur la racine suivant autant de séries longitudinales qu'elle renferme de faisceaux ligneux, disposition constatée effectivement (p. 252). Et puisque dans la racine terminale le nombre de ces faisceaux est constant (p. 695), il s'ensuit que sur cette racine le nombre des rangées de radicelles est également constant, comme

on l'a vu (p. 255). La position des cellules rhizogènes se trouve ainsi fixée en surface, mais à quelle profondeur sont-elles situées? Sous ce rapport, il y a deux cas à distinguer, suivant qu'il s'agit d'une Cryptogame vasculaire ou d'une Phanérogame.

Formation des radicelles dans les Cryptogames vasculaires (1). — Dans les Cryptogames vasculaires qui forment des radicelles (on sait que les Lycopodiées n'en produisent pas), c'est l'assise la plus interne et la plus jeune de l'écorce, c'est-à-dire l'endoderme chez les Fougères et les Rhizocarpées, la rangée interne de l'endoderme dédoublé chez les Prêles, qui contient les cellules mères des radicelles, qui est rhizogène. Plus grandes que leurs voisines, ces cellules forment, en face de chaque faisceau ligneux, une série longitudinale, dans laquelle deux cellules mères consécutives sont séparées par un certain nombre de cellules plus petites et stériles. Elles se montrent déjà différenciées au voisinage du sommet, avant que les vaisseaux ne se soient encore épaissis.

Pour produire une radicelle, la cellule mère forme d'abord, par trois cloisons obliques, une pyramide triangulaire horizontale tournant son sommet en dedans et sa base convexe en dehors. Puis, une cloison courbe, parallèle à cette base convexe, sépare la première calotte de la coiffe. Après quoi, le cloisonnement se poursuit, d'une part, dans la cellule pyramidale, parallèlement à ses quatre faces, de l'autre, dans chacun des segments détachés, de la manière qui a été expliquée plus haut (p. 700). Le cône de méristème ainsi formé refoule l'écorce, la perce et s'allonge en radicelle au dehors.

Les cellules de l'assise périphérique du cylindre central ne contribuent à la formation de la radicelle qu'en produisant les raccords nécessaires à l'insertion de ses vaisseaux et de ses tubes criblés sur les vaisseaux et les tubes criblés de la racine mère; dans les Prêles, où elle manque, l'insertion est immédiate. Dans tous les cas, les faisceaux ligneux de la radicelle s'attachent directement au faisceau ligneux correspondant de la racine, tandis que ses faisceaux libériens dévient à droite et à gauche pour aller prendre insertion sur les faisceaux libériens voisins. Si la structure de la radicelle est binaire, comme il arrive presque toujours ici, ses deux faisceaux ligneux sont situés dans un plan perpendiculaire au faisceau ligneux d'insertion. C'est ce que montre la figure 460, qui représente une section longitudinale tangentielle d'une racine de Fougère rencontrant une radicelle binaire.



Fig. 460.

Formation des radicelles chez les Phanérogames (2). — Dans les Phanérogames, l'origine des radicelles est plus profonde. C'est l'assise périphérique du cylindre central qui contient, en face des faisceaux ligneux, les cellules mères des radicelles, qui est rhizogène. Ici, plusieurs cellules formant, vues de face, une petite plage circulaire dont le centre s'appuie contre le vaisseau le plus étroit, se cloisonnent à la fois pour former le groupe d'initiales diversement spécialisées dont il a été question au paragraphe précédent. Si la radicelle est grosse, l'arc de cellules mères est plus large et s'étend au-dessus de plusieurs faisceaux

(1) Nägeli et Leitgeb : *Beiträge zur wiss. Botanik*, IV, 1868.

(2) E. de Janczewski : *Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames* (Ann. des sc. nat. 5^e série, XX, 1874).

ligneux et libériens, mais son centre répond toujours à un faisceau ligneux. Pourtant, les cellules de l'assise périphérique ne forment pas toujours la radicle tout entière; il y a sous ce rapport trois cas à distinguer.

1^o Les cellules de l'assise périphérique produisent toute la radicle (fig. 461):

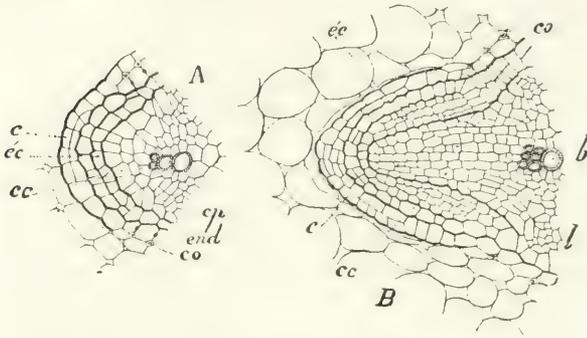


Fig. 461. — Section transversale d'une racine de Grand-Soleil, passant par l'axe d'une radicle en voie de formation; *b*, faisceau ligneux; *ll*, faisceaux libériens; *end*, endoderme, creusé d'un arc de canaux sécréteurs en dehors de chaque faisceau libérien. *A*, les initiales de l'écorce *éc*, viennent de se séparer de celles de la coiffe; *cc*, initiales du cylindre central. *B*, état plus avancé; l'endoderme subit quelques divisions *c* et contribue à épaissir la coiffe (d'après Janczewski).

c'est le cas le plus fréquent (*Alisma*, *Sagittaria*, *Zea*, *Fagopyrum*, *Raphanus*, *Helianthus*, etc.). Une première cloison tangentielle sépare alors les cellules mères en deux assises: l'intérieure forme le groupe d'initiales du cylindre central; l'extérieure se dédouble de nouveau

comme il a été dit plus haut; le cône de méristème ainsi constitué refoule l'endoderme et le reste de l'écorce, et finit par la percer pour se développer en

radicelle au dehors. Déjà pourtant, chez quelques-unes de ces plantes, l'endoderme se distend sans se rompre, se divise par des cloisons radiales et même par quelques cloisons tangentielles de manière à envelopper le cône radicellaire, à sa sortie de l'écorce, d'une (*Alisma*, *Sagittaria*) ou de plusieurs assises (*Zea*, *Helianthus*, fig. 461, *c*) qui s'exfolient bientôt après; l'endoderme contribue alors à épaissir plus ou moins la coiffe. Chez les

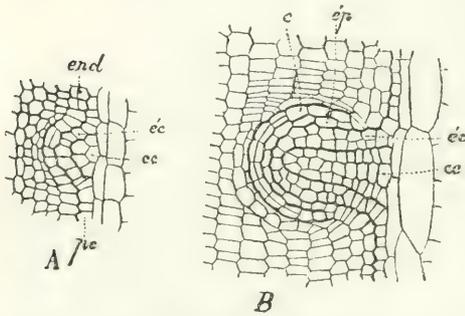


Fig. 462. — Section longitudinale axile d'une racine de *Pistia Stratiotes*, passant par l'axe d'une jeune radicle. L'assise périphérique *pc* produit les initiales du cylindre central *cc*, et celles de l'écorce *éc*; l'endoderme *end*, encore indivis en *A*, s'est dédoublé en *B*, de manière à donner les initiales de l'assise pilifère *ep*, et celles de la coiffe *c* (d'après Janczewski).

Conifères, qui se rattachent au même type, l'assise périphérique est composée; elle donne, par sa

rangée interne, les initiales du cylindre central, par sa rangée externe, les initiales communes de l'écorce et de la coiffe, qui demeurent, comme on sait, confondues (*Pinus*, *Abies*, etc.).

2^o Les cellules de l'assise périphérique ne produisent que le cylindre central et l'écorce de la radicle; sa coiffe et même son assise pilifère sont formées par l'endoderme de la racine mère (*Pistia*, fig. 462). Ici les cellules de l'assise périphé-

rique commencent par s'allonger radialement, puis se dédoublent par une cloison tangentielle; le rang interne donne les initiales du cylindre central, le rang externe les initiales de l'écorce. Un peu plus tard, la portion d'endoderme qui entoure la jeune radicelle se dédouble à son tour par une cloison tangentielle : le rang interne forme les initiales propres de l'assise pilifère ; le rang externe, en subissant de nouvelles divisions centripètes, produit la coiffe.

5° Les cellules de l'assise périphérique ne produisent que le cylindre central de la radicelle (fig. 465). Ce sont les cellules de l'endoderme, jointes à celles de l'assise ou des deux assises corticales situées en dehors d'elles, qui se cloisonnent pour former un groupe d'initiales communes à l'écorce et à la coiffe (Papilionacées, Cucurbitacées, etc.).

On voit donc que l'écorce et la coiffe de la radicelle ne prennent pas toujours leur origine de la même manière à l'intérieur du corps de la racine mère. Seul, le cylindre central dérive toujours de l'assise périphérique, au moins dans les plantes étudiées jusqu'ici à ce point de vue.

Les faisceaux ligneux de la radicelle s'ajustent directement sur le faisceau ligneux de la racine en face duquel la radicelle a pris naissance, et en même temps sur les faisceaux ligneux de droite et de gauche, si le large cône radicellaire en recouvre plusieurs. Les faisceaux libériens s'ajustent sur les faisceaux libériens alternes. Si la radicelle a, comme la racine, des faisceaux disjoints, les groupes externes se raccor-

dent avec les groupes externes de la racine, tandis que les groupes internes vont s'attacher profondément à l'intérieur du cylindre central sur les groupes internes de la racine. Quand la radicelle est binaire, le plan des deux faisceaux ligneux est longitudinal, c'est-à-dire passe par le faisceau ligneux d'insertion : c'est ce que montre la figure 464, qui représente une section longitudinale tangentielle de la racine du Lupin, rencontrant une radicelle. On se rappelle que, chez les Cryptogames vasculaires, il est transversal. Il en résulte que, si la racine primaire des Phanérogames a une structure binaire, toutes les racines secondaires, tertiaires, etc., ont indéfiniment leurs axes situés dans le même plan. La même chose arrive, si la racine primaire a un plus ou moins grand nombre de faisceaux, à partir du moment où ce nombre, qui va diminuant à chaque génération, se trouve réduit à deux.

Exceptions à la règle de position des radicelles. — Chez quelques Phanérogames, les radicelles ne naissent pas en face des faisceaux ligneux de la racine. Si nous montrons que c'est parce que la chose y est impossible, on conviendra que ces exceptions sont de celles qui fortifient la règle.

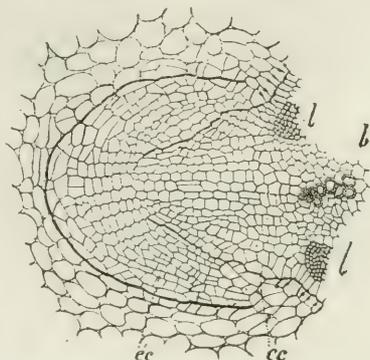


Fig. 465. — Section transversale d'une racine de *Cicer arietinum*, passant par l'axe d'une jeune radicelle. *b*, faisceau ligneux ; *ll*, faisceaux libériens. L'assise périphérique, bien que composée en face de *b*, ne produit que les initiales du cylindre central *cc*. C'est l'endoderme qui donne les initiales communes *cc* de l'écorce, de l'assise pilifère et de la coiffe. Toutes ces initiales sont d'ailleurs confondues au sommet (d'après Janczewski).



Fig. 464.

Chez certaines Graminées et Cypéracées, l'assise rhizogène manque, avons-nous dit (p. 692, fig. 449), en dehors des faisceaux ligneux; les radicelles ne peuvent donc pas naître à leur place habituelle. Elles se développent là où les cellules

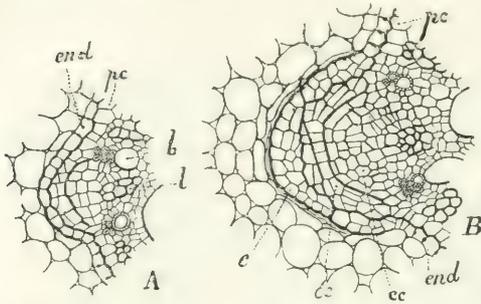


Fig. 465. — Section transversale à travers une racine de Maïs, passant par l'axe d'une jeune radicelle, naissant en face d'un faisceau libérien *l*. *bb*, faisceaux ligneux; *pc*, assise rhizogène. *A*, état plus jeune: les initiales du cylindre central sont distinctes; celles de l'écorce et de la coiffe commencent à se séparer. *B*, état plus avancé; l'endoderme s'est divisé en *e*, pour épaissir la coiffe (d'après Janczewski).

de l'assise périphérique existent et possèdent leur plus grande dimension, c'est-à-dire en dehors des faisceaux libériens (fig. 465). Le nombre de leurs rangées n'en est pas changé, il demeure égal à celui des faisceaux primaires.

Il en est de même dans les Pittosporées, mais par une cause toute différente. L'assise rhizogène y est creusée, comme on sait (p. 697), d'un arc de canaux oléifères vis-à-vis de chaque faisceau ligneux. Employées à faire de l'huile essentielle, les cellules n'y peuvent plus

devenir génératrices. En face des faisceaux libériens, elles ont conservé leur neutralité, et c'est là que les radicelles prennent naissance.

Enfin chez les Ombellifères et les Araliacées, les choses sont plus compliquées. Outre l'arc de canaux oléifères entaillé dans l'épaisseur de l'assise rhizogène en face de chaque faisceau ligneux, il se forme un semblable canal au milieu du bord externe de chaque faisceau libérien (p. 697). Il en résulte que ces deux places sont à la fois interdites aux radicelles. Celles-ci ne peuvent naître qu'au-dessus des intervalles compris entre les faisceaux libériens et ligneux, où les cellules de l'assise rhizogène ont conservé leur neutralité et leur pouvoir générateur. C'est là qu'elles naissent en effet. La conséquence de cette disposition est que la racine mère porte deux fois autant de séries de radicelles qu'elle possède de faisceaux libériens ou ligneux. Ainsi, par exemple, la racine terminale des Ombellifères, dont la structure est toujours binaire, produit ses radicelles en quatre rangées.

Ramification terminale de la racine. — La ramification de la racine n'est terminale que dans les Lycopodiacées, où les dichotomies successives s'accomplissent comme on sait (p. 255) dans des plans rectangulaires. La bifurcation s'opère par la formation d'une nouvelle cellule mère à côté de l'ancienne dans un des plus jeunes segments (*Selaginella*), ou d'un nouveau groupe de cellules mères à côté du précédent (*Lycopodium*, *Isoetes*). Ces phénomènes se succèdent rapidement et les dichotomies sont très serrées au sommet. Aussi est-ce par croissance intercalaire que s'opère presque exclusivement l'allongement des branches de la racine.

§ 4

Structure secondaire de la racine (1).

Quand la racine vit assez longtemps, il est fréquent de voir s'introduire dans sa structure primaire des complications plus ou moins grandes, qui ont pour objet d'ajouter de nouveaux éléments à ses divers appareils ou de substituer de nouvelles cellules aux anciennes qui s'usent en accomplissant leurs fonctions. A cet effet, certaines cellules de l'appareil conjonctif, d'abord différenciées comme parenchyme, recommencent à se cloisonner et produisent un méristème secondaire, dont la différenciation ultérieure engendre divers tissus secondaires. En s'adjoignant ainsi, ou en se substituant plus ou moins tardivement aux tissus primaires, ceux-ci provoquent en définitive l'épaississement de la racine et en même temps lui impriment des caractères nouveaux. C'est cette *structure secondaire* que nous avons à étudier maintenant.

Beaucoup de racines ne présentent pas ce genre de complications et conservent indéfiniment leur structure primaire. Une subérification de plus en plus forte, une sclérose de plus en plus intense, c'est tout le changement qu'y amènent les progrès de l'âge. Il en est ainsi dans la plupart des Cryptogames vasculaires, dans un grand nombre de Monocotylédones et certaines Dicotylédones. C'est surtout chez les Dicotylédones et chez les Gymnospermes que ces formations secondaires se développent abondamment. Elles s'y montrent dans l'écorce, dans le cylindre central, ou dans ces deux régions à la fois.

Formation de tissus secondaires dans l'écorce. — Dans l'écorce, les éléments nouveaux se réduisent presque toujours à un seul tissu : le liège. Encore la production de ce tissu est-elle un phénomène assez étroitement localisé. C'est surtout dans les racines épaisses et dans les racines aériennes qu'on l'observe. Ainsi, chez les Cryptogames vasculaires, on ne le rencontre que dans les grosses racines des Marattiacées. Chez les Monocotylédones, il se montre dans les racines aériennes des Aroïdées (*Philodendron*, *Monstera*, etc.) et de certaines Amaryllidées (*Imantophyllum*), ainsi que dans diverses racines terrestres (*Iris*, *Agave*, *Asphodelus*, *Lilium*, *Smilax*, etc.). Parmi les Dicotylédones, il ne se fait de liège dans l'écorce que chez un petit nombre de plantes ligneuses où la formation des tissus secondaires dans le cylindre central est très tardive (*Artanthe*, *Clusia*, *Ruyschia*, *Jasminum*, etc.). Enfin parmi les Gymnospermes, on n'en observe que chez les Cycadées.

Quand la racine est pourvue d'une assise pilifère composée qui se subérifie (beaucoup d'Orchidées), ou d'une assise subéreuse composée (*Asparagus*, *Pandanus*, etc.), elle ne produit habituellement pas de liège dans son écorce.

Le liège, dont le développement est toujours centripète, comme il a été dit plus haut (p. 645), prend naissance le plus souvent dans la rangée de cellules située immédiatement au-dessous de l'assise subéreuse (*Tornelia*, *Philodendron*, *Iris*, *Asphodelus*, *Clusia*, *Ruyschia*, etc.); la subérification secondaire continue pour ainsi dire la subérification primaire. Ailleurs, il naît dans l'assise subéreuse elle-même (*Monstera*, *Jasminum*, *Cycas*), très rarement dans l'assise pili-

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*, 1871. — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 487, 1877. — L. Olivier : *loc. cit.*, 1881.

fière (*Solidago*). C'est habituellement du liège mou, c'est-à-dire formé exclusivement de cellules tabulaires à parois minces (*Asphodelus*, *Iris*, *Rhynchosia*, etc.); quelquefois pourtant on y observe une alternance régulière de liège mou et de liège dur, ce dernier étant formé de cellules aplaties à parois épaisses, fortement lignifiées et colorées en jaune (*Tornelia*, *Scindapsus*, etc.).

A mesure qu'il se forme, le liège exfolie l'assise pilifère, si elle n'a pas déjà disparu, puis l'assise subéreuse. Plus tard, il s'exfolie lui-même en dehors, à mesure qu'il se régénère en dedans. L'épaississement qui résulte de sa production est peu sensible, et cesse à partir du moment où, pour chaque assise nouvelle formée en dedans, une assise ancienne s'exfolie en dehors.

Les cellules génératrices du liège détachent aussi parfois quelques segments du côté interne, en direction centrifuge. Ces cellules, ou bien gardent leurs membranes minces et ressemblent à celles de l'écorce, ou bien les épaissent et les lignifient en devenant scléreuses (*Philodendron*). Dans tous les cas on peut en désigner l'ensemble sous le nom d'écorce secondaire; mais cette écorce secondaire manque souvent et est toujours très peu développée.

Formation de tissus secondaires dans le cylindre central.— Bien autrement fréquente et variée se montre la formation de tissus secondaires dans le cylindre central. Il ne s'en produit cependant chez aucune Cryptogame vasculaire. Parmi les Monocotylédones, on n'en a observé que chez les *Dracena* et *Aletris*, où ils n'apparaissent que très tard, dans les racines extrêmement âgées. Ils sont donc presque exclusivement localisés chez les Dicotylédones et les Gymnospermes. Encore faut-il remarquer que, dans certaines Dicotylédones, leur apparition est assez tardive pour que la racine meure avant de les avoir acquis (*Nymphaea*, *Ranunculus*, *Primula*, *Hottonia*, etc.). Ils dérivent à la fois de l'assise du parenchyme central, qui touche en forme d'arc le bord interne de chacun des faisceaux libériens, et de l'assise périphérique du cylindre, contre laquelle ces arcs viennent appuyer leurs bords. A cet effet, dans chacune de ces deux assises, les cellules recommencent à croître radialement et à se

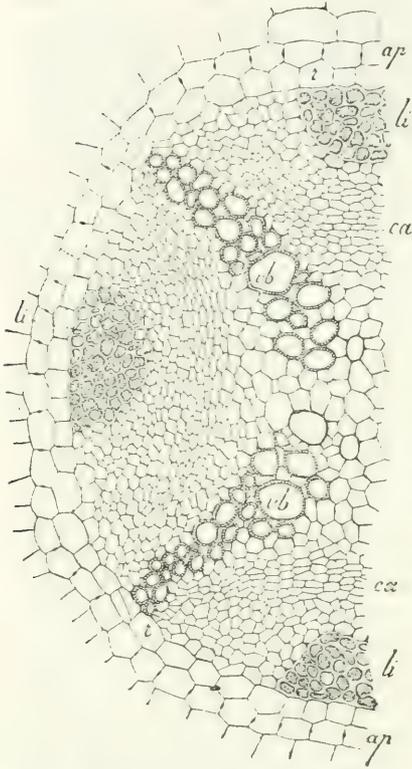


Fig. 466. — Moitié d'une section transversale d'une racine de Fève (*Faba vulgaris*), au début de la formation des tissus secondaires. Au bord interne de chaque faisceau libérien *li*, s'est formé un méristème en forme d'arc concave en dehors, coupé en deux par l'arc générateur *ca*; *rb*, faisceau ligneux; *ap*, endoderme; l'assise périphérique *rr* est encore simple; on y voit seulement une cloison tangentielle en face de chaque faisceau ligneux.

l'assise du parenchyme central, qui touche en forme d'arc le bord interne de chacun des faisceaux libériens, et de l'assise périphérique du cylindre, contre laquelle ces arcs viennent appuyer leurs bords. A cet effet, dans chacune de ces deux assises, les cellules recommencent à croître radialement et à se

cloisonner tangentiellement, de manière à produire un méristème secondaire, dont les éléments sont disposés à la fois en séries radiales et en cercles concentriques : ce méristème se différencie ensuite de diverses manières comme il va être dit.

1° **Arcs générateurs, puis assise génératrice, intralibériens.** — Le phénomène commence dans les arcs intralibériens. Les cellules s'y cloisonnent alternativement vers l'extérieur et vers l'intérieur et croissent de manière à reprendre chaque fois, entre la formation de deux segments successifs, leur dimension radiale primitive; il en résulte un méristème double, entre les deux moitiés duquel elles demeurent intercalées (fig. 466). Le méristème extérieur, centripète, se différencie progressivement de dehors en dedans en un faisceau libérien secondaire, contenant des tubes criblés, des cellules de parenchyme et quelquefois des fibres de sclérenchyme; les premiers de ces éléments se trouvent accolés aux éléments les plus internes du liber primaire, de sorte que le liber secondaire est en quelque sorte la continuation du liber primaire. Le méristème intérieur, centrifuge, se différencie progressivement de dedans en dehors en un faisceau ligneux secondaire, contenant des vaisseaux, des cellules de parenchyme, et souvent des fibres de sclérenchyme (fig. 467). Les premiers de ces

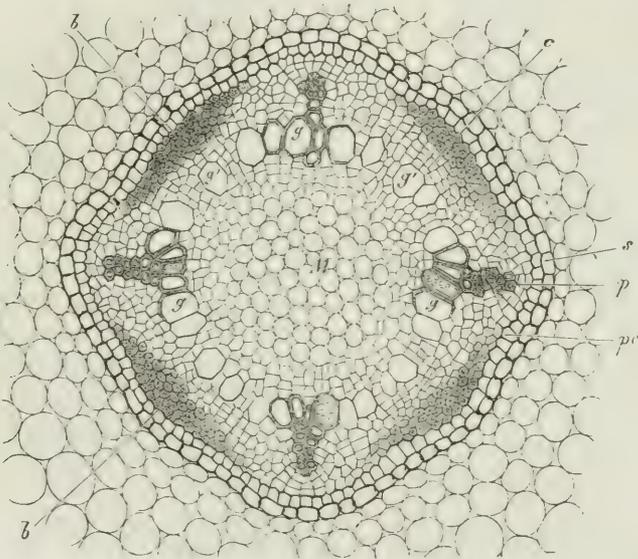


Fig. 467. — Section transversale de la racine terminale du Haricot (*Phaseolus multiflorus*), au début de la formation des tissus secondaires, mais un peu plus tard que fig. 466. Les arcs de méristème ont produit au bord interne les premiers vaisseaux secondaires *g, g'*, dont les latéraux *g* viennent s'appuyer contre les vaisseaux internes du bois primaire. L'assise périphérique *p*, triple en face du bois primaire, commence seulement à cloisonner ses cellules internes. *s*, endoderme; *m*, moelle; *b*, liber primaire.

éléments se posent contre les cellules de la seconde rangée du tissu conjonctif interne. Les faisceaux ligneux secondaires alternent donc avec les faisceaux ligneux primaires; de plus, ils sont centrifuges, tandis que ceux-ci sont centripètes. En un mot, il se forme de la sorte un faisceau libéroligneux secondaire en dedans de chaque faisceau libérien primaire.

En se développant, ce faisceau, qui trouve en dedans contre le parenchyme conjonctif un fixe point d'appui, refoule en dehors le faisceau libérien primaire. D'abord concave vers l'extérieur, l'arc générateur devient plan, puis convexe et en même temps il arrive à faire partie de la circonférence qui passe en dehors des faisceaux ligneux primaires. A ce moment, les cellules de l'assise périphérique qui séparent les vaisseaux externes de l'endoderme, inactives jusque-là, se dédoublent par une cloison tangentielle. Les cellules du rang externe conti-

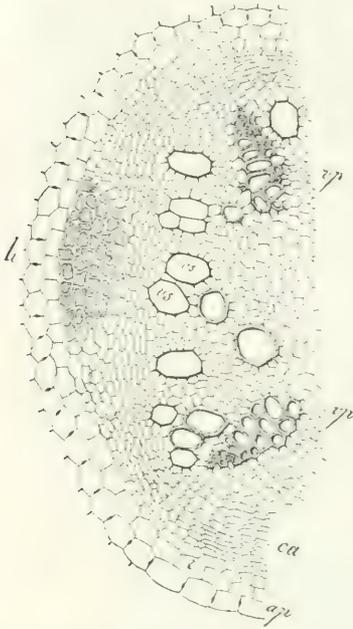


Fig. 468. — Moitié d'une section transversale de la racine du Pois (*Pisum sativum*), au début de la formation des tissus secondaires, mais plus tard que fig. 467. Les vaisseaux secondaires *cs* se différencient en dedans de chaque faisceau libérien *li*. L'assise périphérique *r*, triple en face de chaque faisceau ligneux *ip*, y a cloisonné plusieurs fois ses deux rangs internes et de la sorte les arcs générateurs intralibériens s'unissent en dehors du bois primaire en une assise génératrice continue *ca*, formant désormais un anneau de méristème.

nent simplement l'assise périphérique dont on dira tout à l'heure le mode d'action. Celles du rang interne relient ensemble tous les arcs générateurs en une assise génératrice continue, et désormais se cloisonnent comme ces arcs eux-mêmes en formant un anneau complet de méristème double, qui passe en dehors des faisceaux ligneux primaires (fig. 468). A partir de ce moment, le développement ultérieur présente une différence et il y a deux cas à distinguer.

Tantôt la portion extraligneuse du méristème se différencie en liber à l'extérieur, en bois à l'intérieur, absolument comme la portion intralibérienne continue de le faire; il en résulte un anneau libéroligneux continu, extérieur aux faisceaux ligneux primaires et aux premiers faisceaux ligneux secondaires, intérieur aux faisceaux libériens primaires et aux premiers faisceaux libériens secondaires (*Taraxacum*, *Rubia*, *Taxus*, *Thuia*, etc.). Le nombre des faisceaux primaires se reconnaît facilement au nombre des proéminences que forment, sur le bord externe de l'anneau le liber primaire et le premier liber secondaire, sur le bord interne de l'anneau le premier bois secondaire.

Tantôt la portion extraligneuse du méristème se différencie simplement en un large rayon de parenchyme secondaire formé, en dehors et en dedans, de cellules courtes à

parois minces, tandis que la portion intralibérienne continue à épaissir constamment le faisceau libéroligneux secondaire (fig. 469). Les faisceaux libéroligneux secondaires demeurent alors indéfiniment séparés l'un de l'autre par des rayons de parenchyme, comme ils l'étaient au début par les faisceaux ligneux primaires qui occupent maintenant le fond de chacun de ces rayons (*Centranthus*, *Tropaeolum*, *Urtica*, etc., avec deux faisceaux; *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Convolvulus*, etc., avec quatre; *Cereus*, *Clusia*, *Artanthe*, etc., avec un grand nombre).

Qu'ils s'unissent en un anneau continu ou qu'ils demeurent à l'état de faisceaux

distincts, le liber et le bois secondaires, à mesure qu'ils s'élargissent, se partagent en compartiments par des rayons de parenchyme plus ou moins larges et

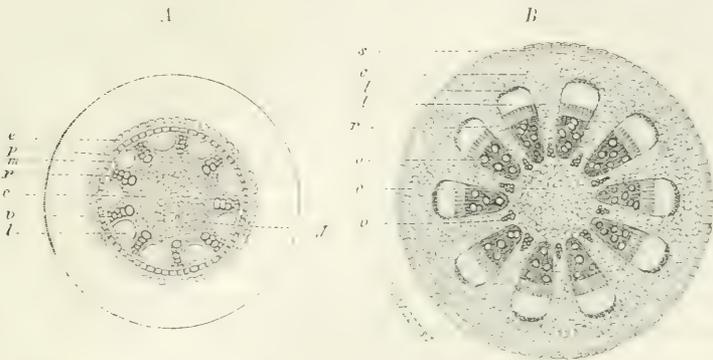


Fig. 469. — Sections transversales d'une racine latérale de Courge (*Cucurbita maxima*) A, avant le début des tissus secondaires; B, après le développement des faisceaux libéroligneux secondaires *lv*, séparés par les rayons secondaires *r*, et après l'exfoliation de l'écorce primaire *c*, qui est remplacée par le liège *s* et l'écorce secondaire *e'*. *p*, endoderme; *m*, assise périphérique; *l*, faisceaux libériens; *v*, faisceaux ligneux; *g*, arc générateur; *c*, parenchyme conjonctif.

plus ou moins hauts, formés de cellules allongées ordinairement dans le sens radial (fig. 470). Ces rayons peuvent être assez étroits pour n'avoir qu'une seule cellule en épaisseur, et assez bas pour n'avoir qu'une ou deux cellules de hauteur, comme dans la plupart des Conifères. Ils sont d'autant plus rapprochés qu'ils sont plus étroits et plus courts. Ils se prolongent toujours, d'une certaine profondeur dans le bois, à travers l'assise génératrice, jusqu'à la profondeur correspondante dans le liber, partageant de la même manière les deux couches contemporaines. On les nomme *petits rayons*, ou *rayons intérieurs*, pour les distinguer des *grands rayons*, des *rayons extérieurs* aux faisceaux secondaires, qui, superposés aux faisceaux ligneux primaires, courent sans discontinuité dans toute la longueur de la racine. Le parenchyme ligneux et libérien secondaire se montre donc constitué de deux sortes de cellules : les unes mêlées aux vaisseaux et aux fibres du bois, aux tubes criblés et aux fibres du liber, dans les compartiments; les autres constituant les petits rayons qui séparent ces compartiments.

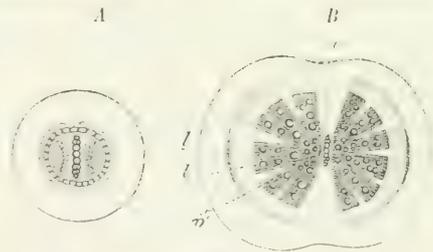


Fig. 470. — Section transversale d'une racine latérale de Capucine: A, avant l'apparition des tissus secondaires; B, après la formation des deux faisceaux libéroligneux secondaires *lv'*; ces derniers sont subdivisés en compartiments par des rayons internes.

2° **Assise génératrice extralibérienne.** — Laissons le phénomène précédent suivre son cours et cherchons ce que devient pendant ce temps-là l'assise périphérique du cylindre central. Pour suivre l'expansion progressive du cylindre, elle s'accroît d'abord suivant la tangente et subit de nombreuses divisions radiales. En outre, ses cellules croissent dans le sens du rayon, redeviennent généra-

trices, prennent de nombreuses cloisons tangentielles et produisent de la sorte un anneau de méristème secondaire, situé en dehors des faisceaux libériens primaires, et qui ne tarde pas à se différencier. Mais il y a deux cas à distinguer.

Tantôt les cellules de cette assise génératrice ne découpent de segments que vers l'intérieur, en demeurant toujours appuyées contre l'endoderme; le cloisonnement y est exclusivement centrifuge. Le méristème simple ainsi produit se différencie de dedans en dehors en un parenchyme formé de larges cellules à parois minces, polyédriques ou arrondies et laissant entre elles des méats, qui ressemble tout à fait à l'écorce primaire et renferme comme elle de l'amidon, des cristaux, parfois de la chlorophylle, etc; en un mot, c'est une *écorce secondaire*, qui continue directement le parenchyme des grands rayons, quand ils existent (*Faba*, *Thalictrum*, *Clusia*, *Ruyschia*, diverses Composées : *Taraxacum*, *Tagetes*, *Echinops*, etc.). Il ne se forme pas de liège alors dans le cylindre central (fig. 470, B). L'écorce primaire persiste en dilatant et cloisonnant ses cellules de manière à suivre l'expansion du cylindre et produit, comme il a été dit plus haut, une couche de liège vers sa périphérie (*Clusia*, *Ruyschia*, etc.); ou si elle s'exfolie, elle laisse du moins son endoderme subérifié adhérent au cylindre pour le protéger (*Thalictrum*, etc.).

Tantôt, et le plus souvent, l'assise périphérique, devenue génératrice, découpe des segments alternativement vers l'extérieur et vers l'intérieur, de manière à produire un méristème double dont elle sépare les deux moitiés. Le méristème interne, centrifuge, se différencie, comme dans le cas précédent, en une écorce secondaire. Le méristème externe, centripète, se différencie en une couche de liège qui revêt toute la périphérie du cylindre central (fig. 469, B). L'écorce primaire, qui alors ne fait pas de liège à sa périphérie, ne tarde pas à s'exfolier tout entière jusques et y compris l'endoderme, lequel se détache en dernier lieu. A cet effet, elle se fend d'abord en long, vis à vis des lignes de plus forte poussée interne, c'est-à-dire en face des faisceaux libériens; puis elle se détache en autant de valves qu'il y a de ces faisceaux, en deux demi-cylindres, par exemple, si la racine est binaire (Crucifères, Ombellifères, etc.). Ainsi dépouillée de son écorce primaire, réduite à son cylindre central, la racine se trouve d'abord amincie; mais bientôt elle reprend sa grosseur primitive et même s'épaissit de plus en plus, à mesure que les deux zones génératrices qui agissent en elle accumulent leurs produits. Désormais, c'est le liège périphérique du cylindre central qui est l'appareil tégumentaire de la racine, c'est l'écorce secondaire formée dans ce cylindre qui en est l'appareil de réserve.

État de la structure secondaire à la fin de la première année. — De ce qui précède résulte clairement la structure secondaire que l'on observe dans la racine de la plupart des Dicotylédones et des Gymnospermes à la fin de la première année de végétation. On voit que les divers tissus secondaires y sont produits par le jeu simultanément, tantôt de trois, tantôt de deux assises génératrices concentriques. Dans le premier cas, la première assise génératrice, située à la périphérie de l'écorce primaire, exclusivement centripète, forme un liège cortical, et l'écorce primaire persiste; la seconde, située à la périphérie du cylindre central, exclusivement centrifuge, produit une écorce secondaire; la troisième enfin, située en dedans du liber primaire, engendre le liber et le bois secondaires.

Dans le second cas, la première de ces trois assises génératrices fait défaut et l'écorce primaire s'exfolie, mais ses propriétés sont, pour ainsi dire, transférées à la seconde. Celle-ci acquiert en effet un jeu double; tout en continuant à former en dedans une écorce secondaire, elle produit en dehors une couche de liège. Quant à la troisième, elle fonctionne comme dans le premier cas.

L'abondance de ces tissus secondaires, et par conséquent le degré d'épaississement de la racine, varient beaucoup suivant les plantes. Tantôt leur apparition est très prompte; la formation des méristèmes secondaires commence quand la différenciation du méristème primitif est à peine terminée; leur développement ultérieur se poursuit alors activement. Tantôt, au contraire, ils ne se forment que tardivement, longtemps après l'achèvement de la structure primaire, qui se conserve dans toute sa pureté sur une grande longueur, à partir du sommet de la racine; leur développement ultérieur s'opère aussi avec lenteur. Il arrive même, dans ce dernier cas, qu'une fois formés les premiers faisceaux libérioligneux secondaires en dedans des faisceaux libériens primaires, les arcs générateurs cessent de se cloisonner, sans se réunir en dehors du bois primaire en une assise génératrice continue. Alors, des trois méristèmes secondaires il ne se forme que les débuts du premier. Enfin, comme on l'a dit déjà, il y a des racines de Dicotylédones où il ne se fait aucun tissu secondaire (Nymphéacées, Renoncule, Ficaire, *Hottonia*, *Callitriche*, *Pinguicula*, *Gunnera*, *Myriophyllum*, etc.).

Développement de la structure secondaire pendant les années suivantes.

Couches annuelles du bois. — Si la racine est vivace, ses assises génératrices cessent de se cloisonner à l'automne, demeurent inactives pendant l'hiver et recommencent à se segmenter au printemps suivant. Dans le cas ordinaire, où l'écorce primaire est exfoliée et où la racine possède deux assises génératrices dérivées du cylindre central (fig. 469, *B*), l'assise externe se reprend à former du liège en dehors et du parenchyme cortical secondaire en dedans; le liège nouveau répare le liège ancien à mesure qu'il s'exfolie; l'écorce nouvelle épaissit l'écorce ancienne en s'y ajoutant. L'interne se reprend de même à produire du liber en dehors et du bois en dedans; le liber de seconde année double en dedans le liber de première année, tandis que le bois de seconde année se superpose en dehors au bois de première année. Cette double formation se poursuit jusqu'à l'automne, où s'opère un second arrêt, suivi d'une troisième reprise au printemps suivant; et ainsi de suite. Les rayons internes formés la première année se continuent à travers le bois et le liber de seconde année; mais, en outre, il se fait dans la couche nouvelle, entre les premiers, de nouveaux rayons qui partagent la couche plus large en compartiments plus nombreux.

La racine va de la sorte s'épaississant chaque année davantage. Dans cet épaississement, la part des quatre tissus secondaires est très inégale. La part des tissus centripètes est faible, celle du liège parce qu'il se perd en dehors à mesure qu'il se produit en dedans, celle du liber parce que les couches anciennes, fortement refoulées vers l'extérieur, sont progressivement écrasées, réduites à l'état de minces feuillets de consistance cornée dans lesquels les cavités des tubes criblés et des cellules du parenchyme sont complètement oblitérées. Si l'on vient à gratter la surface d'une racine âgée, après avoir enlevé d'abord le liège et l'écorce secondaire, on voit ces lames de liber mort se détacher comme

les feuillets d'un *livre*; d'où le nom sous lequel cette région a été désignée par les anciens anatomistes. La part des tissus centrifuges est plus considérable, parce qu'ils ne se perdent, ni ne s'écrasent. L'écorce secondaire ancienne, tant qu'elle demeure vivante, suit, en dilatant et cloisonnant ses cellules, l'expansion de l'appareil conducteur. Mais c'est surtout le bois qui joue le principal rôle dans l'épaississement, puisque chaque année une couche nouvelle s'ajoute à l'extérieur des couches anciennes, dont la dimension et l'aspect ne changent pas.

Sur la section transversale, ces couches ligneuses annuelles se distinguent nettement, de sorte que, pour estimer l'âge d'une racine, il suffit de compter le nombre des couches concentriques de son bois secondaire. Cette distinction nette des couches provient de ce que chacune d'elles est constituée d'une manière différente sur son bord interne, formé au printemps, et sur son bord externe, produit à l'automne. Au printemps, où la transpiration est très active à la surface des feuilles fraîchement épanouies, tous les éléments et notamment les vaisseaux sont plus larges et à paroi plus mince; le bois est lâche et mou. A l'automne, où la consommation d'eau est très amoindrie, tous les éléments ligneux et notamment les vaisseaux sont plus étroits et à paroi plus épaisse; le bois est serré et dur. C'est le brusque contraste entre le bois le plus dur d'une année et le bois le plus mou de l'année suivante, qui rend si frappante la ligne de démarcation des deux couches successives.

Telle est la marche de l'épaississement de la racine avec les années. Nous n'entreprendrons pas ici l'analyse détaillée et comparative des diverses formes de tissu qui entrent dans la composition du liber secondaire, du bois secondaire et de l'écorce secondaire; cette question se représentera sensiblement dans les mêmes termes à propos de la tige et c'est alors qu'une fois pour toutes nous la résoudreons. Bornons-nous à signaler ici les particularités que l'on observe dans certaines racines qui deviennent tuberculeuses à la suite d'une formation exubérante de tissus secondaires. Quand cette formation exubérante intéresse le liber et le bois secondaires, elle s'accomplit suivant la règle ordinaire, avec de légères modifications; quand, au contraire, elle intéresse l'écorce secondaire, elle est accompagnée souvent d'une remarquable anomalie. Un mot sur chacun de ces deux cas.

Structure des racines tuberculeuses normales. — Quand le renflement de la racine est dû à un développement extraordinaire de l'appareil libéroligneux issu de l'assise génératrice intérieure, ce qui est le cas le plus fréquent, le caractère particulier de cet appareil, c'est que le parenchyme y prédomine beaucoup sur le tissu conducteur et sur le tissu scléreux. En même temps, c'est tantôt le liber qui se développe énormément, tantôt et plus souvent le bois.

Dans les racines des *Taraxacum*, *Rubia*, *Daucus*, *Pastinaca*, etc., le liber secondaire atteint un développement considérable et, dans ce liber, c'est le parenchyme qui forme la plus grande masse. Dans celles des *Brassica*, *Raphanus*, etc., au contraire, c'est le bois qui prédomine et il est principalement parenchymateux. Entre ces deux extrêmes, entre la Carotte et le Navet, on trouve beaucoup d'intermédiaires (*Rheum*, *Althwa*, *Scorzonera*, diverses Ombellifères, etc.).

Considérons d'un peu plus près les racines tuberculeuses à bois prédominant (fig. 471). Les vaisseaux y sont toujours ouverts, à ponctuations aréolées quand

ils se touchent, réticulés là où ils confinent à du parenchyme. Ils sont entourés de quelques fibres peu épaissies, mais lignifiées, et au delà par des cellules de parenchyme ligneux. Les bandes ou compartiments ainsi formés sont séparés par des rayons internes. Tantôt les bandes ligneuses sont très étroites, composées presque uniquement de vaisseaux et de fibres; les rayons, au contraire, très larges et très hauts; la grande masse du parenchyme est donc du parenchyme de rayons (*Urtica*, *Cucurbita*, *Symphytum*, etc.). Tantôt, et c'est le cas dans les vraies racines charnues, les rayons internes sont étroits (1-5 cellules de large) et courts (6-10 cellules de haut); la grande masse du parenchyme est donc du parenchyme ligneux proprement dit (fig. 471). La limite entre les rayons et le parenchyme ligneux demeure parfois très nette; le contenu même des cellules est différent (*Rheum*, *Pastinaca*, etc); ailleurs, elle est plus difficile à fixer et les deux formes du parenchyme passent l'une dans l'autre (*Scorzonera*, *Daucus*, *Raphanus*, *Brassica*, etc.).

Formation de faisceaux libéroligneux secondaires dans l'écorce secondaire. —

Dans les Nyctaginées, au contraire, et notamment dans la Belle-de-nuit (*Mirabilis Jalapa*), l'assise génératrice du liber et du bois secondaires cesse bientôt de fonctionner. En revanche, l'assise génératrice du liège et de l'écorce secondaire se cloisonne beaucoup plus activement que d'ordinaire sur sa face interne, en produisant une couche plus épaisse de méristème centrifuge. Celui-ci se différencie dans certaines places en faisceaux libéroligneux, dans les intervalles en parenchyme cortical; de là un cercle de faisceaux, séparés par des rayons. En dehors de ce cercle se forme d'abord une couche exclusivement parenchymateuse, puis un nouveau cercle de faisceaux séparés par des rayons, et ainsi de suite. L'écorce secondaire centrifuge se trouve donc ici entremêlée de faisceaux libéroligneux, secondaires comme elle. Et l'on remarquera que le liber de ces faisceaux surnuméraires, tout aussi bien que leur bois, dérive du bord interne de l'assise génératrice subéro-corticale.

C'est de la même manière qu'il se forme, dans les racines très âgées des *Draecæna* et *Aletris*, des faisceaux libéroligneux dans l'écorce secondaire : seul exemple jusqu'ici connu d'une production de tissus secondaires dans le cylindre central de la racine chez les Monocotylédones, où ce cylindre est toujours dépourvu de l'assise génératrice normale. Seulement, la moitié externe du méristème, au lieu de produire du liège sous l'endoderme, y donne simplement une couche d'écorce secondaire. Le liège y est cortical.

Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie

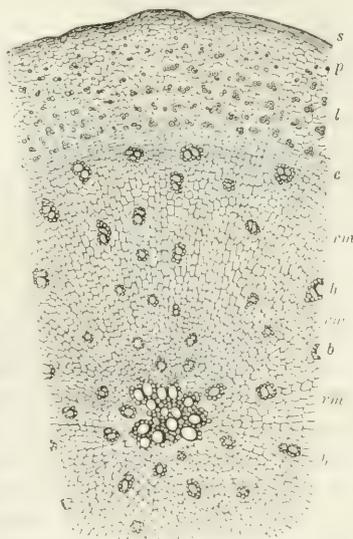


Fig. 471. — Portion d'une section transversale de la racine de Guaiacum (*Althæa officinalis*), montrant la prédominance du parenchyme dans le liber et surtout dans le bois secondaire. s, liège; p, écorce secondaire; l, liber secondaire avec fibres éparses; c, assise génératrice; b, bois secondaire, où le parenchyme des rayons se distingue nettement de celui des compartiments.

de cette structure. — À une époque quelconque du développement secondaire que nous venons d'esquisser, les divers appareils se trouvent disposés comme il suit. Quand l'écorce primaire persiste, l'appareil tégumentaire est constitué par le liège périphérique de cette écorce primaire, joint à l'endoderme; quand l'écorce primaire s'exfolie, l'appareil tégumentaire est formé par le liège issu de l'assise périphérique du cylindre central. L'appareil conducteur est composé du liber secondaire non encore écrasé et exfolié, du bois secondaire tout entier, et du bois primaire; il faut y ajouter les faisceaux corticaux, quand ils existent. L'appareil conjonctif comprend l'écorce primaire, tant qu'elle persiste, et toujours l'écorce secondaire; il faut y joindre les grands rayons quand ils existent et le parenchyme primaire central. Le stéréome est constitué par la sclérose du parenchyme central, et par le sclérenchyme libérien et ligneux secondaire. Enfin l'appareil de réserve comprend, outre l'écorce secondaire et les grands rayons, l'ensemble des petits rayons qui se développent chaque année dans la couche en formation pour se continuer ensuite les années suivantes à travers les couches nouvelles; il faut y ajouter le parenchyme des compartiments libériens et ligneux que les rayons séparent.

Comme ces divers appareils secondaires se développent symétriquement par rapport à l'axe de la racine, la symétrie par rapport à l'axe, constatée plus haut dans la structure primaire, se maintient à toute époque dans la structure secondaire.

Tissus tertiaires de la racine. — Quand une assise appartenant aux divers tissus secondaires dont on vient d'étudier la formation, après s'être différenciée en parenchyme et avoir plus ou moins longtemps fonctionné comme telle, redevient génératrice et recommence à se cloisonner, elle donne un méristème tertiaire qui, en se différenciant, produit des tissus tertiaires. En s'intercalant aux tissus secondaires, ceux-ci viennent encore compliquer davantage la structure de la racine. Ils peuvent provenir soit de l'écorce secondaire, soit du liber ou du bois secondaire; ils peuvent donner naissance soit à du liège et à de l'écorce tertiaires, soit à du liber et à du bois tertiaires. Citons-en quelques exemples.

Liège et écorce tertiaires. Formation du rhytidome. — Il arrive souvent que l'assise génératrice du liège et de l'écorce secondaire, après avoir fonctionné quelque temps à la périphérie du cylindre central, cesse de se cloisonner; ses cellules passent à l'état définitif en devenant soit du liège, soit du parenchyme. Il se fait alors, quelque part dans la profondeur de l'écorce secondaire, aux dépens d'une rangée de cellules qui recommencent à se cloisonner, une assise génératrice nouvelle. Celle-ci, fonctionnant comme la première, produit un méristème double, dont la différenciation donne une couche de liège tertiaire en dehors, une couche d'écorce tertiaire en dedans. Ce liège profond tue le liège périphérique et toute la zone d'écorce secondaire comprise entre les deux, comme ce liège périphérique avait tué autrefois l'écorce primaire. Plus tard, cette seconde assise génératrice cesse à son tour de se cloisonner, et il s'en fait une troisième plus profondément dans l'écorce secondaire; le troisième liège tue le second et toute la zone corticale comprise entre le second et lui. Quand ce phénomène s'est reproduit un certain nombre de fois, on arrive à la limite interne de l'écorce secondaire, qui est tout entière mortifiée. C'est désormais à travers le liber ancien, aux dépens d'une rangée de cellules du parenchyme libé-

rien demeurées vivantes, que la nouvelle assise génératrice subérocorticale se constitue, et que plus tard elle recule de plus en plus, tuant à chaque fois tout ce qui est en dehors d'elle. Elle arrive de la sorte à se rapprocher toujours davantage de l'assise génératrice libéroligneuse dont, en définitive, elle ne se trouve plus séparée que par le liber secondaire le plus jeune. Désormais, ses progrès vers l'intérieur se règlent sur l'épaississement même du liber.

Entre la périphérie de la racine et le liège tertiaire le plus profond s'étend de la sorte toute une série de couches mortes : d'abord une alternance de couches de liège et de couches d'écorce secondaire, puis une alternance de liège et de liber mort avec les divers éléments qui le constituent : fibres scléreuses, tubes criblés et cellules annexes, écrasés en feuillets cornés. A cette masse hétérogène de tissus morts, dont l'écorce primaire exfoliée est la partie la plus externe, on donne le nom de *rhytidome*. Le plus souvent, une fois l'écorce primaire exfoliée, le rhytidome persiste et s'accumule en une croûte de plus en plus épaisse à la surface de la racine, qu'il protège. Sans cesse dilaté par la pression interne qui résulte de la formation continue du bois et du liber, il se fend dans sa région externe et ses crevasses deviennent plus en plus profondes et larges. Il en est ainsi dans la plupart des arbres dicotylédonés et gymnospermes. Quelquefois, au contraire, il est caduc comme l'écorce primaire. Chaque année, il se détache par plaques ou par anneaux, laissant à nu la couche de liège vivant récemment produite par l'assise génératrice subérocorticale dans sa position actuelle (Platane, Vigne, etc.).

Faisceaux libéroligneux tertiaires dans l'écorce secondaire. — Dans les Chénopodées et notamment dans la Betterave, l'assise génératrice du liber et du bois secondaires cesse bientôt de fonctionner, comme dans la Belle-de-nuit. L'assise génératrice subérocorticale, en revanche, se cloisonne très activement vers l'intérieur et donne une couche très épaisse d'écorce secondaire. Puis, une assise profonde de cette écorce secondaire redevient génératrice, se cloisonne à la fois vers l'extérieur et vers l'intérieur, et forme un méristème tertiaire double qui produit, en certains points, du liber tertiaire en dehors et du bois tertiaire en dedans, dans les intervalles, de l'écorce tertiaire en dehors et en dedans : d'où un cercle de faisceaux libéroligneux tertiaires, séparés par des rayons d'écorce tertiaire. Cela fait, l'assise génératrice cesse de fonctionner. Mais en dehors, dans l'écorce secondaire, il s'en forme une nouvelle, qui donne un second cercle de faisceaux séparés par des rayons, puis s'éteint à son tour. Une troisième lui succède en dehors, puis une quatrième, une cinquième, une sixième, à mesure que l'écorce secondaire va elle-même s'épaississant par le jeu de l'assise génératrice externe. A la fin de la première année de végétation, la racine de Betterave renferme de la sorte, en dehors de ses deux faisceaux libéroligneux secondaires normaux, dans son épaisse écorce secondaire, six ou sept cercles concentriques de faisceaux libéroligneux tertiaires, d'autant plus nombreux et plus petits qu'ils appartiennent à un cercle plus extérieur ; ces faisceaux sont séparés dans le sens du rayon, d'un cercle à l'autre, par de l'écorce secondaire, dans le sens de la tangente, dans chaque cercle, par de l'écorce tertiaire.

Le résultat définitif ressemble beaucoup à celui qui, dans la Belle-de-nuit, est atteint par un procédé tout différent.

Chez un grand nombre de Convolvulacées vivaces, ou même annuelles (*Pharbitis hispida*), des faisceaux libéroligneux tertiaires se forment aussi dans l'écorce secondaire (fig. 472), parfois même en plusieurs cercles, comme dans la Betterave, sans que pour cela l'assise génératrice interne cesse de produire continuellement du liber et du bois secondaires. De plus, ces faisceaux tertiaires épaississent pendant quelque temps leur liber et leur bois au moyen d'un arc générateur propre à chacun d'eux.

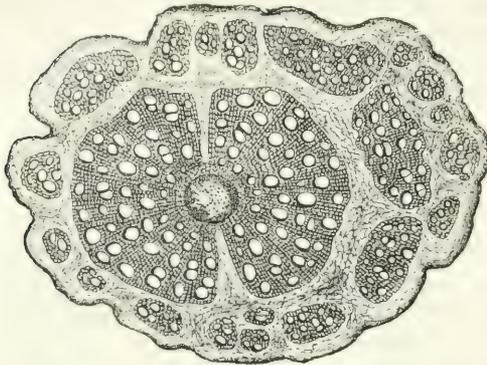


Fig. 472. — Section transversale de la racine de l'*Ipomœa Turpethum*, montrant un cercle de faisceaux libéroligneux tertiaires dans l'écorce secondaire; à gauche, on voit un second cercle de faisceaux tertiaires en dehors du premier.

ristème tertiaire, qui se différencie ensuite en bois et en liber. C'est surtout dans certaines racines tuberculeuses, où le parenchyme ligneux est très développé comme on l'a vu plus haut, que ce phénomène a été observé. Diverses Convolvulacées (*Convolvulus Scammonia*, *Ipomœa Purga*, etc.), par exemple, produisent dans leur bois secondaire âgé une ou plusieurs assises génératrices, qui forment autant de cercles plus ou moins réguliers de faisceaux libéroligneux tertiaires, normalement orientés, c'est-à-dire tournant le liber en dehors et le bois en dedans. Il en est de même dans certaines Ombellifères, dans le *Myrrhis odorata* par exemple, avec cette différence, que les faisceaux tertiaires sont orientés en sens inverse, c'est-à-dire tournent leur liber en dedans et leur bois en dehors. Les racines charnues des *Bryonia*, *Rumex*, *Sedum Telephium*, etc., sont le siège de productions tertiaires analogues dans leur parenchyme ligneux.

En étudiant la tige, où elles sont plus fréquentes, plus diverses et surtout mieux connues, nous aurons à revenir plus loin sur ces anomalies de la structure secondaire.

SECTION II

PHYSIOLOGIE INTERNE DE LA RACINE

§ 5

Tension et fonctions internes de la racine.

Tension de la racine. — Les divers tissus et appareils, primaires ou secondaires, qui entrent, comme il vient d'être dit, dans la composition de la racine, y apportent leurs tensions propres, dues soit à la turgescence des cellules, soit à l'imbibition de leurs membranes (p. 685). Ces tensions se combinent et s'équili-

brent dans une pression résultante, qui est la tension de la racine. Dans la région en voie de croissance, la tension est positive dans l'écorce, qui cherche à s'allonger davantage, négative dans le cylindre central, qui résiste plus ou moins à cet allongement. Dans les racines ordinaires à croissance rapide, la différence est faible, sans doute parce que le cylindre central, tant que les vaisseaux n'y sont pas formés, est assez extensible pour obéir presque sans résistance à la traction de l'écorce. Mais quand la croissance est lente, comme dans les racines aériennes des Orchidées, Aroïdées, Clusiacées, etc., la tension relative est beaucoup plus forte. Aussi, quand on fend en long une de ces racines par une section, ou mieux par deux sections en croix suivant l'axe, voit-on chaque partie s'incurver en dedans. La même courbure a lieu si, après avoir découpé dans la racine une lame médiane, par deux sections longitudinales parallèles, on taille cette lame en deux suivant l'axe. Enfin si, dans chaque moitié de cette lame médiane, on isole l'écorce d'avec le cylindre central, on voit la première s'allonger pendant quelque temps, tandis que le second se raccourcit.

C'est sans doute en agissant sur cette tension de la racine dans la région de croissance, que les diverses causes externes développent dans ce membre les courbures qui ont été étudiées plus haut (p. 241 et suiv.). En diminuant la tension de l'écorce sur la face qui leur est directement exposée, la pesanteur, l'humidité, la pression, provoquent des flexions positives, géotropiques, hydrotropiques, etc. En augmentant cette tension sur la face irradiée, la radiation détermine des courbures négatives, héliotropiques ou thermotropiques. Et c'est ici le lieu de chercher à expliquer le résultat de la curieuse expérience signalée et figurée à la page 247. Un petit corps quelconque, un petit carré de papier ou de verre mince, collé à la racine vers sa pointe avec un vernis épais, y provoque, dans la région de croissance, une courbure convexe du côté où le petit corps a été collé. Ce résultat a paru indiquer une sorte de sensibilité de la pointe de la racine pour la pression. Des recherches récentes sont venues donner du phénomène une explication plus simple (1).

Tout d'abord, quand on fixe à la pointe de la racine, sans les coller, de petits corps solides, comme de petits morceaux de bois ou des grains de sable, on n'observe aucune courbure dans la région de croissance. Ensuite, si l'on y dépose simplement un gouttelette du vernis employé, on voit la courbure s'opérer, bien qu'il n'y ait la pression d'aucun corps solide. L'effet est donc dû, non à la pression du corps solide, mais à l'action spéciale du vernis. En étudiant au microscope la région où la goutte de vernis a été placée, on s'assure que les cellules y sont mortes. On obtient d'ailleurs la même flexion en déposant latéralement vers la pointe une goutte de nitrate de mercure ou en y détachant avec le rasoir une petite plaque de tissu. Dans tous les cas, la courbure est le résultat non d'une pression, mais d'une blessure, et dès lors elle s'explique assez facilement. Elle a lieu parce que, dans la région de l'écorce située au-dessus de la blessure, la tension de turgescence augmente et qu'en conséquence cette région s'accroît plus que la face opposée. C'est là, comme on sait (p. 685), l'effet ordinaire d'une suppression locale de la turgescence dans un tissu. Le fait étudié reste exact, ses conséquences pour la direction et la pénétration de la racine dans

(1) Wiesner : *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*, Wien, 1881.

le sol demeurent les mêmes ; l'explication seule est différente et plus satisfaisante pour l'esprit.

A mesure que la croissance se ralentit, la tension relative dont nous venons de parler diminue ; elle s'annule et plus tard change de sens. Si l'on considère, en effet, une région plus âgée de la racine, où la croissance a pris fin, on s'assure que les choses sont renversées. C'est le cylindre central qui est en tension positive et qui s'allonge quand on l'isole ; c'est l'écorce qui est en pression négative et qui se raccourcit quand on la sépare. Si l'on fend la racine dans cette région, les parties se courbent en dehors. La flexion est plus forte avec les racines aériennes qu'avec les racines terrestres.

Quand la racine produit dans son sein des tissus secondaires, il s'y développe en outre une tension transversale de plus en plus considérable ; nous en traiterons plus loin à propos de la tige.

Fonctions internes principales de la racine. — La racine fixe la plante au sol. Elle absorbe dans le sol l'eau et les substances dissoutes. Elle conduit ce liquide du lieu d'absorption jusqu'à la tige où elle est insérée ; en même temps elle ramène de la tige jusqu'à son extrémité en voie de croissance les substances plastiques qui sont le résultat de l'assimilation. Fixer, absorber et conduire, telles sont les trois fonctions principales de la racine.

La première a été étudiée (p. 241) pour tout ce qui concerne l'aspect extérieur du phénomène. Pour ce qui dépend de la structure, il suffira de remarquer que c'est au stéréome de la racine que le rôle de supporter l'édifice aérien de la plante est principalement dévolu. Plus il est développé, toutes choses égales d'ailleurs, plus le pouvoir fixateur de la racine est grand. Grâce aux formations secondaires qui, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes arborescentes, ajoutent sans cesse de nouveaux stéréides aux anciens, l'appareil de soutien croît en force à mesure que le développement et la ramification de la tige augmentent la charge qu'il a à supporter.

La seconde fonction a pour siège l'assise pilifère dont les cellules, à l'effet d'augmenter la surface absorbante, se prolongent ordinairement en poils ; c'est une fonction externe, et à ce titre elle a été étudiée (p. 250) avec assez de détails pour qu'il n'y ait pas à y revenir. La troisième est une fonction tout interne, et c'est ici le lieu de l'examiner.

Transport vers la tige du liquide absorbé par la racine. — Une fois introduit dans les cellules de l'assise pilifère, le liquide du sol traverse horizontalement par osmose et diffusion d'abord l'écorce externe, puis l'écorce interne avec l'endoderme, puis l'assise périphérique du cylindre central et arrive enfin à l'appareil conducteur. Il pénètre dans les faisceaux ligneux, dont les vaisseaux le conduisent du sommet de la racine vers sa base, jusqu'à son insertion sur la tige. Les faisceaux ligneux primaires, auxquels s'adjoignent plus tard, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, les vaisseaux de la portion ligneuse des faisceaux ou de l'anneau libéroligneux secondaires, sont les voies, et les voies exclusives, du courant ascendant. On le prouve de diverses manières.

On coupe à une certaine distance de sa pointe une racine assez grosse, mais dépourvue de tissus secondaires. A partir de la section, on enlève l'écorce, on évide le cylindre central, et l'on entaille le manchon qui reste, à l'endroit de

chaque faisceau libérien, de manière à isoler les faisceaux ligneux. Cela fait, si l'on plonge dans l'eau la région réduite à ces filets, la tige feuillée attenante à la racine se conserve fraîche. Elle se fane, au contraire, si, dans la racine plongée dans l'eau par son extrémité intacte, on pratique à travers l'écorce avec une aiguille coupante la section de tous les faisceaux ligneux; l'écorce, le parenchyme et les faisceaux libériens, demeurés intacts, ne servent donc pas au transport. On peut encore couper vers son extrémité une racine attachée à une tige feuillée en voie de transpiration active, et plonger la section dans une dissolution colorée, dans la fuchsine par exemple. Après quelques heures, si l'on pratique des sections à diverses hauteurs dans cette racine, on voit que le liquide coloré remplit les vaisseaux et y est tout d'abord exclusivement localisé. Les parois lignifiées des vaisseaux se colorent fortement; l'écorce, le parenchyme conjonctif central, les faisceaux libériens demeurent incolores (1).

Sous quelle impulsion le liquide, une fois introduit dans les vaisseaux, les parcourt-il ainsi dans toute leur longueur? Il faut se rappeler que les phénomènes osmotiques dont l'assise pilifère et les autres assises de l'écorce sont le siège pendant l'absorption, joints à la forte turgescence qui en résulte, développent une pression qui foule le liquide dans les vaisseaux. Impossible vers la pointe, où les vaisseaux viennent se fermer dans le méristème, le mouvement du liquide, sous l'influence de cette poussée, ne peut se produire que vers la base du membre. Il est facile de mettre en évidence l'existence de cette poussée et d'en mesurer la force (2). On choisira des plantes douées d'un puissant système de racines et de faisceaux ligneux bien développés, par exemple: parmi les végétaux ligneux, le Bouleau, l'Érable, la Vigne, et parmi les plantes herbacées, le Grand-Soleil, le Dahlia, le Ricin, la Maïs, etc.

Après le coucher du soleil, on tranche au ras du sol la tige de la plante; on détache le pivot de la racine sur une étendue de quelques centimètres et l'on y adapte un tube de verre avec un manchon de caoutchouc. Bientôt l'eau commence à sortir par la section, monte dans le tube et s'y élève de plus en plus haut; si le sol est maintenu humide et chaud, l'écoulement continue pendant six à dix jours. Dans les premiers jours, il devient de plus en plus abondant, atteint un maximum, puis va diminuant et enfin s'arrête tout à fait, en même temps que la racine s'altère et pourrit. Pendant le temps de l'écoulement, si l'on essuie à plusieurs reprises la section avec du papier buvard, on voit nettement que l'eau ne perle qu'au-dessus des faisceaux ligneux s'il s'agit d'une Monocotylédone ou d'une Cryptogame vasculaire, à la fois au-dessus des faisceaux ligneux primaires et de la portion ligneuse des faisceaux libéroligneux secondaires, s'il s'agit d'une Dicotylédone. C'est surtout par les ouvertures des larges vaisseaux qu'elle s'échappe. L'eau ainsi expulsée a bien été, d'ailleurs, absorbée à mesure dans le sol par les poils absorbants qui couvrent les radicules; elle ne provient pas seulement de la provision contenue auparavant dans le corps de la racine. On en a la preuve directe en remarquant que la quantité d'eau fournie par la section, dans l'espace de quelques jours, atteint plusieurs fois le volume de la racine.

1. Ph. Van Tieghem : *Mémoire sur la racine* (loc. cit., p. 118, 179, 277, 1871).

2. Hales : *Statical Essays*, p. 109 et 115, 1731. — Hofmeister : *Flora*, 1862. — Sachs : *Physiologie végétale*, 1868. — Pfeffer : *Pflanzenphysiologie*, p. 119, 1881.

En été, l'eau expulsée dans ces conditions par les plantes annuelles ne tient en dissolution que des traces de matières organiques; on y décèle facilement, au contraire, la présence de principes minéraux, notamment des nitrates, des sulfates, des phosphates, des chlorures, etc., de chaux, de potasse, de magnésium, etc.: toutes substances que la plante tire directement du sol. Au printemps, au contraire, l'eau qui s'écoule d'une plante ligneuse, d'un Bouleau, par exemple, ou d'un Érable, contient aussi une notable proportion de sucre et de matières albuminoïdes. Elle a absorbé ces substances dans les cellules du parenchyme du bois et des rayons, où elles s'étaient mises en réserve pendant l'hiver.

Si l'on ajuste à la racine un manomètre de forme appropriée (fig. 475), on voit que, même dans des végétaux de petite taille et où l'appareil ligneux n'est pas très développé, l'eau continue de s'échapper sous une pression de plusieurs centimètres de mercure. Ainsi la pression s'élève: dans le Haricot à 159^{mm}, dans l'Ortie à 554^{mm}, dans la Digitale à 461^{mm}. Dans certaines plantes ligneuses, comme la Vigne, cette pression peut atteindre et dépasser une atmosphère. Seulement, on ne mesure ainsi que la pression que le liquide peut vaincre encore, une fois qu'il est arrivé à la base de la tige. Or il est évident qu'en parcourant la racine dans toute sa longueur il a déjà surmonté d'innombrables obstacles dont la grandeur est inconnue.

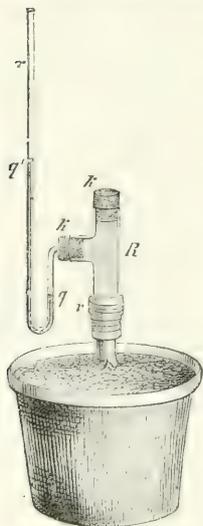


Fig. 475. — Appareil pour mesurer la force avec laquelle l'eau absorbée par la racine s'échappe par la section du pivot en *v*. On ajuste d'abord à la racine détournée un tube de verre *R*, muni d'une tubulure latérale à laquelle on adapte avec un bouchon *k* un tube recourbé *r*. On remplit d'eau le tube *R*, on le ferme par un bouchon *k*, puis on verse du mercure dans le tube *r*. La différence de niveau *q q'* mesure la poussée de la racine (Sachs).

Pour évaluer la quantité d'eau écoulée, on peut donner au tube ajusté à la racine la forme d'une étroite burette graduée, et si l'écoulement est assez abondant, lire d'heure en heure le nombre de centimètres cubes de la colonne. Mais par ce procédé, la pression exercée sur la section va sans cesse en croissant, ce qui change à tout instant les conditions du phénomène. Pour éviter cette variation de pression, on ajuste à la racine un tube dont la forme est représentée dans la figure 475, *R*; au lieu du manomètre, on fixe à la tubulure latérale un tube fin recourbé vers le bas et qui conduit dans une burette graduée. Si tous les tubes de verre sont remplis d'eau au début, il ne tombera dans la burette qu'autant de gouttes qu'il en sera sorti par la section, et la pression restera constante. En prolongeant le tube descendant jusqu'au niveau de la section de la racine, l'écoulement a lieu sous une pression nulle. Par cette disposition, l'on s'assure que l'intensité de l'écoulement subit des oscillations de jour en jour, aux diverses périodes d'une même journée, et même d'heure en heure. Les causes de ces oscillations, dues évidemment

à des variations correspondantes dans l'activité des racines, sont encore ignorées.

Quand la racine est attachée à la base de la tige, le courant d'eau s'y déplace de la même manière et sous l'influence exclusive de la même poussée osmotique

de bas en haut, toutes les fois que la consommation d'eau par la transpiration des parties aériennes ne dépasse pas le débit fourni par l'absorption osmotique des radicelles. Mais si la transpiration est plus forte que l'absorption, les choses se passent autrement. Coupons au ras du sol la racine d'une plante exposée au soleil, à l'heure de sa plus active transpiration, et ajustons comme plus haut un tube vertical au tronçon. Rien ne sort et, si l'on verse de l'eau dans le tube de verre, cette eau est aussitôt aspirée par la surface de section. En fixant un manomètre au pivot, on voit que la pression dans les vaisseaux ligneux est négative, inférieure à la pression atmosphérique. Il est évident que le tissu ligneux de la racine a été épuisé par la transpiration antérieure à l'opération; il est pauvre en eau. Il faut alors attendre quelques heures pour voir perler le liquide sur la section et le phénomène suivre ensuite son cours normal. Dans une plante en pleine transpiration, le liquide des vaisseaux est donc soumis à deux impulsions de même sens, à la poussée de bas en haut due à l'osmose des poils radicaux et à l'appel de bas en haut dû à la transpiration des feuilles. C'est le concours de ces deux forces qui fait parcourir au liquide le chemin qui l'amène à la tige. Sous l'influence de cet appel d'en haut et de la diminution de pression qui en résulte dans les vaisseaux, la colonne liquide de ces derniers s'interrompt par des index d'air, et c'est un mélange de bulles d'air et d'index liquides qui s'y trouve renfermé au moment des fortes transpirations. Nous aurons à revenir sur cette question au sujet de la tige.

Chemin faisant, les cellules voisines des vaisseaux en soutirent par osmose l'eau et les substances dissoutes dont elles ont besoin. Sur le grand courant s'insèrent donc un grand nombre de petits courants dérivés, et c'est la raison d'être de la sculpture des vaisseaux d'assurer par les places minces le passage latéral des liquides, en même temps que leur soutien et le maintien de leur calibre malgré la turgescence des cellules voisines sont obtenus par les places épaissies.

Transport vers le sommet de la racine des substances plastiques venues de la tige. — Les substances plastiques produites par l'assimilation dont les feuilles sont le siège essentiel sont amenées de la tige dans la racine, et cheminent ensuite dans toute la longueur de ce membre et de ses ramifications, à l'intérieur des tubes criblés renfermés exclusivement dans les faisceaux libériens chez les Cryptogames vasculaires et les Monocotylédones, à la fois dans les faisceaux libériens primaires et dans la moitié libérienne des faisceaux libéroligneux secondaires dans les Dicotylédones et les Gymnospermes. Ces substances parviennent ainsi jusqu'à la pointe extrême des radicelles, dans le méristème, et jusqu'aux cellules mères dont elles alimentent la croissance et le cloisonnement. L'impulsion qui déplace les substances plastiques dans les tubes criblés n'est autre que l'appel déterminé par la consommation au lieu d'emploi. Il n'y a pas ici de poussée, comme pour le liquide absorbé dans le sol.

Résumé. — En résumé, tant que la racine conserve sa structure primaire, le transport y a lieu par deux séries de courants rectilignes inverses et régulièrement alternes : les uns dirigés du sommet à la base, dans les faisceaux ligneux, où se déplace rapidement un liquide clair chargé surtout de matières minérales; les autres dirigés de la base au sommet, dans les faisceaux libériens, où glisse lentement une matière pâteuse. Plus tard, quand l'organisation secondaire