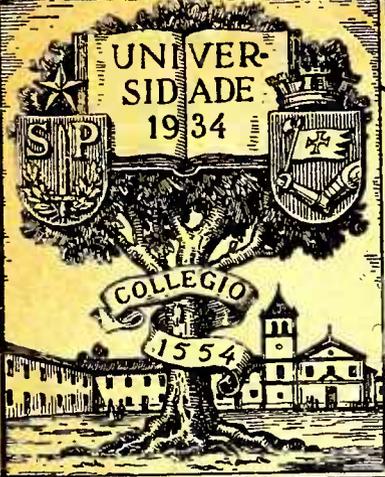


BIBLIOTHÈQUE
DES SCIENCES
CONTEMPORAINES

EX-LIBRIS



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA
LUIZ DE QUEIROZ

Nº

305

271

3049

BIBLIOTHÈQUE

DES

SCIENCES CONTEMPORAINES

IX

21

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES CONTEMPORAINES

LA BOTANIQUE

PAR

J.-L. DE LANESSAN

Professeur agrégé d'histoire naturelle à la Faculté de médecine
de Paris.

132 FIGURES INTERCALÉES DANS LE TEXTE

PARIS

C. REINWALD, LIBRAIRE-ÉDITEUR

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

—
1883

Tous droits réservés.

PRÉFACE

La Botanique a pour objet l'étude des végétaux. Une Histoire naturelle complète de ces organismes devrait comprendre : la description de leurs formes générales et celle de leurs divers membres et organes (morphologie et organographie), celle des détails de leur organisation anatomique et histologique (anatomie et histologie), l'exposé des fonctions de chacun de leurs membres, de leurs organes, de leurs éléments anatomiques (physiologie — le tracé minutieux du développement de chaque membre, de chaque organe, de chaque tissu, de chaque élément, depuis leur première apparition dans l'embryon jusqu'à l'âge adulte la vieillesse et la mort (embryologie, organogénie — histogénie) ; l'histoire du règne végétal, à partir de la première heure de son apparition sur notre globe jusqu'à l'époque actuelle (paléontologie) ; la carte de la distribution des plantes à la surface de la terre (géographie végétale) ; l'indication précise des caractères qui servent à diviser le règne végétal en embranchements, classes, ordres, familles, genres et espèces (taxinomie) ; enfin, l'étude morphologique, organographique, histologique, etc., de chacun de ces groupes, avec l'indication des propriétés utiles ou nuisibles des diverses espèces et celle des usages auxquels on peut les employer.

Je ne pouvais aborder dans ce volume toutes les parties

de la science des végétaux, dont je viens de rappeler l'objet et le titre.

Je n'aurais pu le faire qu'à la condition de me borner à une revue si rapide, qu'elle eût été souverainement fastidieuse et dépourvue de toute utilité.

Mon but a été tout différent. Je me suis proposé de tracer un tableau des caractères morphologiques et anatomiques, des fonctions biologiques et de l'évolution des plantes, qui mît le lecteur, assez courageux pour en étudier soigneusement tous les détails, en mesure d'acquérir une notion générale et pour ainsi dire philosophique de l'organisme végétal et de sa manière de vivre.

J'ai laissé de côté toutes les questions spéciales, toutes celles qui n'ont de valeur qu'en se plaçant au point de vue des botanistes de profession, mais je me suis longuement étendu sur celles qui offrent un intérêt général.

Dans une première partie, sous le titre de *Morphologie et Anatomie comparées des végétaux*, je me suis efforcé de montrer, par une série d'exemples pris dans les différents groupes du règne végétal, de quelle façon l'organisme des plantes se constitue et acquiert, en partant de la forme, de l'organisation et du fonctionnement les plus simples, les aspects variés, la structure complexe et les fonctions multiples qu'il présente dans les végétaux supérieurs.

Dans une seconde partie, sous le titre d'*Anatomie cellulaire et Physiologie des végétaux*, j'ai tracé successivement l'histoire de la cellule végétale, celle de sa manière de vivre, de se développer et de se reproduire ; celle de ses produits, chlorophylle, matières colorantes, cire, graisses, amidon, etc., et j'ai étudié avec le plus grand soin toutes les fonctions physiologiques des

plantes : alimentation, digestion, circulation des aliments, des liquides venus du sol, des matières élaborées par la plante, respiration, accroissement, mouvements, sensibilité, reproduction et enfin évolution.

Je me suis efforcé d'être simple et clair, en même temps que fidèle à la vérité scientifique. Le lecteur appréciera dans quelle mesure j'y suis parvenu. Il voudra bien, dans ses jugements, tenir compte de la difficulté de la tâche et du travail que j'ai dû faire pour lui être, sinon agréable, du moins utile.

J.-L. DE LANESSAN.

Paris, le 8 octobre 1882.

ERRATA.

Page 200, ligne 16, *au lieu de* : très peu riche en oxygène, *lisez* :
très peu riche en oxygène dissous.

— 402, dans le titre, *au lieu de* : chez les vivants, *lisez* : chez
les végétaux.

— 491, ligne 21, *au lieu de* : *Sopuntia*, *lisez* : *Opuntia*.

LA BOTANIQUE

LIVRE I.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉES DES VÉGÉTAUX.

CHAPITRE I.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE GÉNÉRALES.

Afin d'acquérir une idée nette des formes diverses et de l'organisation plus ou moins complexe que peuvent présenter les végétaux dont l'étude constitue la *Botanique*, il suffit de passer successivement en revue un certain nombre de plantes convenablement choisies.

Nous prendrons ces exemples parmi les végétaux que le lecteur peut avoir le plus facilement à sa disposition et nous aurons soin d'indiquer, en parlant de chacun d'eux, les procédés à employer pour leur observation et l'étude de leurs diverses parties. Nous commencerons par les formes les plus simples et nous nous élèverons graduellement vers des formes de plus en plus compliquées, nous conduisant jusqu'aux plantes qui occupent le sommet du règne végétal.

VÉGÉTAUX UNICELLULAIRES.

§ 1. Végétaux unicellulaires incolores.

Parmi les végétaux de ce premier groupe, l'espèce qu'il est le plus facile à tout le monde de se procurer est, sans contredit, le petit Champignon microscopique connu sous le nom vulgaire de *Levure de bière* et sous le nom scientifique de *Saccharomy-*

ces *Cerevisæ*. Tous nos lecteurs pourront facilement se le procurer. Il suffit d'acheter chez un boulanger un peu de *levure*. C'est une substance jaunâtre, à odeur aigrelette, employée par les boulangers pour faire le levain. On en place gros comme un pois dans un verre d'eau et on y ajoute un morceau de sucre.

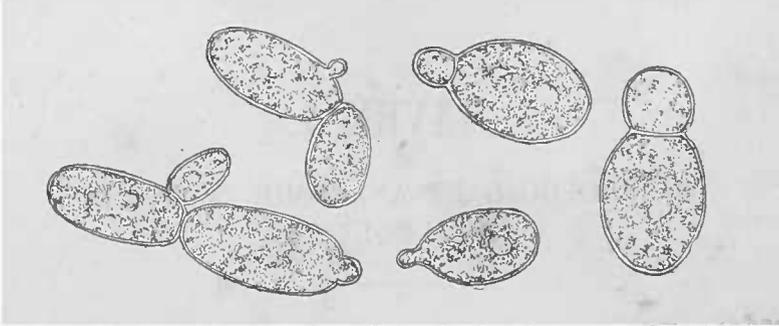


Fig. 1. Bourgeonnement des cellules du *Saccharomyces Cerevisæ*.

L'eau présente bientôt une sorte d'ébullition. De grosses bulles d'air se forment et viennent crever à la surface, entraînant avec elles la levure.

On peut alors se livrer à l'observation. On prend avec la pointe d'un pinceau ou avec une baguette de verre une goutte de la matière jaune, épaisse, bourbeuse, qui flotte à la surface de l'eau et on dépose cette substance sur une lame de verre ou *porte-objet*. On ajoute un peu d'eau distillée pour étendre la substance et on place par-dessus le tout la lame mince de verre connue sous le nom de *couvert*. On examine alors avec un grossissement de trois cents à cinq cents diamètres, ou davantage si l'on veut.

On constate ainsi que la levure est formée de très nombreux petits corps ovoïdes, incolores, flottant dans le liquide (fig. 1).

Chacun de ces corps est une *cellule*. A l'aide des réactifs dont nous parlerons dans un chapitre ultérieur, on peut s'assurer que chacune de ces cellules offre l'organisation suivante :

1° A l'extérieur, une membrane d'enveloppe mince, incolore, formée d'un corps nommé par les chimistes *cellulose* et ayant une composition qui répond à la formule $C_6H_{10}O_5$;

2° Un contenu visqueux, incolore, connu sous le nom de *protoplasma*, formé essentiellement de substances albuminoïdes, d'eau et de quelques sels minéraux, le tout dans des proportions qui ne nous sont pas connues. Nous verrons plus bas que c'est le protoplasma qui jouit de toutes les propriétés de la vie. Dans le pro-

toplasma se voient, avec un fort grossissement, des taches claires, qui répondent à de petites cavités ou *vacuoles*, remplies d'un liquide moins dense que le protoplasma, le *suc cellulaire*, et des corpuscules grisâtres, connus sous le nom de *granulations*, formés de matières très diverses, ternaires ou azotées.

Chacune des cellules ovoïdes ainsi constituées représente un végétal entier, ce que l'on nomme en biologie un *individu*. C'est un être qui respire, se nourrit, se multiplie, mais vit toujours seul.

On trouvera toujours, dans la préparation, certaines cellules offrant, sur un point de leur surface, un ou rarement deux mamelons arrondis, formés par une sorte de renflement de la membrane. C'est ce que l'on nomme un *bourgeon*. Ce mamelon grossit rapidement, puis se sépare de la cellule qui lui a donné naissance, va vivre isolément et produit, à son tour, des bourgeons qui se comportent de la même façon.

Le petit Champignon que nous venons de décrire constitue un végétal unicellulaire, libre. De plus, il est *incolore*. C'est là un caractère d'une très grande importance biologique, car il établit une analogie complète entre ce végétal et les animaux, au point de vue du mode de nutrition.

Tous les végétaux incolores sont, en effet, comme les animaux, placés dans la nécessité de ne se nourrir qu'à l'aide d'aliments organiques préalablement formés et sont ainsi condamnés à un parasitisme véritable. Nous verrons que les végétaux verts, si rudimentaires qu'ils soient, peuvent, au contraire, fabriquer eux-mêmes, pour leur propre usage, des aliments organiques, à l'aide de matériaux purement inorganiques qu'ils puisent dans le milieu ambiant.

Les végétaux unicellulaires libres, incolores, sont extrêmement nombreux. Ils appartiennent tous au grand groupe des Champignons.

Dans certains végétaux unicellulaires et incolores, on observe, dans le protoplasma qui remplit la cellule, un corps arrondi, très réfringent, offrant les réactions d'une substance azotée. Ce corps est connu sous le nom de *noyau*. Nous étudierons son rôle plus tard.

La présence du noyau indique dans les cellules un premier degré de différenciation. Certaines cellules, en effet, peuvent être formées uniquement de protoplasma, sans noyau ni membrane

d'enveloppe. Hæckel a proposé pour ces cellules le nom de *plastides*. D'autres cellules possèdent du protoplasma et un noyau, mais sont dépourvues de membrane d'enveloppe ; Hæckel leur donne le nom de *gymnocytoïdes*. D'autres, enfin, ont du protoplasma, un noyau et une membrane d'enveloppe ; elles sont nommées par Hæckel *lépocytoides*.

D'autres végétaux unicellulaires présentent un degré plus avancé encore de différenciation. La cellule porte une sorte de filament connu sous le nom de *cil vibratile*, qui fait saillie à la surface de la cellule et qui, en s'agitant, détermine le déplacement de l'individu. Ce caractère est offert notamment par des Champignons dont le rôle dans la nature est, malgré leur extrême petitesse, très important, les Bactériens.

Lorsque la cellule qui forme le végétal unicellulaire possède un cil vibratile, on peut distinguer morphologiquement, dans l'individu végétal, deux parties : l'une représentée par la cellule elle-même, l'autre représentée par le cil vibratile, et l'on peut considérer le cil comme un membre de l'individu, parce qu'il ne constitue, qu'un prolongement, un appendice du protoplasma de la cellule. Mais le cil vibratile joue un rôle physiologique particulier ; il sert à la locomotion de l'individu unicellulaire, et, à ce titre, on lui donne le nom d'*organe*. Le cil vibratile du végétal unicellulaire auquel il est ici fait allusion est donc, à la fois, un membre et un organe de ce végétal. Par ce premier exemple il est facile de concevoir, beaucoup mieux qu'à l'aide de toutes les définitions possibles, l'idée qu'il faut attacher aux termes *membre* et *organe*.

Le mot *membre* n'entraîne après lui que l'idée d'une partie de l'individu, distincte par sa forme, tandis que le mot *organe* entraîne l'idée d'une partie ayant un rôle physiologique spécial.

§ 2. Végétaux unicellulaires chlorophyllés.

Pour observer des végétaux de ce groupe, il suffit de prendre une parcelle des taches vertes que l'on voit sur le tronc des arbres, du côté sur lequel la pluie frappe d'habitude. Un peu de cette matière délayée dans de l'eau distillée et transportée sous le microscope se montre composée d'un grand nombre de petits corps sphériques, verts, disséminés dans l'eau.

Chacun de ces corps constitue un petit végétal, connu sous le nom de *Protococcus viridis*. Il est constitué par une seule cellule dont l'organisation est tout à fait semblable à celle d'un *Saccharomyces Cerevisia*; mais, tandis que le protoplasma de ce dernier est incolore, celui du premier est coloré en vert par une substance dissoute dans le protoplasma et connue sous le nom de pigment chlorophyllien. C'est grâce à ce pigment que le *Protococcus* peut, quand il est exposé à la lumière, transformer en matières organiques, dont il fait ensuite sa nourriture, les matériaux inorganiques que le milieu ambiant met à sa disposition.

La multiplication de l'individu unicellulaire qui constitue le *Protococcus* s'effectue par division du protoplasma en plusieurs petites masses qui se séparent les unes des autres et vont vivre isolées.

Le *Protococcus viridis* et la plupart des végétaux unicellulaires verts appartiennent à un grand groupe de plantes qui portent le nom d'Algues et qui vivent dans l'eau ou dans les lieux très humides.

Certains de ces végétaux présentent des cils analogues à ceux dont nous avons parlé à propos des végétaux unicellulaires incolores, et, dans ce cas, les réflexions exposées plus haut trouvent leur application. La plupart possèdent, indépendamment de la membrane d'enveloppe et du protoplasma, un noyau bien distinct. Quelques-uns, par exemple les Diatomées (fig. 2), ont une membrane remarquable en ce qu'elle s'incruste de silice et acquiert ainsi une très grande dureté.

Il peut se faire aussi que le pigment chlorophyllien, au lieu d'imprégner tout le protoplasma, soit limité à des portions de ce protoplasma affectant des formes particulières.

Quelles que soient les variations secondaires, tous les végé-

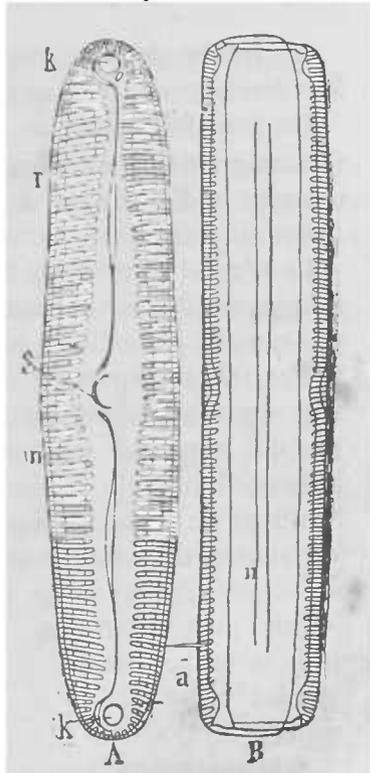


FIG. 2. *Pennularia viridis*. A, vu par la face supérieure; B, vu par la tranche; *g*, nodule médian; *k, k*, nodules terminaux; *m*, ligne médiane; *r*, stries; *n*, valve externe; *i*, valve interne. (Pflitzer.)

taux de ce deuxième groupe ont cela de commun qu'ils sont formés d'une seule cellule et qu'ils possèdent du pigment chlorophyllien. Ils présentent donc une organisation plus complexe que ceux du premier groupe et nous aurons à nous demander plus tard comment ce caractère a pu surgir.

VÉGÉTAUX PLURICELLULAIRES.

§ 1. Végétaux pluricellulaires à cellules incolores, toutes semblables.

On trouve de bons exemples de ce groupe de végétaux parmi les Champignons connus sous le nom de Schizomycètes.

On peut facilement se procurer et observer l'un de ces petits Champignons, le *Bacillus subtilis*. Il suffit de placer sous le microscope et d'examiner à un fort grossissement une goutte d'infusion de foin.

Le végétal se présente sous la forme d'un petit filament cylindrique, constitué par deux ou trois cellules disposées bout à bout. Chacune de ces cellules se compose d'une membrane de cellulose mince, très transparente, et d'un contenu protoplasmique incolore. Son organisation est donc fort analogue à celle de la cellule unique qui constitue un individu de Levure. Si le filament qui représente l'individu *Bacillus* est formé de deux cellules, celles-ci résultent de la subdivision d'une cellule d'abord unique, qui s'est segmentée transversalement en deux cellules filles qui restent unies pendant un temps plus ou moins long. Puis, l'une de ces cellules peut, à son tour, se segmenter et le filament offre alors trois cellules. L'une d'elles ne tardera pas à se séparer des autres; elle ira vivre libre et se segmentera bientôt pour donner naissance à un nouveau filament.

Non seulement toutes les cellules qui composent un filament de *Bacillus subtilis* sont semblables, ont la même organisation et sont également incolores, mais encore elles jouissent toutes des mêmes propriétés. Toutes peuvent se segmenter transversalement et toutes aussi peuvent offrir la division de leur protoplasma en petites masses globuleuses, connues sous le nom de *spores*, qui, mises en liberté, donneront chacune naissance à un nouvel individu.

Les végétaux de ce groupe, étant formés de cellules toutes incolores, ne peuvent vivre que comme ceux du premier groupe, c'est-à-dire à l'aide d'aliments organiques préalablement formés. Ils sont fatalement parasites et attireront plus tard notre attention par les phénomènes de décomposition ou de fermentation auxquels ils donnent lieu dans les liquides où ils vivent.

Certaines des cellules qui forment ces végétaux sont pourvues de cils vibratiles ; les réflexions faites plus haut trouvent donc ici encore leur application ; c'est-à-dire que les cils doivent être considérés, à la fois, comme des membres et comme des organes de l'individu végétal.

§ 2. Végétaux pluricellulaires à cellules chlorophyllées, toutes semblables.

Le groupe des Algues, auquel nous avons déjà emprunté un exemple de végétaux unicellulaires verts, présente de nombreuses plantes pluricellulaires, à cellules toutes semblables et toutes pourvues de chlorophylle.

Tous nos lecteurs ont vu, à la surface des ruisseaux ou des fossés, des plaques vertes souvent très étendues, formées de filaments enchevêtrés. Ces filaments appartiennent fréquemment à une Algue inférieure connue sous le nom de *Spirogyra*.

En examinant au microscope un de ces filaments, il est facile de s'assurer qu'il est formé de cellules cylindriques, allongées, placées bout à bout et toutes semblables. Chacune d'elles est formée d'une membrane de cellulose et d'un contenu protoplasmique incolore, contenant un noyau arrondi. Indépendamment de son protoplasma incolore, chacune des cellules offre une bande étroite de cette même substance, colorée en vert par du pigment chlorophyllien et enroulée en spirale contre la face interne de la membrane cellulosique (fig. 3).

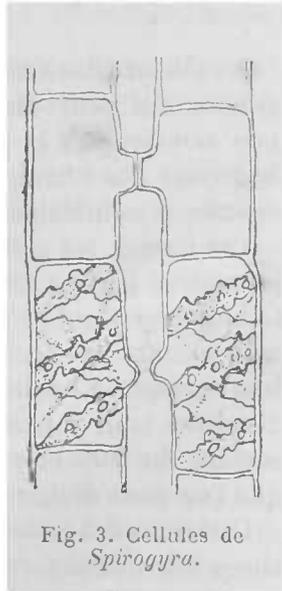


Fig. 3. Cellules de *Spirogyra*.

En suivant avec soin le développement de l'un de ces filaments,

il est facile de s'assurer qu'il débute par une seule cellule verte. Le filament est alors un individu unicellulaire ; puis, cette cellule se divise transversalement en deux cellules qui restent accolées l'une à l'autre ; celles-ci se divisent à leur tour, et le filament augmente graduellement de longueur. Toutes les cellules du filament sont semblables, non seulement par l'aspect et l'organisation, mais encore par les fonctions physiologiques, puisque toutes servent ou peuvent servir, à la fois, à la nutrition et à la reproduction de l'individu. Toutes aussi, grâce au pigment vert qu'elles contiennent, jouissent de la fonction que nous avons désignée plus haut sous le nom de fonction chlorophyllienne.

Dans le végétal que nous venons de décrire et dans un grand nombre d'autres analogues, il est impossible, malgré les dimensions considérables qu'atteignent les individus, de distinguer ni membres ni organes. En effet, toutes les cellules sont semblables et jouent toutes le même rôle physiologique.

VÉGÉTAUX PLURICELLULAIRES A CELLULES DISSEMBLABLES.

§ 1. Végétaux à cellules toutes incolores, dissemblables.

La plupart des Champignons appartiennent à ce groupe de végétaux. On peut dire aussi que, sauf quelques exceptions bien peu nombreuses et peut-être contestables, c'est seulement dans le groupe des Champignons que l'on peut trouver des végétaux à cellules dissemblables, toutes dépourvues de chlorophylle.

Les formes les plus simples de ce groupe de végétaux sont représentées par les Champignons du groupe des Moisissures. Les Champignons qui produisent les Moisissures barbues qu'on trouve à la surface des fruits ou des confitures, nous en présentent un bon exemple. Chaque individu est formé de cellules cylindriques, disposées bout à bout en un filament très ramifié, rampant à la surface du fruit et y formant une sorte de réseau blanc, feutré, que l'on peut désigner sous le nom de *mycélium*.

Certaines des branches de ce mycélium, au lieu de rester couchées horizontalement comme les autres, s'élèvent perpendiculairement, de bas en haut, dans l'air. Puis, lorsqu'elles ont atteint une certaine longueur, elles se renflent au niveau de leur extrémité. La portion renflée se sépare ensuite de l'autre et constitue

VÉGÉTAUX PLURICELLULAIRES A CELLULES DISSEMBLABLES.

une cellule sphérique, bien distincte, non seulement par sa forme, mais encore par son rôle physiologique, de celle qui lui a donné naissance. Cette dernière, en effet, n'a d'autre rôle que de puiser dans le fruit qui la porte les aliments nécessaires à tout l'ensemble de la plante, tandis que les cellules arrondies, nées au sommet des branches verticales, sont destinées à produire d'autres petites cellules sphériques, très nombreuses, qui, une fois mises en liberté, iront former un nouvel individu, complexe comme le premier. Mais il ne faut pas perdre de vue que le végétal est formé au début d'une seule cellule arrondie, qui plus tard s'allonge, se ramifie et, finalement, produit des cellules reproductrices, différentes par leur forme et leur rôle physiologique.

Dans ce végétal, il est possible de distinguer des membres et des organes. Le mycelium est morphologiquement et physiologiquement distinct des branches qui portent les cellules reproductrices, et ces dernières peuvent être considérées, à la fois, comme des membres et comme des organes distincts du mycelium.

Le Champignon de la Pomme de terre (*Peronospora infestans*) offre une organisation à peu près semblable. Il est également formé d'une seule cellule cylindrique, ramifiée, très allongée, qui s'enfonce dans l'épaisseur de la Pomme de terre. Cette cellule végétative donne ensuite naissance à des branches qui font saillie en dehors de la Pomme de terre et se segmentent, au niveau de leur extrémité, pour produire de nombreuses cellules arrondies, reproductrices.

La cellule filamenteuse végétative offre cependant cela de particulier qu'elle présente le long de sa surface des sortes de papilles arrondies qui s'enfoncent comme des suçoirs dans l'intérieur même des cellules de la Pomme de terre pour y puiser l'alimentation nécessaire à l'individu tout entier. Ces papilles, quoique communiquant par leur base avec la cellule filamenteuse qui leur a donné naissance, peuvent être considérées comme des membres de

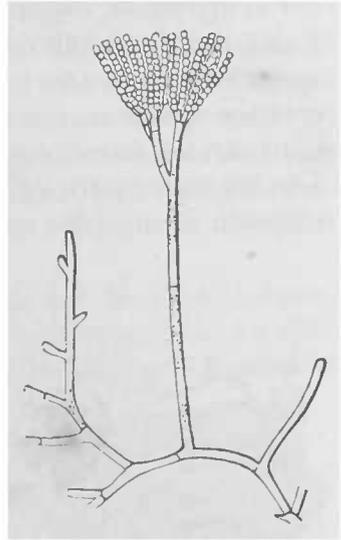


Fig. 4. *Penicillium glaucum*.

cette cellule et aussi comme des organes véritables, car elles jouent un rôle spécial.

Dans d'autres Champignons, à structure et à forme beaucoup plus complexes, les branches verticales se produisent non plus isolément, mais très près les unes des autres, et il s'élève ainsi sur le mycélium, toujours filamenteux, une sorte de tige ou *piéd* formé par de nombreuses cellules allongées, verticales, appliquées les unes contre les autres. Lorsque ce pied a atteint une certaine épaisseur, son sommet peut s'étaler et prendre la forme d'un parasol, formé, comme le pied, de cellules cylindriques pressées les unes contre les autres. Cette portion a reçu le nom de *chapeau*. L'une de ses faces porte des cellules différentes

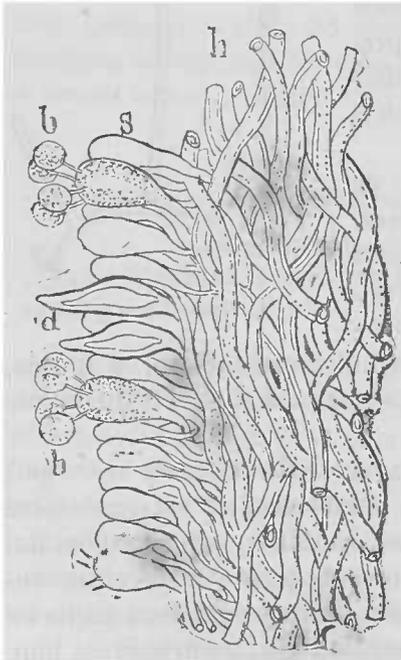


Fig. 5. Tissu d'une portion du chapeau d'un Amadouvier; *h*, hyphas; *s*, basides; *b*, spores.

des autres par la forme et la fonction, ordinairement sphériques ou ovoïdes, destinées à reproduire un mycélium nouveau; ces cellules sont des *spores*.

Ces végétaux, dans lesquels le lecteur a reconnu les Bolets, les Agarics et autres Champignons dits à *chapeau*, représentent les formes les plus complexes du groupe des végétaux à cellules incolores dissemblables.

Comme tous les autres, ils sont, au début, formés par une seule cellule qui s'allonge, devient cylindrique et filamenteuse, puis se segmente transversalement en se ramifiant et arrive à produire la portion végétative, le *mycélium*, vulgairement nommé *blanc de champignon*, qui rampe au milieu des substances nécessaires à la nutrition, par exemple dans les feuilles mortes, le fumier, etc. Le pied et le chapeau ne sont en réalité que des expansions du mycélium.

Quelles que soient la taille et la forme des Champignons, on n'y trouve presque jamais que deux sortes d'éléments à forme et à rôle bien distincts : les uns végétatifs, les autres reproducteurs. Les éléments végétatifs par excellence sont ceux qui forment

le mycélium; le pied et le chapeau, quand ils existent, ne peuvent être considérés, ainsi que nous l'avons dit déjà, que comme des expansions aériennes du mycélium. On ne doit donc attacher qu'une faible importance aux formes variées à l'infini que peuvent présenter ces végétaux, et l'on comprendra que nous n'entrons pas ici dans leur description.

Cependant, quelle que soit la simplicité de ces organismes, on peut y distinguer, en se plaçant au point de vue morphologique qui nous occupe, des membres et des organes. D'une part, les cellules reproductrices et les cellules végétatives constituent bien des organes distincts, et, d'autre part, le pied et le chapeau doivent être considérés comme des membres différant du mycélium qui les porte.

On commence en outre à pouvoir distinguer, dans ces végétaux, ce que les anatomistes nomment des *tissus*. On applique, en effet, cette dénomination à toutes les associations de cellules semblables ou dissemblables, ayant une existence permanente et vivant d'une vie commune. Deux ou trois exemples rendront plus claire cette définition. Dans les *Spirogyra*, dont nous avons parlé plus haut, la cellule mère primitive, en se segmentant, donne naissance à une cellule qui lui reste adhérente et qui, à son tour, se divisant dans

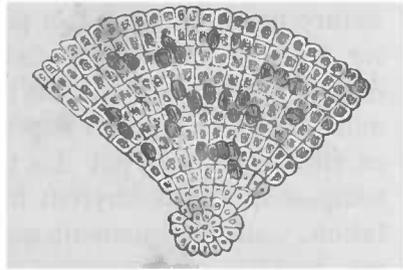


Fig. 6. *Coleochaete pulvinata*.

le même sens, c'est-à-dire perpendiculairement à son grand axe, donne naissance à une troisième cellule également juxtaposée à elle et devant se comporter de la même façon. Il se forme ainsi des filaments décrits plus haut, constitués par une seule rangée de cellules toutes semblables et ayant toutes les mêmes propriétés. On n'a pas l'habitude d'appliquer à cette structure le nom de *tissu*. On va voir cependant que si dans un filament de *Spirogyra* il n'y a véritablement pas de tissu, dans le sens habituel de ce mot, il y a du moins un premier pas fait vers la constitution d'un tissu véritable.

Examinons, en effet, ce qui se passe dans une autre Algue inférieure, commune dans nos eaux douces, le *Coleochaete pulvinata*. La cellule unique et arrondie qui, au début, constitue seule tout le végétal, se divise, non plus suivant une seule direction perpen-

diculaire à l'un de ses diamètres, mais suivant plusieurs directions perpendiculaires les unes aux autres, contenues dans le même plan, de façon à former une sorte de lame arrondie, dont les cellules, disposées en une seule couche, sont anguleuses, pressées les unes contre les autres et disposées en rayonnant autour d'un centre commun qui répond à la cellule primitive. Dans le *Coleochæte*, on peut dire qu'il existe un véritable tissu.

Dans d'autres Algues, par exemple dans les *Pleurococcus*, la division de la cellule primitive s'effectue, à la fois, suivant des directions différentes et dans des plans différents. Il se forme ainsi des masses globuleuses ou quadrangulaires, dans lesquelles les cellules juxtaposées forment un tissu véritable, à plusieurs couches superposées, mais à cellules toutes semblables.

Si maintenant nous revenons aux végétaux à cellules incolores et dissemblables qui ont fait l'objet principal de ce chapitre, il nous sera facile de constater que c'est dans les formes élevées seulement qu'on trouve des tissus véritables, des tissus dont la nature ne diffère que fort peu de ceux dont nous venons de parler. Dans les Moisissures étudiées au début du chapitre, il est bien difficile de trouver de vrais tissus, mais on en constate l'existence dans les Champignons supérieurs. Le pied et le chapeau y sont, en effet, constitués par des tissus véritables. Les cellules qui les composent, et qui dérivent toutes les unes des autres par segmentation, sont extrêmement nombreuses; elles ne se sont pas séparées après la segmentation qui leur a donné naissance, mais sont, au contraire, restées étroitement unies.

Il est même facile, dans les Champignons supérieurs, tels que les Agarics et les Bolets, de trouver des tissus différant les uns des autres par la forme et la nature des cellules qui les composent. Une coupe longitudinale peut en donner une bonne idée. On voit que dans le pied il existe deux sortes de cellules: les unes, formant le centre de l'organe, très allongées; les autres, situées en dehors des premières, plus courtes et aussi plus résistantes; mais entre les deux sortes de cellules existent des formes intermédiaires qui servent à établir une transition insensible. Dans quelques cas, cependant, les cellules extérieures devenant très résistantes et davantage distinctes, on donne un nom spécial, celui d'*épiderme*, à la couche, ou, si l'on veut, au tissu qu'elles forment, tandis que l'on nomme *moelle* la portion centrale. Dans le chapeau, on trouve la même structure, et on peut aussi, dans quelques cas, distinguer deux

sortes de tissus. Sur la face inférieure du chapeau on voit, en outre, sur la figure 5, une couche de cellules à forme spéciale, étroites à la base, renflées au niveau de l'extrémité libre qui porte les cellules reproductrices ou spores. Cette couche de cellules peut être considérée comme formant un tissu spécial, qui a reçu le nom d'*hyménium*. Il ne faut pas oublier, d'ailleurs, que les cellules qui forment ce tissu sont produites par la segmentation des cellules allongées ou hyphas du chapeau, ainsi que le montre la figure 5.

On voit qu'il est facile, dans les Champignons, de constater l'existence de tissus véritables; mais on ne trouve que peu de différence entre les formes de ces divers tissus, qui passent, à peu près insensiblement, de l'un à l'autre. Nous verrons qu'il n'en est pas ainsi dans des organismes plus élevés.

§ 2. Végétaux pluricellulaires à cellules toutes chlorophyllées, dissemblables.

Les exemples les plus simples des végétaux de ce groupe nous sont offerts par les Algues inférieures. Il en est une qu'il est facile de se procurer et d'étudier. On trouve fréquemment à la surface des pots de fleurs, sur la terre humide, des plaques vertes, formées de filaments entre-croisés dans tous les sens en une sorte de feutre lâche. Ces plaques sont constituées par une Algue connue sous le nom de *Vaucheria*.

Que l'on isole avec des pinces et des aiguilles un filament de cette Algue, et l'on verra qu'il est formé d'une seule cellule cylindrique très allongée, ramifiée, à protoplasma à peu près uniformément coloré en vert par la chlorophylle. Sur le filament se voient, de distance en distance, des renflements très saillants qui affectent deux formes différentes : les uns sont pyriformes, les autres ont l'aspect d'une corne recourbée à l'extrémité. Ces renflements, produits par une sorte de bourgeonnement de la cellule filamenteuse, s'isolent de cette dernière, lors-

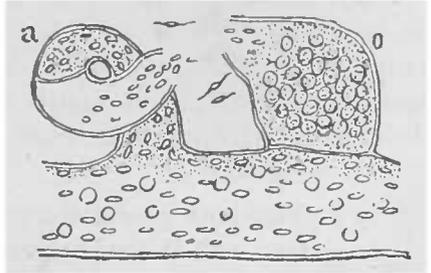


Fig. 7. *Vaucheria sessilis*. Fragment d'un filament portant les organes reproducteurs mâle et femelle; o, oogone ouvert; a, anthéridie émettant des antherozoides.

qu'ils ont atteint une certaine taille à l'aide d'une cloison transversale, et chacun devient ainsi une cellule distincte. Puis ils produisent : les premiers, l'élément reproducteur femelle ; les seconds, les éléments reproducteurs mâles ; tandis que la cellule filamenteuse qui leur a donné naissance représente la portion végétative de la plante et se montre analogue au mycélium des Moisissures, dont notre Algue ne diffère essentiellement que par l'absence de chlorophylle.

Il est presque inutile d'ajouter qu'ici, comme dans les Moisissures les plus simples, les cellules reproductrices constituent à la fois de véritables membres et de véritables organes, distincts de la cellule végétative qui les produit, mais qu'on ne trouve pas la structure à laquelle nous avons donné plus haut le nom de tissu.

Parmi les Algues, on pourrait encore signaler un certain nombre d'autres exemples de végétaux à cellules contenant toutes de la chlorophylle, quoique jouissant de propriétés différentes et étant dissemblables par la forme ; mais ces exemples seraient beaucoup moins nombreux que ceux des végétaux à cellules toutes incolores, mais dissemblables, sur lesquels nous avons insisté plus haut. Bornons-nous à citer les Algues connues sous les noms d'*Ulves vertes*, qu'on voit en grande abondance sur nos côtes et dont les organes végétaux, souvent très développés, sont formés de cellules toutes pourvues de chlorophylle.

Hâtons-nous de passer à un groupe de végétaux qui est de beaucoup le plus considérable par le nombre des espèces et qui est aussi le plus connu de nos lecteurs, parce que les dimensions de ses représentants sont plus considérables que celles de toutes les plantes dont nous venons de parler.

§ 3. Végétaux pluricellulaires à cellules dissemblables, p les unes chlorophyllées, les autres incolores.

Les Algues dites *thalliformes*, et notamment le *Fucus vesiculosus*, qu'un grand nombre de nos lecteurs connaissent sans doute, pour l'avoir vu, soit en place sur les rochers de nos côtes, où il couvre souvent de très vastes étendues, soit dans les paniers d'huîtres, dont il sert à conserver la fraîcheur, peuvent servir de premier exemple pour l'étude des végétaux de ce groupe. En examinant avec un peu d'attention un pied de *Fucus vesiculosus*, on constate d'abord que la portion basilaire est formée d'une sorte de

tige arrondie, plus ou moins allongée, terminée en bas par un plateau qui est muni, sur sa face inférieure, de petits prolongements cylindriques, à l'aide desquels la plante est fixée sur les rochers. Dans le haut, la portion cylindrique se divise en lames dichotomes, aplaties, munies d'une nervure saillante et portant des ampoules pleines de gaz. Un certain nombre de lames sont, en outre, terminées par un renflement plein, couvert de petits tubercules percés d'un trou.

Avec quelque bonne volonté, on pourrait, au point de vue morphologique, considérer comme des membres distincts les diverses parties dont nous venons de parler ; on pourrait donner au pédicule cylindrique le nom de *tige*, aux lames aplaties qu'il porte celui de *feuilles*, et aux appendices qui, dans le bas, servent à le fixer, celui de *racines* ; mais cette division, qui rappelle celle que nous admettons dans les végétaux supérieurs, ne manquerait pas d'être assez arbitraire, parce que les diverses parties du *Fucus* ne présentent, en réalité, que des différences de formes bien peu tranchées.

Au point de vue physiologique, le *Fucus vesiculosus* offre, au contraire, des organes parfaitement distincts. Le pédicule et les lames servent, en effet, exclusivement, à la nutrition et à la respiration de la plante ; tandis que les prolongements inférieurs servent, à peu près uniquement, à la fixer sur les rochers. Les ampoules pleines de gaz lui permettent de flotter et méritent réellement le nom d'*organes de natation* qu'on leur a donné. Enfin, les renflements terminaux des lames contiennent les éléments mâles et femelles de la plante et méritent bien le nom d'*organes de reproduction*. Avec des

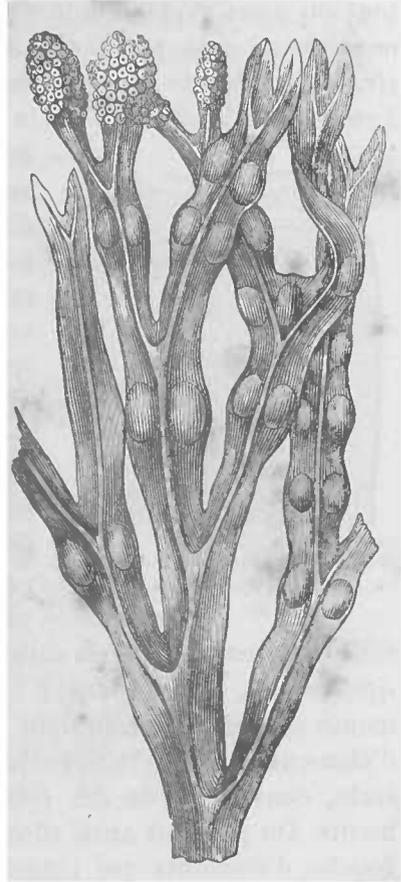


Fig. 8. *Fucus vesiculosus*.

membres peu distincts, on trouve donc dans le *Fucus* des organes bien nettement différenciés.

Les tissus du *Fucus* présentent aussi une certaine différenciation qui nous permettra de passer à des végétaux plus complexes, tout en nous rappelant la structure rudimentaire de ceux dont nous avons déjà parlé. Que l'on suive le développement d'une spore fécondée de *Fucus vesiculosus*, et l'on verra que les cellules formées par la division de la cellule sphérique et verte primitive

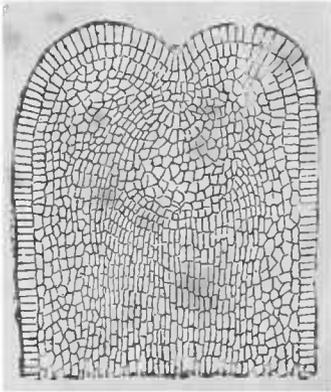


Fig. 9. Coupe longitudinale d'un sommet de *Fucus vesiculosus*.

sont, d'abord toutes semblables et forment un tissu homogène, ayant l'aspect d'une petite lame verte. Les cellules sont d'abord toutes polygonales. Plus tard, elles se différencient les unes des autres ; celles qui occupent l'axe de la jeune plante s'allongent et prennent une forme cylindrique, tandis que celles de la couche périphérique s'aplatissent et que celles des zones intermédiaires tendent à s'arrondir. Quel que soit le développement que prendra plus tard le végétal, les éléments de ces trois régions conserve-

ront toujours les mêmes caractères. On donnera le nom de *tissu épidermique*, ou *épiderme*, à la couche périphérique, formée d'éléments aplatis ; celui de *tissu cortical* à la zone moyenne, formée d'éléments irréguliers ; et celui de *tissu médullaire* à la zone centrale, constituée par des éléments allongés, unis en longs filaments. On pourrait aussi considérer comme un tissu particulier la couche d'éléments qui tapisse les cavités reproductrices, et dans laquelle se forment les cellules mâles ou femelles, ce tissu offrant quelque analogie avec la couche hyméniale des Champignons supérieurs dont nous avons parlé plus haut.

Les cellules de ces différents tissus ne contiennent pas toutes de la chlorophylle. Celles du tissu médullaire et une partie de celles de la zone corticale en sont dépourvues et ressemblent, par conséquent, aux cellules incolores des Champignons, tandis que celles de la région corticale externe et celles de l'épiderme contiennent de la chlorophylle et jouissent, par conséquent, de la fonction chlorophyllienne. Il en résulte que ces dernières peuvent seules fabriquer les éléments organiques nécessaires à la plante et

doivent travailler pour les cellules incolores. Toute la partie incolore de la plante vit donc, en parasite, aux dépens de la partie pourvue de chlorophylle.

Nous retrouverons ce fait dans tous les végétaux dont nous aurons désormais à parler ; mais nous devons tout de suite dire quelques mots d'un groupe de plantes qui présentent, à cet égard, des particularités extrêmement remarquables. Je veux parler des Lichens.

Tous nos lecteurs ont, sans contredit, remarqué, sur les troncs des arbres de nos forêts, sur les roches, sur les pierres, les vieux échelas, etc., des sortes de croûtes verdâtres, parfois tellement adhérentes à l'arbre ou à la pierre qu'on ne peut les enlever sans endommager leur support ; d'autres fois, au contraire, ramifiées

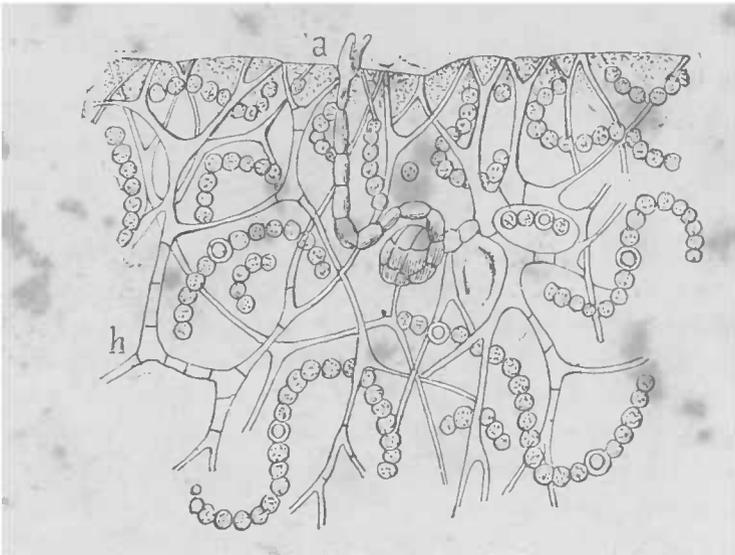


Fig. 10. Coupe d'un thalle de *Collema microphyllum*. h, hyphas entremêlés de chapelets de gonidies. (Stahl.)

comme des Mousses, par exemple dans l'espèce qu'à cause de ce caractère on désigne sous le nom vulgaire de *Mousse des rennes*.

Que l'on pratique des coupes à travers un de ces Lichens, et l'on s'assurera facilement qu'il est formé de deux tissus bien distincts : l'un constitué par des cellules incolores, cylindriques, allongées, réunies en filaments et tout à fait semblables à celles qui forment le tissu des Champignons et que nous connaissons sous le nom d'*hyphas*. Dans ce tissu, qui occupe d'habitude la périphérie du Lichen, se voient des éléments arrondis, colorés en vert par la chloro-

phylle, tantôt réunis en masses plus ou moins considérables, tantôt isolés parmi les hyphas. Ces cellules ont reçu le nom de *conidies*. Elles ressemblent tout à fait à celles qui constituent les Algues unicellulaires vertes que nous avons étudiées dans un chapitre précédent.

L'analogie d'aspect extérieur qui existe, d'une part, entre la portion incolore des Lichens et certains Champignons, ainsi que l'analogie également remarquable que l'on constate entre les or-

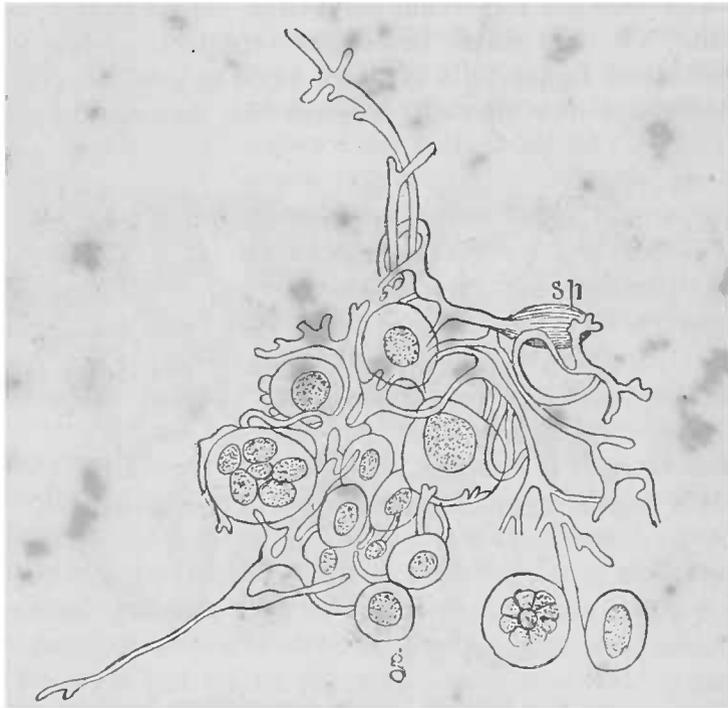


Fig. 11. Spores, *sp.*, de *Lecandra sulfurea* germant dans une colonie de *Cystopus humicola*, *g.*

ganes reproducteurs des Lichens et ceux de certains Champignons ; d'autre part, entre la portion chlorophyllée des Lichens et certaines Algues inférieures, ne pouvait manquer de frapper l'esprit des observateurs. Dans ces derniers temps, de nombreuses recherches ont été inspirées par ces faits et ont conduit les botanistes les plus sérieux à admettre que chaque espèce de Lichen est formée par l'association d'une Algue et d'un Champignon déterminés. Cette association, pour laquelle on a proposé le nom de *symbiose*,

offre cela de particulier qu'elle est avantageuse à la fois au Champignon et à l'Algue. On a constaté, en effet, que l'Algue d'un Lichen vit moins bien quand elle est isolée de son Champignon que lorsqu'elle se trouve associée à lui.

Ces faits, sur lesquels nous aurons à revenir, nous permettent de comprendre l'association analogue qui existe, dans les végétaux partiellement verts, entre la portion du végétal qui est pourvue de chlorophylle et celle qui en est dépourvue ; mais nous ne voulons pas entrer, pour le moment, dans des considérations physiologiques qui trouveront mieux leur place dans une autre partie du livre.

Bornons-nous, en nous tenant sur le terrain morphologique, à faire remarquer que tous les végétaux partiellement verts autres que les Lichens débutent par une cellule unique, tantôt verte, tantôt incolore. Plus tard, cette cellule se segmente en cellules qui deviendront les unes vertes, les autres incolores. Dans les Lichens, au contraire, la plante débute forcément par deux cellules qui s'associent pour vivre ensemble : une cellule de Champignon, incolore, et une cellule d'Algue, colorée en vert. Il existe donc, au point de vue de l'origine et du mode de formation, une différence énorme entre les Lichens et les plantes partiellement verts, tandis qu'il n'en existe pour ainsi dire pas au point de vue du mode de fonctionnement physiologique et de la nature des rapports qui existent, dans les deux cas, entre les associés.

Après ces considérations, qui nous ont paru devoir trouver ici leur place, il nous sera aisé de passer rapidement en revue les principales formes sous lesquelles peuvent se présenter à nous les végétaux appartenant au groupe qui fait l'objet de ce chapitre.

Après avoir étudié le *Fucus vesiculosus*, nous pouvons aborder l'examen d'une Mousse, le *Polytrichum vulgare*, par exemple, qui nous offrira une organisation analogue à celle du *Fucus*, mais avec des membres, des organes et des tissus mieux différenciés.

La plante, parvenue à l'état adulte, se compose d'une portion cylindrique, portant de distance en distance, dans sa région aérienne, des lames vertes aplaties. Le cylindre axile a reçu le nom de *tige*, et les lames celui de *feuilles*. La tige peut encore porter, dans certaines Mousses, des axes semblables à elle et susceptibles de produire également des feuilles ayant, par conséquent, la même valeur morphologique que la tige ; on a donné à ces axes secon-

daires le nom de *rameaux*. Dans la portion souterraine de la tige, les cellules de la superficie se prolongent extérieurement en longs filaments cylindriques, incolores, qui s'enfoncent dans le sol et ont reçu le nom de *poils radiculaires*. On considère toutes ces parties comme des membres distincts ; mais elles ne constituent pas toutes des organes véritables. La tige, les rameaux et les feuilles, par exemple, servent, à peu près au même titre, à la nutrition et à

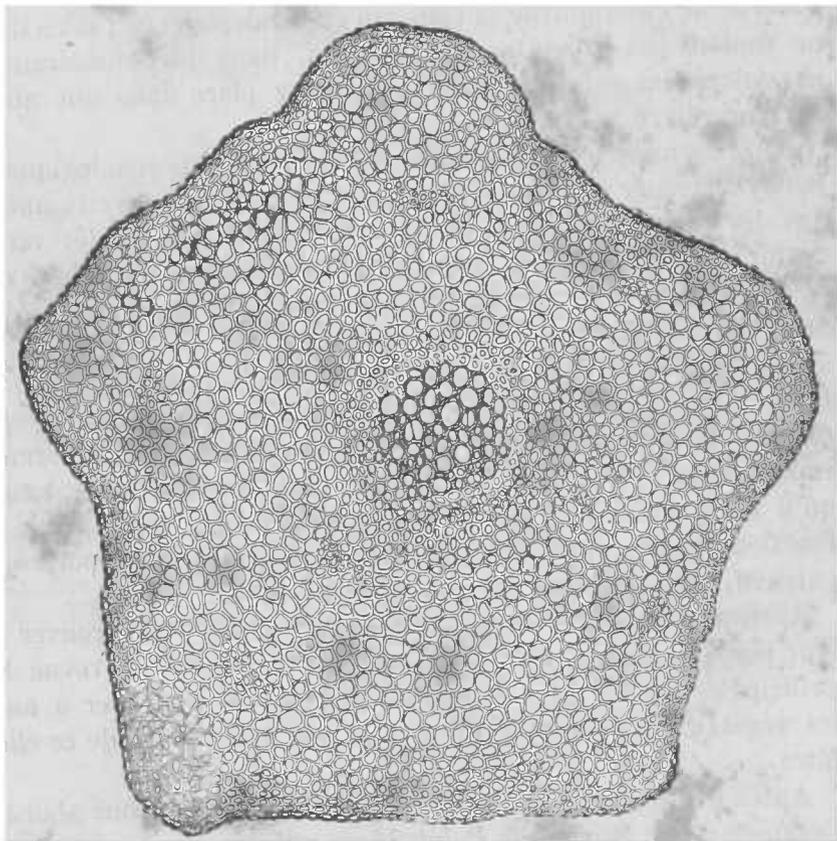


Fig. 12. Coupe transversale de la tige du *Polytrichum vulgare*.

la respiration, et, par conséquent, quoique distincts morphologiquement, ne représentent pas des organes différents. Les poils radiculaires, servant surtout à l'absorption des liquides du sol, sont, au contraire, à la fois des membres et des organes distincts. Quant aux organes de reproduction qu'on trouve au sommet des tiges, on admet, d'après leur mode de formation, qu'ils représentent morphologiquement tantôt des feuilles, tantôt des rameaux, sui-

vant qu'ils naissent dans les mêmes points que les feuilles ou que les rameaux. Ainsi, comme membres, ils sont analogues aux feuilles ou aux rameaux; mais, comme organes, ils en diffèrent complètement. Les poils radiculaires sont dans un cas analogue: comme membres, ils sont semblables aux poils aériens que portent un très grand nombre de plantes; comme organes, ils sont semblables aux racines que nous allons trouver dans les végétaux supérieurs.

Cette transformation de membres ayant la même valeur morphologique en organes exerçant des fonctions différentes est très fréquente dans les végétaux supérieurs, où elle est connue sous le nom de *métamorphose*.

Étudions maintenant la structure de la tige du *Polytrichum vulgare*, pour avoir une idée des tissus qui la composent. A la périphérie, se voit un tissu épidermique formé d'une seule couche de cellules aplaties; au centre, est un cordon constitué par des éléments allongés, pressés les uns contre les autres, juxtaposés bout à bout et tous semblables entre eux, assez analogues, par conséquent, aux éléments qui constituent le tissu que nous avons déjà observé dans le pied des Champignons supérieurs et dans l'axe de la tige du *Fucus vesiculosus*. Entre ce cordon, désigné sous le nom de *faisceau central*, et l'épiderme, se trouve une zone moyenne constituée par des cellules polygonales, un peu plus longues que larges et à peu près semblables les unes aux autres. Cette zone est connue sous le nom de *tissu cortical*; vers sa périphérie, dans la partie sous-jacente à l'épiderme, les éléments sont plus longs et plus épais que dans le reste de la zone. Semblables, au début, à toutes celles de la couche corticale, les cellules périphériques se sont ensuite plus fortement allongées que les autres, en même temps qu'elles se sont épaissies. Leur ensemble peut être désigné, à cause de sa situation, sous le nom de *tissu hypodermique*, détermination qui ne préjuge rien relativement à la forme et à la fonction des éléments qui le constituent. Nous verrons, en effet, que, dans d'autres plantes, les éléments du tissu hypodermique peuvent avoir non seulement une autre forme, mais encore une autre origine que celle que nous venons d'indiquer.

Un dernier exemple choisi parmi les végétaux les plus élevés en organisation nous permettra de comprendre par quels procédés la nature est parvenue à former les organismes les plus complexes du règne végétal.

Examinons un jeune pied de Haricot fleuri. Nous verrons qu'il

est formé d'un cylindre axile aérien, la *tige*. Celle-ci porte des lames vertes, les *feuilles*, disposées très régulièrement. De l'aisselle de ces dernières partent des axes secondaires ou *rameaux*. Les rameaux portent eux-mêmes des feuilles et des parties désignées sous le nom de *fleurs*, dont certaines portions renferment les cellules reproductrices, mâles ou femelles. Tous les caractères morphologiques des diverses parties de la fleur et le développement de ces parties indiquent qu'elles sont des feuilles modifiées. La tige se prolonge au-dessous du sol en une partie également ramifiée, mais dépourvue de feuilles, incolore et ayant une structure particulière. Cette portion souterraine de la plante, considérée comme un membre distinct, a reçu le nom de *racine*. Enfin, l'épiderme des parties aériennes et celui des dernières ramifications des racines sont couverts de *poils*, formés par des cellules épidermiques, dont la paroi externe s'est soulevée en forme de tube saillant à la surface des organes.

Le Haricot possède donc quatre sortes de membres : la tige, la racine, les feuilles, les poils. C'est la complication la plus grande que puissent nous offrir les végétaux. Mais il est important de faire remarquer, d'une part, que ces membres ne représentent pas autant d'organes distincts et, d'autre part, que les organes peuvent être beaucoup plus nombreux que les membres. Les feuilles vertes et les feuilles modifiées qui entrent dans la composition de la fleur, ont, il est vrai, la même valeur morphologique et appartiennent au même ordre de membres, les feuilles ; mais leur rôle physiologique est tout à fait différent et elles constituent, par conséquent, des organes distincts. Toutes les feuilles florales, ne jouant pas le même rôle physiologique, se divisent elles-mêmes en plusieurs organes tout à fait distincts. Les rameaux des parties aériennes et ceux des parties souterraines sont également des organes très différents. Enfin, dans la tige, dans les feuilles, dans les racines, dans les poils eux-mêmes, il se trouve fréquemment des groupes de cellules qui se différencient, non seulement par leur substance, mais encore par leur fonction physiologique, et qui doivent être distingués des membres dans lesquels on les trouve ; tels sont les organes de sécrétion qui existent dans un grand nombre de végétaux et qui peuvent être produits par les quatre sortes de membres de la plante, tout en conservant la même valeur en tant qu'organes.

Nous ne voulons pas entrer ici dans l'étude des caractères qui

ont été invoqués pour distinguer les membres les uns des autres. Cette étude serait déplacée pour le moment, le lecteur n'ayant pas encore une connaissance suffisante de l'organisation et de la structure des membres que nous venons d'énumérer; nous y reviendrons plus tard avec plus de fruit.

Voyons d'abord de quelle façon se complique la structure des végétaux supérieurs.

Nous prendrons pour premier exemple un végétal qui vit dans les bassins de tous nos jardins botaniques, l'*Hippuris vulgaris*, parce que sa structure, tout en se rapprochant de celle des Mousses étudiées plus haut, est cependant plus compliquée et nous permettra de passer facilement à celles des végétaux offrant les tissus les plus différenciés.

En pratiquant des coupes transversales et longitudinales dans le sommet de la tige de l'*Hippuris vulgaris*, nous distinguons, comme dans la tige du *Polytrichum vulgare*, trois régions : une externe, épidermique, *a* ; une moyenne, à cellules poly-

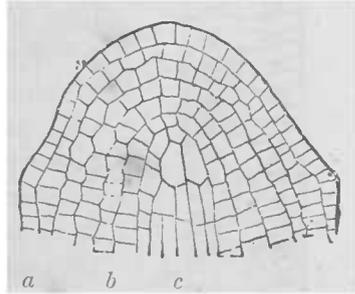


Fig. 13. Coupe longitudinale du sommet de la tige de l'*Hippuris vulgaris*.

lygonales ou cubiques, *b*; et une centrale, *c*, formée d'un tissu à éléments allongés dans le sens de l'axe. Cette troisième région est recouverte, au niveau du sommet de la tige, par la seconde, avec laquelle elle se confond insensiblement. On a donné à ces trois régions des noms spéciaux. La couche externe, qui fournit l'épiderme, a pris le nom de *dermatogène*; la couche moyenne a reçu le nom de *périblème* et la région centrale celui de *plérome*. Près du sommet de la tige, tous les éléments de la région centrale se ressemblent; à une certaine distance du sommet il n'en est plus ainsi. Certains éléments ont pris des formes particulières; il s'est constitué un cordon d'une nature spéciale, que les botanistes désignent sous le nom de *faisceau fibro-vasculaire*, ou mieux *libéro-ligneux*. Les éléments qui constituent le faisceau proviennent tous du plérome, mais ils se sont considérablement modifiés. Les éléments du plérome destinés à les produire ont commencé par s'allonger beaucoup, en formant un tissu spécial, très nettement caractérisé, qui a reçu le nom de *procambium*. Le procambium, une fois constitué, est formé d'éléments allongés, rectangulaires, étroits, à parois minces.

Dans les plantes dicotylédones, le procambium forme un cercle continu à la périphérie du plérome, cercle qui sépare très nettement du périlème la portion centrale du plérome. Nous reviendrons plus bas sur ce fait. Bornons-nous maintenant à étudier l'organisation d'un faisceau isolé. La première différenciation qui

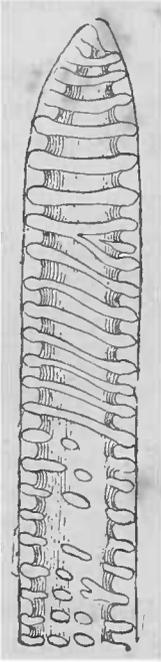


Fig. 14. Schéma de la formation des punctuations et des bandes spiralées. (Hanstein.)

se produit dans le faisceau procambial consiste dans la formation d'éléments spéciaux qui ont reçu le nom de *trachées*. Ce sont des canaux très longs, formés par la destruction des parois transversales qui séparent les cellules procambiales disposées en une même rangée verticale. Avant qu'une communication s'établisse entre ces cellules, leurs parois ont subi un épaissement localisé, affectant la forme d'un fil enroulé en spirale, d'où le nom de trachées qui a été donné à ces canaux par suite de l'analogie d'aspect qu'ils offrent avec les trachées respiratoires des insectes. Tandis que les trachées se forment, d'autres éléments procambiaux prennent des aspects divers. Les uns deviennent fusiformes et acquièrent des parois épaisses, souvent percées latéralement de petits trous; d'autres se mettent en communication les uns avec les autres par destruction de leurs cloisons transversales de séparation et forment des vaisseaux différents des trachées en ce qu'ils sont dépourvus de

l'épaississement spiralé de ces dernières, mais possèdent soit des orifices ou punctuations sur leurs parois latérales, soit des épaisissements de formes très diverses que nous étudierons plus tard.

D'autres éléments encore se mettent en communication par de simples petits orifices qui se creusent sur leurs cloisons transversales de séparation, orifices qui affectent la forme de grillages d'aspects très divers. Nous aurons à revenir, en étudiant les cellules, sur toutes ces formes d'éléments; bornons-nous à ajouter qu'après que toutes ces différenciations se sont produites, le faisceau fibro-vasculaire présente toujours au moins deux régions distinctes : l'une désignée sous le nom de *bois*, l'autre sous celui de *liber*. Entre ces deux régions, il persiste souvent une zone de tissu procambial dont les cellules se segmentent à de certaines

époques et produisent d'un côté du liber, de l'autre du bois; ce tissu générateur a reçu le nom de *cambium*.

Le cambium n'existe pas dans toutes les plantes supérieures. Dans les monocotylédones tous les éléments procambiaux se différencient dès le début pour former du bois et du liber; les faisceaux ne contiennent pas de cambium et par suite ils sont incapables de s'accroître ultérieurement, d'où le nom de *faisceaux fermés* qui leur a été donné. Dans les dicotylédones, au contraire, il existe

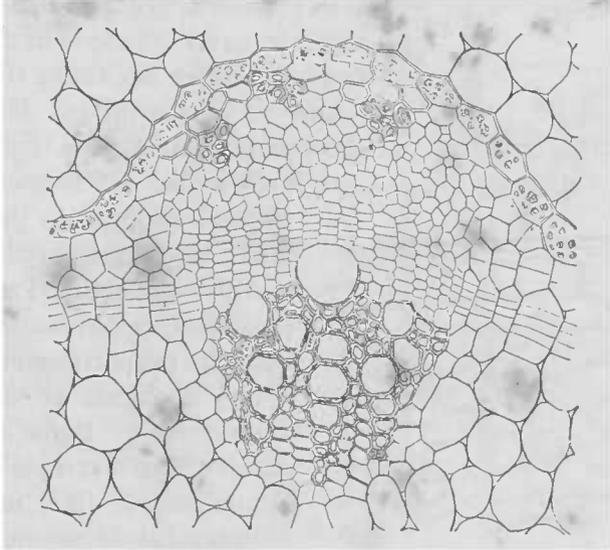


Fig. 13. Coupe transversale de la tige hypocotylée du Ricin, pratiquée au niveau d'un faisceau. *a*, partie interne du parenchyme cortical; *b*, gaine des faisceaux; *c*, cambium se prolongeant entre les faisceaux; *d*, parenchyme central. La gaine est soulevée par le liber, qui offre dans le haut trois petits groupes de tiges.

presque toujours, entre le bois et le liber, une couche de cambium qui chaque année donne naissance à du bois et à du liber. La structure du bois et celle du liber des faisceaux fibro-vasculaires sont très variables suivant les plantes; mais elles sont constantes dans une même espèce. Les éléments constitutants sont d'ailleurs en petit nombre; leur position relative et leur quantité sont à peu près les seules choses qui soient très variables. Dans le liber, on trouve presque toujours : 1° du *parenchyme libérien*, c'est-à-dire des cellules qui sont relativement courtes; 2° des *fibres libériennes*, c'est-à-dire des éléments qui se sont beaucoup allongés et ont acquis des parois épaisses et sans orifices ou ponctuations; 3° des *tubes cribreux* et des *cellules grillagées*, c'est-à-dire des éléments dont les

parois offrent les orifices disposés en grillages dont nous avons

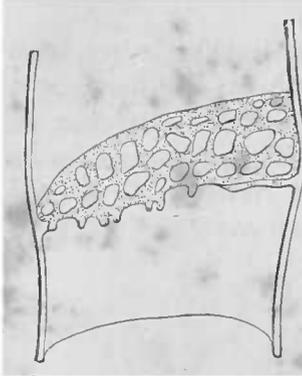


Fig. 16. Cloison grillagée.

parlé plus haut, orifices destinés à permettre une communication entre les éléments superposés. Les éléments qui composent le bois sont : 1° du *parenchyme ligneux*, formé de cellules restées courtes, souvent munies de petits orifices qui les font communiquer ; 2° des *vaisseaux*, c'est-à-dire des éléments dont les parois transversales se sont détruites, de façon à former des tubes très allongés, dont les parois offrent des orifices ou des épaissements de formes très

diverses ; 3° des *fibres ligneuses*, c'est-à-dire des éléments fusiformes, allongés, à parois ordinairement très épaisses.

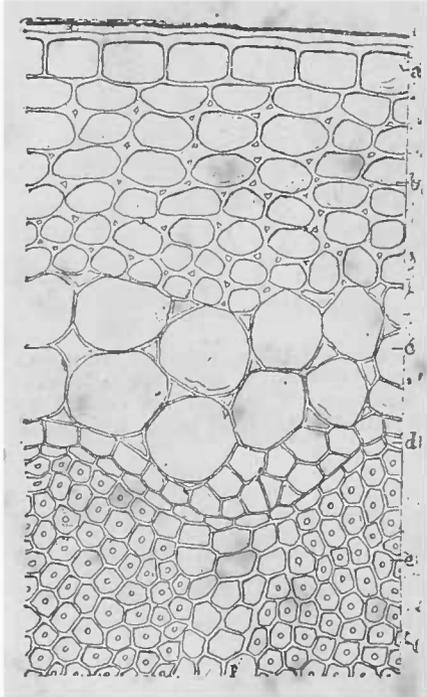


Fig. 17. Coupe transversale de la tige de la Ronce. *a*, épiderme ; *b*, tissu collenchymateux ; *c*, parenchyme cortical primaire ; *d*, gaine des faisceaux ; *e*, fibres libériennes ; *f*, rayon médullaire.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, ce qui varie, c'est la quantité proportionnelle de ces divers éléments et leur mode d'association. Dans certaines plantes, par exemple dans les Citrouilles, le liber est formé uniquement de parenchyme libérien, de cellules grillagées et de tubes cribreux ; comme tous ces éléments ont des parois minces et que le liber ne possède pas de fibres véritables, on lui a donné le nom de *liber mou*. Dans la Ronce, au contraire, le liber est très riche en fibres libériennes à parois très épaisses et a reçu le nom de *liber dur*. Dans le bois, les mêmes différences se présentent :

tantôt, comme dans beaucoup de plantes herbacées, les fibres ligneuses sont peu nombreuses et le bois n'offre qu'une faible croissance ; tantôt, au contraire, comme dans la plupart des

arbres, le bois est très riche en fibres ligneuses à parois épaisses et il acquiert une dureté plus ou moins considérable. Dans ce cas, la lignification et l'épaississement des fibres ligneuses ne s'effectuant que peu à peu, les couches profondes et vieilles du bois se montrent lignifiées complètement, tandis que celles de la périphérie, qui sont plus jeunes, ont encore des fibres à parois minces et peu résistantes. On donne, dans ce cas, le nom de *duramen* à la partie tout à fait lignifiée du bois, et celui d'*aubier* à la partie tendre et jeune. Ces deux parties ont, d'habitude, une coloration différente, la première étant toujours beaucoup plus foncée que la seconde. Dans l'Ebénier, l'aubier est d'un blanc jaunâtre pâle, tandis que le duramen, coloré en beau noir, est seul employé sous le nom de *bois d'ébène*. Dans les Conifères, le bois offre une structure particulière ; il ne présente ni vaisseaux rayés, ponctués, etc., ni parenchyme ligneux ; à part quelques trachées situées dans le voisinage de la moelle, le bois n'offre que des fibres courtes, fusiformes, étroitement accolées les unes aux autres

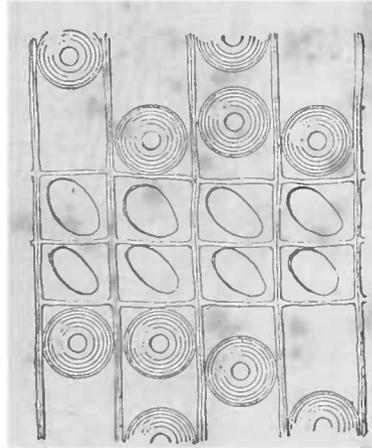


Fig. 18. Fibres munies de punctations aréolées.

et mises en communication par de larges orifices que nous étudierons plus tard sous le nom de *punctations aréolées*. Quelle que soit la variété de structure du bois, il est un caractère qu'il offre toujours : c'est la présence de trachées véritables dans sa partie interne et leur absence dans toutes ses autres parties. Le procambium seul donne naissance à des trachées ; le cambium permanent des faisceaux n'en produit jamais, et les trachées sont toujours les premiers éléments des faisceaux produits par la différenciation des cellules du faisceau procambial.

Les faisceaux libéro-ligneux que nous venons de décrire peuvent être caractérisés par l'épithète de *normaux*. Ils ne sont pas les seuls qu'on puisse rencontrer dans les plantes supérieures. Dans certains végétaux dicotylédons on trouve, en dedans du bois, une couche de liber interne, séparée du bois par du tissu cambial plus ou moins persistant. Le faisceau offre alors, de dehors en dedans : du liber, du cambium, du bois, du cambium

et du liber. Dans d'autres plantes, on trouve des faisceaux dont le liber est complètement entouré de bois, etc. Nous n'avons pas à entrer ici dans tous ces détails.

Dans certaines plantes, il ne se forme qu'un seul faisceau au centre de la tige. Dans beaucoup d'autres plantes, le nombre des

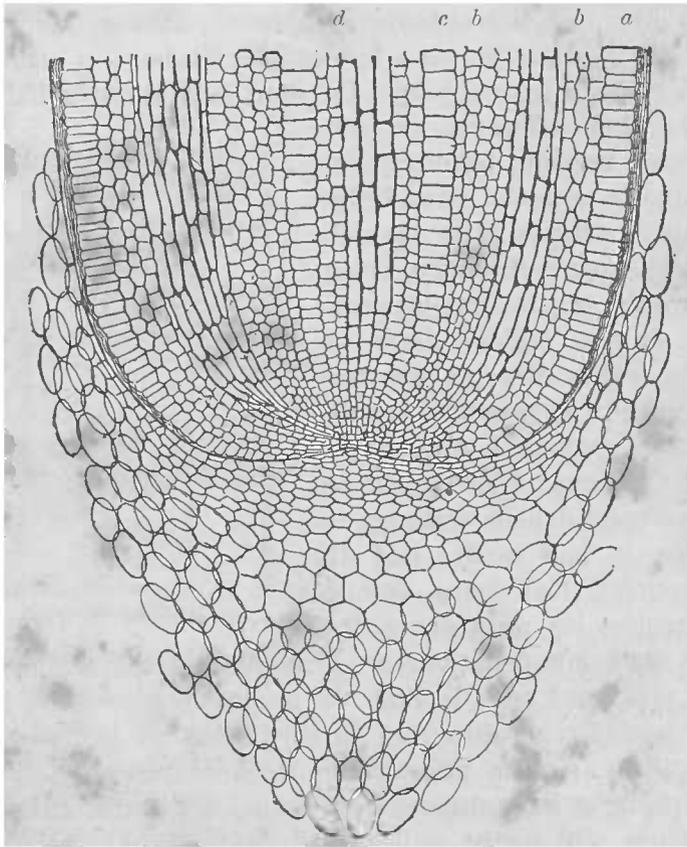


Fig. 19. Extrémité d'une racine jeune de Maïs en coupe longitudinale (Sachs).
a, épiderme; de *b* à *b*, zone corticale produite par le périlème; *c*, couche destinée à produire les faisceaux; *d*, moelle.

faisceaux se multiplie et, par suite, la structure anatomique se complique davantage. Nous pouvons prendre pour exemple, dans l'étude de ces complications de structure, le sommet d'une racine de Haricot au moment de la germination. C'est là un objet qu'il est facile de se procurer et dans lequel les coupes microscopiques nécessaires à la compréhension de la description que nous allons donner n'offrent relativement que peu de difficultés.

A l'aide de coupes transversales et longitudinales, on constate

que la radicule du Haricot est constituée par quatre zones différentes de tissus : une première, extérieure, formée d'une seule couche de cellules aplaties, destinée à produire l'épiderme, c'est la zone *dermatogène* ; une seconde, située au-dessous de la précédente, formée de plusieurs couches concentriques de cellules irrégulièrement polygonales, c'est le *périblème* ; cette zone formera plus tard toute la portion de la tige située en dehors des faisceaux, à laquelle nous réserverons exclusivement le nom d'*écorce*. On pourrait donc donner à cette deuxième zone le nom de zone *corticogène*. En dedans d'elle, se trouve une troisième zone formée d'éléments étroits et allongés dans le sens du grand axe de la tige. Les éléments de cette zone qui a été nommée *procambium*, se transformeront pour former les faisceaux libéro-vasculaires et les rayons médullaires qui sépareront les faisceaux les uns des autres ; mais il persistera toujours, dans son épaisseur un certain nombre de couches d'éléments jeunes, susceptibles de division, constituant un tissu désigné sous le nom de *cambium*, qui sert, par la multiplication de ses cellules, à l'accroissement en épaisseur de la tige. En dedans de la zone procambiale se trouve un cylindre d'éléments qui, sur la coupe transversale, paraissent polygonaux et assez semblables à ceux de la couche corticogène. Ce cylindre parenchymateux constitue la *moelle*. La zone procambiale et la moelle sont souvent réunies par les botanistes sous la dénomination commune de *plérome*. Cette opinion est fondée sur ce que dans le sommet de la tige on ne peut guère distinguer les uns des autres les éléments qui composent ces deux zones ; mais, dans le même point, on ne peut guère reconnaître nettement que deux sortes de tissus : la zone dermatogène, remarquable par ses cellules cubiques ne se segmentant que dans le sens du rayon de l'axe, et, au dessous d'elle, un tissu parenchymateux en voie de division active qui occupe tout le sommet de la tige et qui est destiné à produire à la fois le procambium, la moelle et la couche corticogène, ce qui lui a fait donner le nom de *méristème primitif*.

Quelque élevés en organisation que soient les végétaux dont nous aurons plus tard à étudier la structure, nous ne trouverons jamais, dans leur tige et dans leur racine, que les quatre tissus primordiaux que nous a offerts la radicule du Haricot : le tissu dermatogène, le tissu corticogène, le tissu procambial ou fasciculogène, et le tissu médullaire. Il est important de ne pas oublier que ces quatre tissus primordiaux résultent de la différenciation d'un mé-

ristème primitif qui, dans le sommet de la tige, est formé d'éléments très semblables, sauf au niveau du dermatogène ; il ne faut pas non plus perdre de vue que, quel que soit le végétal envisagé, il a toujours été, au début de son existence, représenté par une cellule unique, dont la segmentation répétée a été le point de départ de toutes celles qui plus tard composeront le végétal adulte. Les éléments des tissus primordiaux, tous semblables au début, se différencient ensuite dans la forme et les propriétés, pour constituer les nombreuses variétés d'éléments que l'on trouve dans les végétaux adultes, en même temps que les membres et les organes deviennent de plus en plus distincts.

CHAPITRE II.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉES DES MEMBRES ET DES ORGANES DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS.

Nous avons vu plus haut que, même dans les végétaux les plus compliqués en organisation, on ne peut distinguer que quatre sortes de membres : la racine et ses ramifications, la tige et ses ramifications, les feuilles et leurs modifications, et enfin les poils. Les racines véritables ayant, dans la grande majorité des cas, une fonction spéciale, celle de puiser dans le sol l'eau et les matériaux solubles nécessaires à la nutrition de la plante, on peut les envisager comme des organes spéciaux. La tige et les rameaux jouissent aussi, dans tous les végétaux supérieurs, de fonctions particulières, celle de servir de support à tous les autres organes et membres, et aussi celle de transporter dans les diverses parties de la plante les matériaux venus du sol ou ceux qui ont été élaborés dans certaines cellules et sont devenus aptes à la nutrition de la plante. Les feuilles sont particulièrement le siège d'échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, et, quand elles sont vertes, elles sont le lieu d'élaboration des aliments de la plante ; elles sont donc bien réellement des organes distincts. Dans les végétaux supérieurs, elles se transforment pour produire des organes spéciaux qui servent particulièrement à la reproduction et ont, pour

ce motif, reçu le nom d'*organes reproducteurs*. Quant aux poils, ils servent, d'habitude, à l'absorption des liquides du sol ou des vapeurs aqueuses de l'atmosphère et sont ainsi, comme les feuilles, à la fois des membres et des organes distincts. Enfin on trouve, dans la plupart des végétaux, des organes qui peuvent être dispersés dans les différents membres et qui produisent des substances spéciales : ce sont les organes de la sécrétion.

Telles sont les différentes parties dont nous allons étudier maintenant la morphologie et la structure anatomique, réservant l'étude de leurs fonctions physiologiques pour le moment où nous connaissons la physiologie générale des plantes et tous les principes chimiques qui entrent dans la composition des éléments anatomiques de ces êtres vivants.

§ 1. Les racines et les poils radiculaires.

Nous avons vu déjà que dans certains végétaux, dans les Mousses, par exemple, les racines ne sont représentées que par de simples poils très allongés qui plongent dans le sol et y puisent les matériaux nutritifs solubles nécessaires à la plante. Dans les plantes plus élevées en organisation, nous avons trouvé des racines plus compliquées, se montrant sous la forme de rameaux émis par la partie inférieure de la tige et s'enfonçant dans le sol au lieu de s'élever dans l'atmosphère comme le font les autres branches émises par la partie supérieure de la tige. Il semble donc, au premier abord, y avoir, entre les racines si simples des Mousses et les racines très ramifiées des végétaux supérieurs, une différence très marquée. Un examen un peu plus attentif et surtout l'étude physiologique des organes radiculaires montre cependant que ces différences sont plus apparentes que réelles. Pour nous rendre un compte exact de la question, prenons une graine de Haricot, examinons attentivement son organisation et ensuite mettons à germer un certain nombre d'autres graines semblables, afin de suivre le développement des diverses parties. La graine du Haricot se présente à nous comme formée extérieurement d'une enveloppe qui s'enlève facilement et en dedans de laquelle se trouve une petite plante plongée dans un repos dont elle ne sortira que si on place la graine dans un milieu suffisamment humide et chaud. La jeune plante nous offre d'abord deux lames

elliptiques, très épaisses, qui ont reçu le nom de *cotylédons* et qui ne sont en réalité que les deux premières feuilles. Entre les deux cotylédons, se voit une petite tige grêle, très courte, la *tigelle*, portant à son sommet un petit nombre de feuilles minces, encore incolores et très peu développées, mais ressemblant davan-

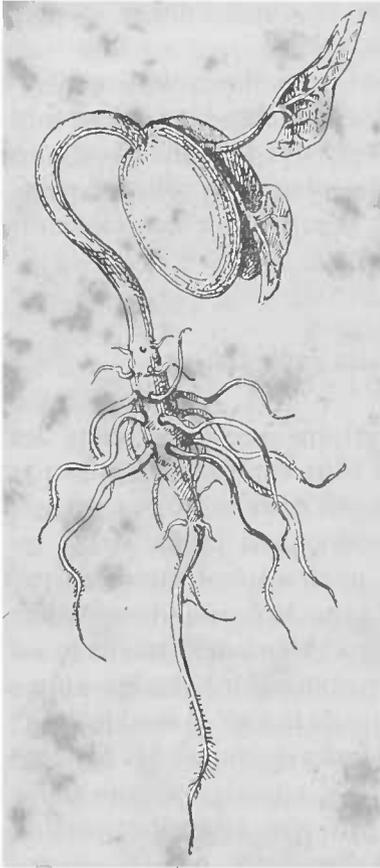


Fig. 20. Haricot en voie de germination.

tage que les cotylédons aux feuilles que portera la plante adulte. L'ensemble de ces petites feuilles constitue ce que les botanistes nomment la *gemmule*. Enfin, au-dessous du point où les cotylédons s'attachent sur la tigelle, celle-ci se prolonge en un petit cylindre rabattu contre les cotylédons, terminé en cône à son sommet, incolore, connu sous le nom de *radicule*. Nous avons déjà signalé plus haut les traits principaux de son organisation anatomique, nous y reviendrons plus bas. Lorsqu'on place le Haricot dans le sol humide, l'enveloppe de la graine se déchire et la *radicule* sort et s'enfonce dans le sol, en s'allongeant rapidement. Les cellules épidermiques qui la recouvrent s'allongent pendant ce temps pour former de longs poils cylindriques, unicellulaires, à parois très minces, tout à fait semblables morphologiquement à ceux qui dans les Mousses jouent le rôle de racines. Nous verrons plus tard que c'est à peu près uniquement

par ces poils que la racine du Haricot absorbe le liquide du sol.

Lorsque la jeune racine du Haricot a atteint une certaine longueur, elle produit des rameaux dont la disposition est très remarquable. Il se forme, en effet, d'abord quatre rameaux situés sur le même plan horizontal; puis quatre autres rameaux se forment plus tard entre les premiers et le sommet qui continue à s'allonger de la racine mère; quatre autres naissent plus tard encore plus près du sommet que ces derniers, etc. Tous ces rameaux ou *racines*

secondaires sont disposés sur quatre rangées longitudinales partant des quatre faisceaux qui sont nés les premiers. Pendant ce temps, la racine qui leur a donné naissance, et qui porte le nom de *racine principale*, continue à s'allonger indéfiniment, en s'enfonçant perpendiculairement dans le sol. Les premiers poils auxquels elle avait donné naissance se sont vidés de protoplasma, se sont flétris et sont tombés, tandis que d'autres poussent sans cesse dans le voisinage de son sommet. Les racines secondaires portent d'abord des poils semblables, puis elles émettent des branches de troisième génération qui se comporteront comme elles mêmes. La racine principale servira ainsi d'axe central à une ramification très abondante dont l'ensemble constitue *les racines* de la plante; mais, si nous nous rappelons que l'absorption des liquides du sol ne s'effectue presque que par les poils radiculaires, nous verrons que ces derniers peuvent seuls être considérés comme les analogues des racines unicellulaires des Mousses, dont ils ont la structure et dont ils jouent le rôle. Quant aux rameaux que nous avons nommés *racines*, nous pourrions ne les considérer que comme des *porte-racines*, et cela avec d'autant plus de raison qu'on peut retourner complètement certaines plantes, mettre les rameaux aériens dans le sol et les racines dans l'air. Dans ce cas, les racines ne tardent pas à produire des rameaux feuilles, tandis que les rameaux aériens plongés dans le sol perdent leurs feuilles et produisent des racines. Les racines *véritables* des plantes les plus élevées en organisation ne sont donc, comme celles des Mousses, que des poils tubuleux et unicellulaires, et une analogie manifeste permet de rattacher, à cet égard, les végétaux supérieurs aux végétaux inférieurs.

Après ces considérations générales, nous pouvons aborder l'examen de la morphologie et de l'anatomie des racines des végétaux supérieurs.

Dans un grand nombre de plantes, la radicle de l'embryon, ou racine principale, se comporte comme celle du Haricot, c'est-à-dire qu'elle s'enfonce perpendiculairement dans le sol et s'accroît pour ainsi dire indéfiniment par son sommet, en même temps qu'elle donne naissance à des racines secondaires; on dit alors qu'elle est *pivotante*. Dans d'autres plantes, Graminées, etc., la racine principale ne tarde pas à se détruire, après avoir produit des racines secondaires qui, en se ramifiant, produisent un faisceau de racines qui s'étalent à peu de distance au-dessous de la

surface du sol; on dit alors que les racines sont *fasciculées*. L'homme a parfois intérêt à provoquer la formation de ces racines. Dans les pépinières, par exemple, on coupe fréquemment le pivot des jeunes arbres pour les empêcher de pénétrer trop pro-

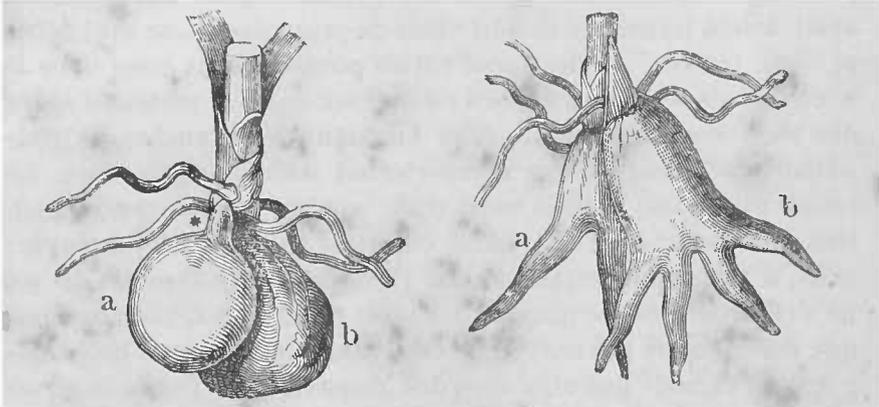


Fig. 21. Racines bulbeuses d'*Orchis maculata* et *palmata*.

fondément dans le sol. Dans la culture, il est nécessaire de tenir compte de la nature pivotante ou fasciculée des racines, suivant

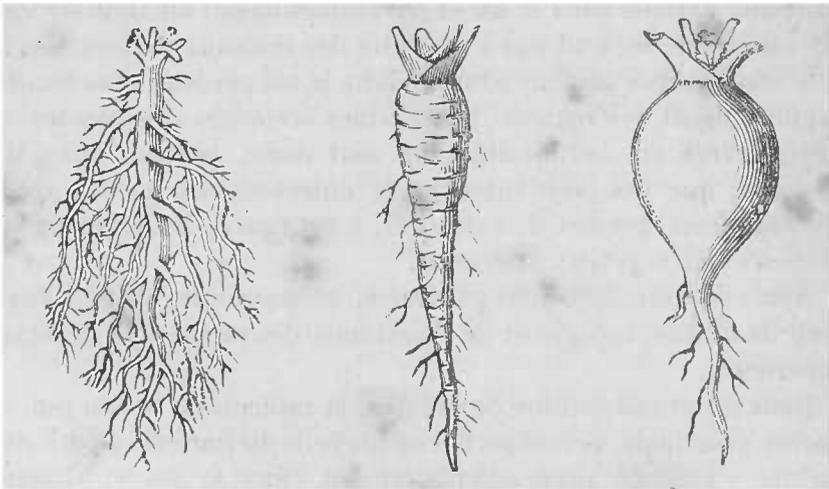


Fig. 22. Racine avec son chevelu.

Fig. 23. Racine pivotante tuberculeuse.

Fig. 24. Racine tuberculeuse.

qu'on veut que le végétal enfonce ses racines dans le sol ou les étale à sa surface, et l'on doit avoir soin, pour moins fatiguer la terre, d'y semer alternativement des plantes à racines fasciculées et des plantes à racines pivotantes, les premières ne consommant que les

matériaux nutritifs contenus dans les couches superficielles, tandis que les secondes se nourrissent de substances contenues plus profondément. Les racines ont, d'ordinaire, des dimensions proportionnées à celles de la tige et des branches aériennes; mais, dans quelques plantes, comme l'*Orchis militaris*, le Jalap, le Navet, la Betterave, etc., les racines se gorgent de matériaux nutritifs de réserve et acquièrent des dimensions peu proportionnées à celles des parties aériennes; on dit alors qu'elles sont *tuberculeuses*. Dans ce cas, les matériaux accumulés dans les racines sont utilisés, au printemps suivant, pour subvenir à la formation de parties aériennes nouvelles.

On réserve d'ordinaire le nom de *racines normales* à la racine principale de l'embryon et aux racines auxquelles elle donne naissance, tandis qu'on nomme *racines adventives* des organes qui se comportent plus ou moins comme les racines normales, mais qui naissent ailleurs que sur ces dernières. Les racines adventives peuvent naître soit sur la tige, soit sur les feuilles ou tout autre organe aérien. Dans certaines plantes, par exemple dans beaucoup de Graminées, dans le *Trapa natans*, etc., la racine principale de l'embryon avorte toujours de très bonne heure et les seules racines que l'on trouve sont des racines adventives nées sur la tige. Toutes les tiges souterraines vivent à l'aide de racines adventives. La plupart des tiges aériennes qui se couchent à la surface du sol, comme le Fraisier, la Renoncule rampante, etc., produisent aussi des racines aériennes qui d'ordinaire se développent au niveau des nœuds et jouent un rôle fort important dans la nutrition et la multiplication de la plante, chaque nœud pouvant être séparé des autres et se comporter comme un individu distinct. Certaines tiges aériennes dressées ou grimpantes produisent des racines aériennes qui se comportent très différemment suivant les plantes.

Le Figuier des pagodes (*Ficus religiosa*), les Palétuviers, etc., sont célèbres par les nombreuses racines adventives qui naissent de leurs rameaux aériens et qui, après s'être enfoncées dans le sol et s'y être ramifiées, peuvent acquérir des dimensions très considérables, en formant des sortes de colonnades qui supportent la cime de l'arbre. Les Mangliers, qui croissent en abondance sur les bords des fleuves de la plupart des régions chaudes, particulièrement dans les lieux où l'eau est saumâtre, présentent des racines adventives dont le rôle est fort singulier. « Lorsque, écrit

A. Saint-Hilaire, j'arrivai près de Villa da Victoria, dans la province du Saint-Esprit, je vis sur le rivage des *Rhizophora* d'une hauteur assez considérable pour cette espèce ; leur tronc ne commençait qu'à huit ou dix pieds au-dessus de la vase ; là il donnait naissance à de grosses fibres radicales qui allaient chercher le sol, et l'arbre semblait porté en l'air sur des espèces de cordes obliquement tendues. Je n'ai point suivi cet arbre dans les diverses phases de son existence ; mais il me semble qu'on peut seulement expliquer sa végétation singulière en supposant que sa première racine s'est détruite, après que des racines adventives se sont échappées, au-dessus d'elle, de la partie inférieure de la tige ; que cette partie s'est oblitérée à son tour, avec les racines qu'elle avait fait naître ; qu'une portion de tige plus élevée a également produit des racines bientôt détruites de la même manière, et que des formations et des destructions successives n'ont cessé de se répéter jusqu'à ce que la tige se soit trouvée portée par de longues racines adventives à une élévation considérable au-dessus du sol. » Les racines adventives se produisent avec la plus grande facilité sur les divers organes des plantes quand ces organes sont placés dans des conditions déterminées d'humidité et de chaleur. Les cultivateurs provoquent très souvent dans des buts divers la formation de ces organes. En *buttant* la Garance, qui naturellement ne porte qu'un très petit nombre de racines normales, c'est-à-dire en entourant de terre la base de la tige, on détermine la production de nombreuses racines adventives, riches en matière colorante, et cette simple pratique augmente de beaucoup le produit du cultivateur. On butte le Naïs pour lui faire produire de nombreuses racines adventives destinées à le fixer solidement au sol et à faciliter sa nutrition. Un grand nombre de procédés de multiplication employés par les horticulteurs sont également basés sur la production des racines adventives. Nous avons dit que les plantes couchées sur le sol produisent habituellement des racines adventives au niveau de leurs nœuds ; on se sert de cette propriété pour les multiplier. Chaque nœud d'un Fraisier, par exemple, isolé des autres produit un pied nouveau. Pour multiplier la Vigne on emploie beaucoup le *marcottage*, opération qui consiste à couler une branche contre le sol et à la recouvrir de terre sur une partie de sa longueur ; des racines adventives poussent en ce point ; on isole ensuite toute la partie de la branche située au-delà de ce point et

l'on a un pied nouveau. Quand les branches des plantes à marcotter ne sont pas souples, on place autour d'elles un vase plein de terre que l'on arrose chaque jour ; il pousse en ce point des racines adventives et ensuite on coupe la branche et on la plante dans le sol. La greffe est fondée sur la même propriété. Une jeune pousse d'une plante est coupée et enfoncée par sa base dans une entaille pratiquée sur une autre plante. La jeune branche ne tarde pas à se souder avec la plante sur laquelle on l'a greffée et à laquelle elle emprunte sa nourriture. Certaines plantes ont une vitalité telle qu'il suffit de planter dans la terre une de leurs branches, aussitôt après l'avoir coupée, pour qu'elle pousse des racines adventives et vive convenablement ; c'est ce que l'on nomme le *bouturage par plançon*.

Nous devons, pour terminer l'histoire des racines, étudier leur anatomie.

Si l'on étudie, sur une coupe transversale ou longitudinale, la

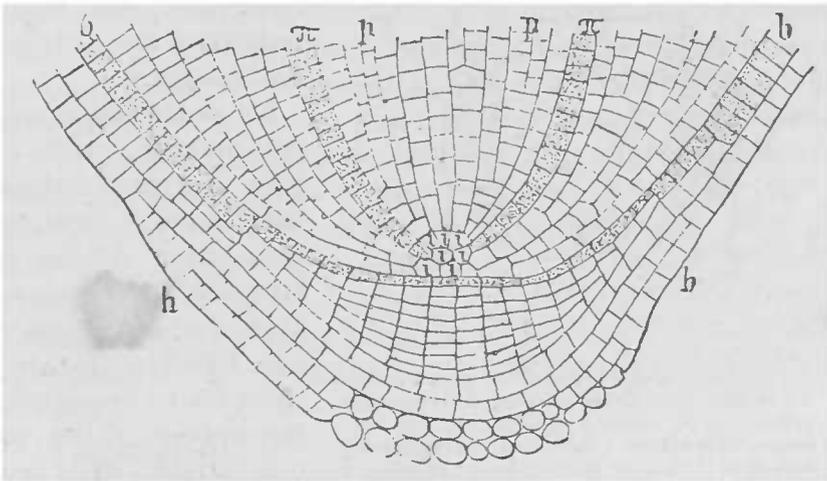


FIG. 25. Coupe longitudinale de l'extrémité d'une racine d'*Helianthus annuus* ; *h, h*, cotte ; *b, b*, dermatogène ; *p, p*, plérome ; π , périCambium ; *b* à π , écorce primordiale.

structure d'une jeune racine, peu de temps après la formation de ses premiers faisceaux, on constate qu'elle offre de dehors en dedans : 1° un épiderme formé d'une couche unique de cellules ordinairement peu différentes des cellules sous-jacentes, mais proluites par le dermatogène. Dans les racines aériennes des Aroïdées et des Orchidées, les cellules de l'épiderme se multiplient par des segmentations tangentielles successives et donnent nais-

sance à un nombre souvent considérable de couches concentriques de grandes cellules à contenu clair et à parois diversement ponctuées, réticulées ou spirales, constituant autour du reste de la racine une gaine épaisse qui a reçu le nom de *voile* ; 2° une zone corticale plus ou moins épaisse, formée de cellules ordinairement polygonales ou plus ou moins arrondies, plus pressées et d'ordinaire plus arrondies vers la périphérie, et laissant entre elles des méats dans la partie interne ; 3° une couche unique de cellules un peu allongées tangentiellement, polyédriques, plissées, au niveau des parois par lesquelles elles sont en contact et étroitement accolées par ces parois les unes aux autres. On a donné à cette couche le nom de *couche* ou *gaine protectrice des faisceaux* ;

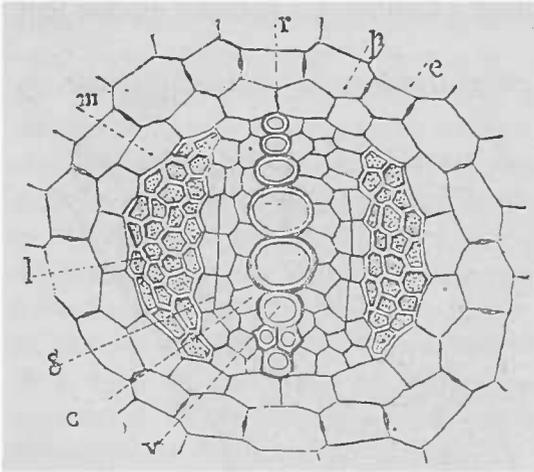


Fig. 26. Coupe transversale d'une racine jeune de Betterave à deux couples de vaisseaux primaires. *g*, cellules génératrices des faisceaux secondaires ; *e*, écorce ; *p*, gaine des faisceaux ; *m*, zone péricambiale ; *v*, cellules rhizogènes de la zone péricambiale ; *v*, faisceau vasculaire ; *l*, faisceau libérien ; *c*, parenchyme central. (Van Tieghem.)

4° en dedans de cette couche, se trouve une assise de cellules désignée sous le nom de *péricambium*, qui donne naissance aux racines secondaires.

En dedans de la zone péricambiale, existe un tissu parenchymateux, dans lequel se montrent un nombre variable de faisceaux dits *primaires*, ayant une disposition et une structure caractéristiques. Le nombre des faisceaux primaires est très variable, et ils peuvent ou bien s'avancer jusqu'au centre de la racine, comme dans le

Beta vulgaris, et alors il n'y a pas de moelle, ou bien ne pas s'enfoncer si profondément, et alors il existe, au centre de la racine, un cylindre de cellules parenchymateuses, constituant la moelle. Mais, dans tous les cas, ces faisceaux sont de deux ordres : les uns sont formés exclusivement de vaisseaux, et les autres d'éléments allongés, à parois molles, caractéristiques du liber. Les faisceaux vasculaires et les faisceaux libériens alter-

nent régulièrement; de telle sorte que, s'il existe deux faisceaux vasculaires, on voit entre eux deux faisceaux libériens; s'il y a six faisceaux vasculaires, il y a aussi six faisceaux libériens alternant avec les premiers. Un autre caractère de la racine est que les éléments de ces faisceaux se forment de dehors en dedans; le premier vaisseau formé dans chaque faisceau est appliqué contre la couche péricambiale, et les suivants gagnent peu à peu vers le centre de la racine. Il en est de même des éléments des faisceaux libériens.

Une grande partie des cellules épithéliales des racines se développent en longs poils unicellulaires, cylindriques ou un peu renflés en massue à l'extrémité. Ces poils sont très longs, pressés les uns contre les autres, et donnent un aspect velouté très élégant aux jeunes racines. Tout près de l'extrémité de ces dernières, ils ne sont pas encore développés; vers la base, ils sont devenus brunâtres et ont perdu leur protoplasma. Le temps pendant lequel ils jouissent des propriétés de la vie est fort court. Leurs parois sont minces, claires, très souples; leur protoplasma est finement granuleux et incolore. On observe à leur surface, de distance en distance, des sortes de cils incolores, probablement produits par la membrane cellulosique; le rôle de ces cils est encore inconnu.

Les racines des Cryptogames vasculaires et des Monocotylédones conservent indéfiniment la structure intérieure si remarquable que nous avons décrite plus haut. Elles n'offrent jamais que des faisceaux primaires, c'est-à-dire des faisceaux vasculaires et libériens distincts et alternes.

La structure des racines des Dicotylédones se complique au contraire bientôt par l'apparition de faisceaux secondaires. Les cellules parenchymateuses situées en dedans des faisceaux libériens primaires se segmentent pour former des zones génératrices étroites, dans lesquelles se montrent, au niveau et en dedans des faisceaux libériens primaires, des faisceaux secondaires, constitués, comme ceux des tiges, par du bois en de-

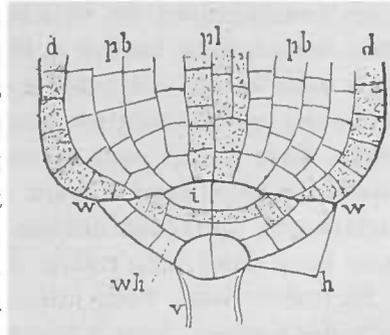


Fig. 27. Figure théorique montrant les rapports de la racine principale avec la tige (d'après Hanstein). *w, w*, limite de la tige et de la racine; *h*, calotte de la coiffe; *i*, cellules de la racine; *w, h*, hypophyse; *v*, proembryon; *d*, dermatogène; *pb*, périblème; *d*, plérome. (Hanstein.)

dans et du liber en dehors ; ce dernier en contact avec le liber primaire. Entre le bois et le liber de ces faisceaux secondaires, il persiste une zone de cambium qui, sans cesse, donne naissance à des éléments vasculaires en dehors et ligneux en dedans. A mesure que ces faisceaux s'accroissent, ils refoulent en dehors d'eux le liber primaire. Dans leur intervalle, c'est-à-dire en face et en dehors des faisceaux vasculaires primaires, une couche génératrice, formée par la segmentation des cellules péricambiales, donne naissance : tantôt seulement à des cellules parenchymateuses qui forment entre les faisceaux secondaires de larges rayons médullaires, tantôt à de véritables faisceaux qui forment, avec ceux dont nous venons de parler, un cercle fibro-vasculaire continu.

En même temps, la zone génératrice formée par la segmentation des cellules de la couche péricambiale donne naissance, en dehors des faisceaux, à un parenchyme cortical secondaire qui refoule au dehors le parenchyme cortical primaire. Parfois, ce dernier continue à vivre en dehors de l'écorce secondaire ; mais, le plus souvent, il se forme, à la périphérie de l'écorce secondaire, des couches de liège qui, interrompant toute communication entre le parenchyme cortical secondaire et l'écorce primaire, déterminent la mortification et l'exfoliation de celle-ci.

Il n'entre pas dans le but de cet ouvrage de parler des variations considérables de structure que peuvent offrir les racines ; nous devons nous borner à indiquer leurs caractères généraux. Qu'il nous suffise d'ajouter que très fréquemment les faisceaux primaires ou secondaires pénètrent assez profondément dans le centre de la racine pour qu'on n'y trouve pas de moelle, surtout quand l'examen est fait à un âge un peu avancé. C'est là un caractère qui, dans bien des cas, permettra de distinguer, à un premier coup d'œil, une racine d'une tige.

Si, maintenant, nous faisons porter notre examen sur l'extrémité des racines, nous y trouverons une organisation qui permet toujours de les distinguer morphologiquement de tous les autres membres du végétal. Le sommet d'une racine de Maïs, par exemple, offre, à l'extrémité, en dehors de la couche épidermique, une sorte de revêtement cellulaire, désigné sous le nom de *coiffe*, formé de deux zones : l'une interne, constituée par des cellules polygonales, jeunes, pressées les unes contre les autres ; l'autre externe, formée de grandes cellules arrondies, laissant entre elles de vastes méats. Les cellules les plus externes de la coiffe

se détachent d'une façon incessante, tandis que les cellules les plus externes de la couche sous-jacente s'arrondissent et remplacent celles qui tombent. Les observations de M. Hanstein ont montré que la coiffe est produite par la couche dermatogène du sommet de la racine.

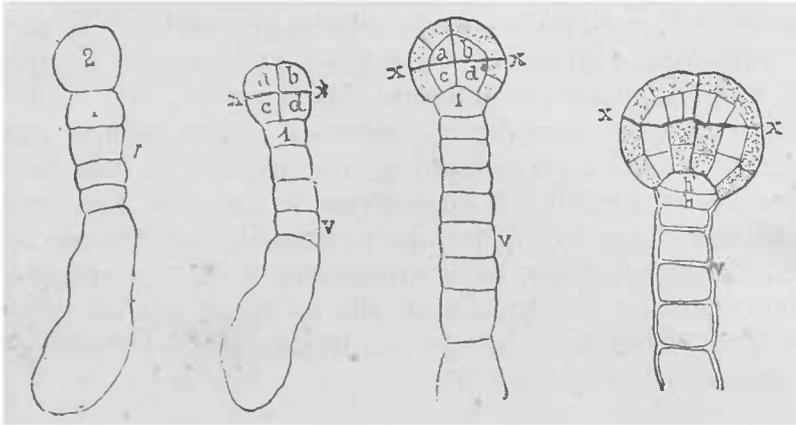


Fig. 28. Développement de l'embryon du *Capsella Bursa pastoris* (d'après Hanstein).

Il nous reste à étudier la façon dont se développent les racines, et les tissus qui entrent dans leur constitution.

Nous verrons plus tard, en étudiant la formation de l'embryon

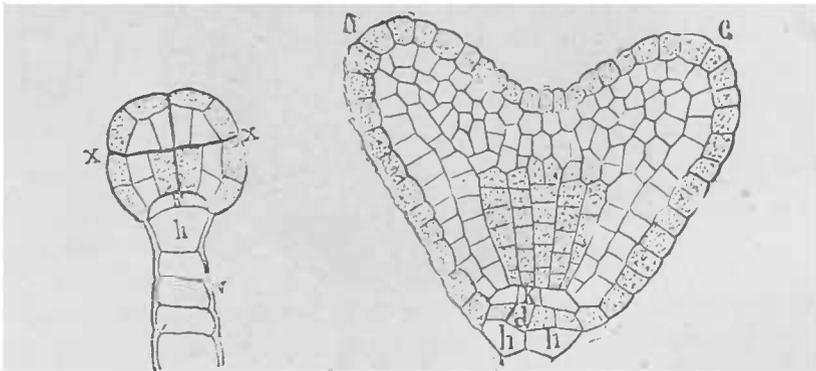


Fig. 29. Développement de l'embryon du *Capsella Bursa pastoris* (d'après Hanstein).

dans le sac embryonnaire, que la *vésicule embryonnaire* fécondée, après s'être soudée dans le haut avec le sac embryonnaire, s'allonge, puis se divise, à l'aide de cloisons transversales, en un nombre variable de cellules. On donne au filament cellulaire ainsi produit le nom de *proembryon* (fig. 28, *v*). Sa cellule terminale,

qui est tournée vers la base du sac embryonnaire, est d'ordinaire renflée.

Cette cellule se segmente bientôt en deux cellules superposées (1, 2), dont la dernière se divise ensuite, par deux cloisons en croix, en quatre cellules disposées comme les quartiers d'une pomme (*a, b, c, d*). De ces quatre cellules proviendront la tige et les cotylédons, dont nous n'avons pas à nous occuper ici. Quant à la cellule nommée par Hanstein *hypophyse* (*h*), elle se divise transversalement, pour donner naissance à deux cellules superposées (*h, h'*), qui représentent toujours l'hypophyse. Puis, la plus haute des deux cellules de l'hypophyse se divise en deux assises de cellules : l'une supérieure, qui prolonge le tissu interne de la tige ; l'autre inférieure, qui continue celui de la tige. Quant à la cellule inférieure de l'hypophyse, elle se divise, par une cloison longitudinale, en deux cellules collatérales, qui représentent les premières cellules de la coiffe.

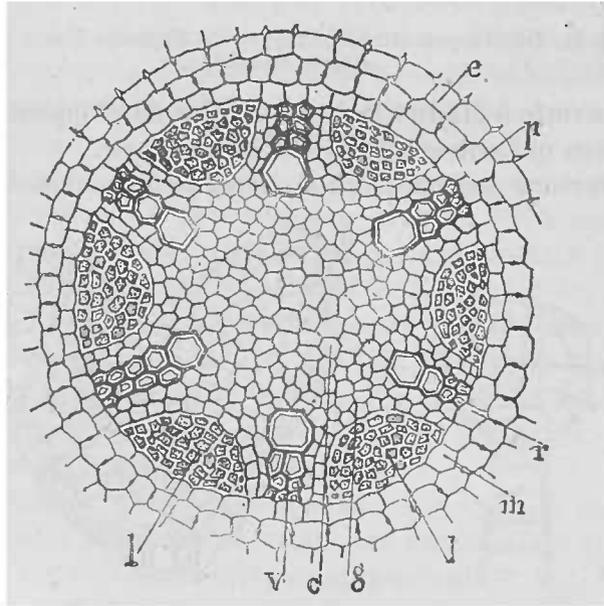
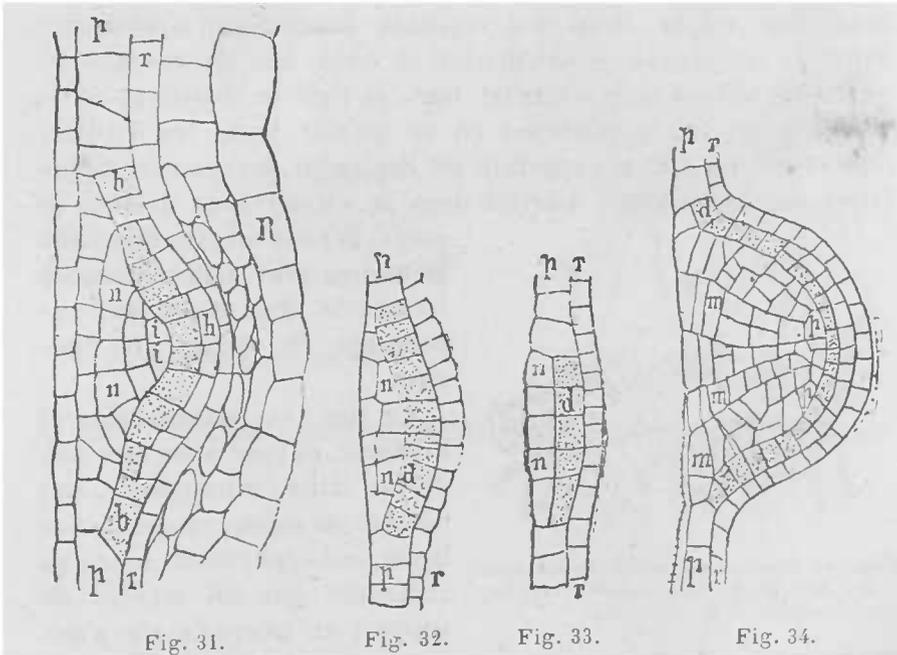


Fig. 30. Racine de *Colocasia antiquorum* (Monocotylédone), à six couples de faisceaux primaires; portion centrale; coupe transversale (d'après Van Tieghem). Les lettres ont la même signification que dans la figure 26.

M. Reinke a montré que les radicules naissent, sur la racine principale, de l'assise péricambiale située immédiatement en dedans de la couche protectrice des faisceaux. Les cellules du péricambium se divisent de façon à former deux couches superposées de

cellules; la couche *d* représente le dermatogène de la radicule, tandis que l'assise donnera naissance aux tissus de cette radicule. La couche dermatogène se dédouble ensuite, pour fournir extérieurement la première coiffe de la jeune racine. Celle-ci, en se développant, repousse devant elle l'assise protectrice qu'elle déchire, puis l'écorce et l'épiderme de la racine principale, qu'elle fait également éclater pour parvenir à l'extérieur.



Etats successifs de formation d'une radicule sur une racine mère de *Trapa natans* (d'après Reinke). *r*, couche protectrice; *p*, péricambium; *d*, dermatogène de la radicule; *n*, cellules productrices des tissus de la radicule; *h*, première coiffe de la radicule.

Les racines adventives naissent sur la tige dans les points où les feuilles prennent également naissance, dans la profondeur des tissus et toujours au niveau des faisceaux fibro-vasculaires. D'après M. Reinke, elles sont produites tantôt par le cambium des rayons médullaires, tantôt et plus fréquemment par la couche libérienne la plus externe des faisceaux. Mais, dans les deux cas, l'assise de cellules qui leur donne naissance se comporte comme le péricambium dans la racine principale, lors de la formation des racines secondaires normales, c'est-à-dire que les cellules de cette assise génératrice se dédoublent d'abord en deux couches : l'une externe,

dermatogène, qui produira l'épiderme et la coiffe ; l'autre interne, qui donnera naissance aux tissus de la racine.

§ 2. La tige et ses ramifications.

Nous avons vu déjà quel sens peu précis peut être attribué au mot *tige*, quand on embrasse d'un coup d'œil le règne végétal tout entier. Dans les végétaux supérieurs, c'est-à-dire dans les cryptogames vasculaires et dans les phanérogames, qui seuls offrent une véritable tige, la tige se distingue de la racine, d'une façon générale, en ce qu'elle porte les feuilles, en ce que son sommet végétatif est dépourvu des couches cellulaires que nous avons décrites dans la racine sous le nom de

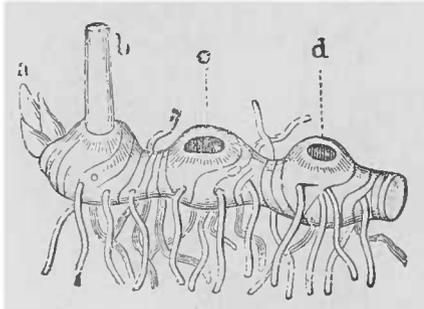


Fig. 38. Rhizome du Sceau-de-Salomon.
a, bourgeon ; b, rameau aérien ;
c, d, cicatrices de rameaux.

coiffe, et en ce que ses faisceaux primaires sont habituellement formés de liber et de bois superposés de dehors en dedans.

La tige est habituellement aérienne, et peut alors être soit *dressée* dans l'atmosphère, soit *couchée* ou même *rampante* sur le sol, soit *appuyée* sur des corps étrangers qui lui servent de support et auxquels elle s'accroche, soit *enroulée* autour de ces corps et *volubile*. Dans un certain nombre de plantes cependant, la tige est, soit en totalité, soit en partie, enfoncée dans le sol, *souterraine*, et alors, ou bien elle s'allonge indéfiniment et prend le nom de *rhizome*, ou bien elle prend la forme d'un cône aplati, plus ou moins volumineux, et reçoit le nom de *bulbe*. Quand elle constitue un rhizome, ses feuilles sont d'ordinaire petites, tandis que, quand elle se renfle en bulbe, ses feuilles sont d'ordinaire beaucoup plus grandes. On distingue, d'après le volume relatif des feuilles et du cône qui les porte, des sortes différentes de bulbes. Ce dernier est dit *plein*, lorsque, comme dans le Safran, c'est la tige elle-même qui se renfle ; *écailleux*, quand le cône est court et aplati, et les feuilles épaisses, charnues, imbriquées ; *tunique*, quand les écailles sont charnues et s'enveloppent mu-

tuellement. Dans quelques plantes, par exemple dans la Pomme

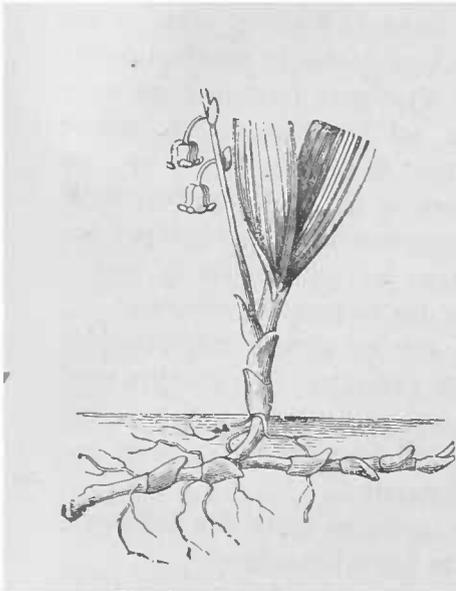


Fig. 36. Rhizome de Muguet.

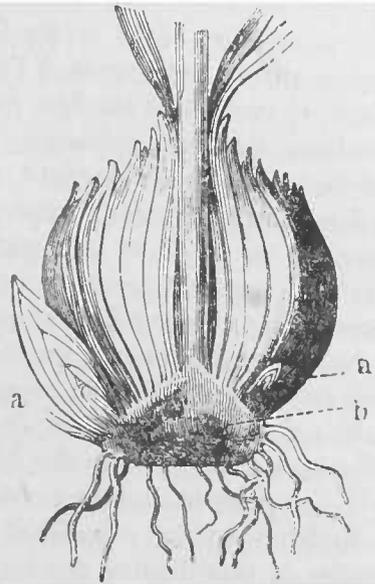


Fig. 37. Bulbe d'Oignon.
a, a, bourgeon; b, plateau.

de terre, certains rameaux souterrains d'une tige en majeure

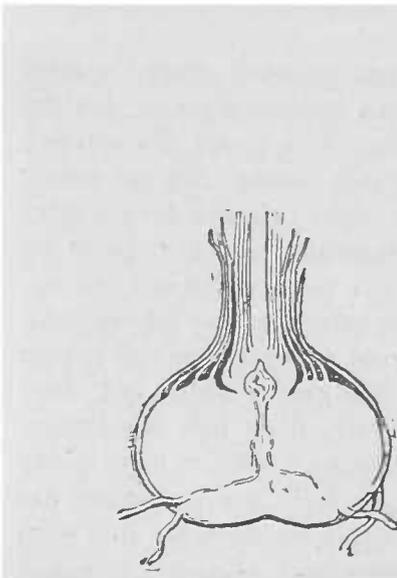


Fig. 38. Bulbe de Safran.
Coupe verticale.

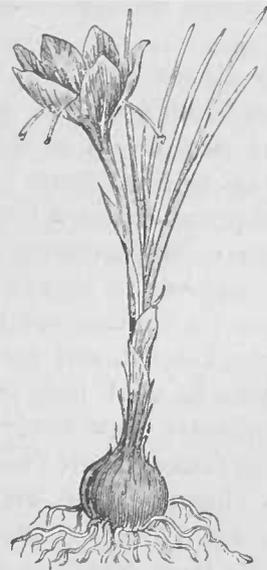


Fig. 39. Safran.

partie aérienne se renfle beaucoup, ne portent que des feuilles

rudimentaires. se gorgent de matériaux de réserve ; on leur donne le nom de *tubercules*, que l'on applique également aux racines qui se forment de la même façon. Dans la Ficaire, certains rameaux encore très jeunes, à l'état de bourgeons, se gonflent fortement, se gorgent d'amidon, puis, se détachant de la tige qui les a produits, donnent naissance, sur le sol humide, à des racines adventives et se développent en autant de plantes nouvelles ; on a donné à ces rameaux reproducteurs le nom de *bulbilles*. Nous verrons, en étudiant les organes reproducteurs des végétaux supérieurs, que les rameaux qui portent les organes de la reproduction sont susceptibles de prendre des formes très diverses.

Nous ne voulons pas insister ici sur les formes innombrables que sont susceptibles de prendre les rameaux, nos lecteurs sont suffisamment édifiés à cet égard pour que nous puissions nous dispenser d'entrer dans des détails fastidieux et qui n'ont de valeur que pour les botanistes de profession.

Nous nous bornerons aussi à dire quelques mots des différents modes de ramification des tiges et de leurs branches.

Dans un petit nombre de plantes seulement, le sommet de la tige se ramifie avant de produire les feuilles. Ce fait se présente notamment dans les Fougères, dont le sommet de la tige se bifurque à une certaine distance en avant des feuilles les plus jeunes.

Dans la plupart des cas, les rameaux naissent dans l'aisselle des jeunes feuilles, peu de temps après ces dernières et, comme elles, aux dépens du périlème encore très jeune du sommet végétatif de la tige. Dans le plus grand nombre des cas aussi, les rameaux sont siliés, à l'état adulte, dans l'aisselle des feuilles ; mais il arrive fréquemment que des rameaux nés en ce point ne s'y retrouvent plus à un âge avancé, soit parce qu'ils ont été entraînés par les feuilles, comme cela se présente pour les rameaux à fleurs des Tilleuls, soit parce qu'ils ont été entraînés par la tige sur laquelle ils sont nés, soit pour tous autres motifs qui, dans bien des plantes, sont encore à découvrir. Il ne naît d'ordinaire qu'un seul rameau dans l'aisselle de chaque feuille, et il est même rare que chaque feuille ait le sien ; de sorte que le nombre des rameaux est d'ordinaire beaucoup moins considérable que celui des feuilles. Dans certaines plantes cependant, plusieurs rameaux naissent normalement dans l'aisselle de chaque feuille, soit les uns au-dessus des autres, comme dans les Aristoloches, soit côte

à côté, comme dans l'*Amorphophallus Rivieri*, où chaque écaille présente parfois, dans son aisselle, de cinquante à soixante bourgeons d'autant plus petits qu'ils sont plus rapprochés des bords de l'écaille. Dans tous ces cas, il est rare que plus d'un de ces bourgeons parvienne à l'état adulte.

Indépendamment des rameaux normaux dont nous venons de parler, il se développe fréquemment, soit sur la tige soit sur les racines ou les feuilles, des rameaux dits *adventifs*, qui, une fois formés, se comportent comme les autres. D'après Hartig, un grand nombre de rameaux adventifs portés par la tige et les rameaux seraient des rameaux normaux, nés dans l'aisselle des jeunes feuilles, près du sommet végétatif; ne s'étant pas développés tout de suite après leur naissance, ils sont restés au repos, dans un état rudimentaire, au-dessous de l'écorce graduellement épaissie; sous l'influence de causes favorables telles que la suppression des parties de l'axe situées au-dessus d'eux, ils prennent tardivement un accroissement considérable et rompent l'écorce pour s'allonger extérieurement. Cette manière de voir nous paraît pour le moins fort risquée, et nous ne croyons pas qu'il soit nécessaire d'aller chercher si loin une explication de la formation des rameaux adventifs. Si, en effet, on considère que tout rameau, normal ou adventif, n'est que le produit d'une multiplication particulière de cellules, on comprendra qu'il puisse se former des rameaux partout où se trouveront des cellules assez jeunes pour se segmenter et se multiplier. L'opinion de Hartig ne pourrait d'ailleurs être appliquée qu'aux rameaux adventifs nés sur la tige ou ses branches; or, nous avons dit déjà plus haut que des rameaux de cet ordre peuvent naître sur les parties des végétaux qui normalement ne se ramifient pas ou du moins ne portent pas de rameaux à feuilles, par exemple sur les racines, sur les feuilles, etc. Les rameaux adventifs paraissent, dans tous les cas, naître au contact des faisceaux fibro-vasculaires des organes qui les produisent, et probablement à l'aide du cambium des faisceaux; mais ces faits demandent des recherches plus précises que celles qui ont été faites jusqu'à ce jour.

Les rameaux adventifs peuvent, comme les rameaux normaux, donner naissance soit à des feuilles ordinaires, soit à des feuilles modifiées en folioles florales. Dans le premier cas, on les nomme *rameaux foliaires*; dans le second, *rameaux floraux*. Ils peuvent aussi porter à la fois des feuilles normales et des folioles florales.

et méritent alors la dénomination de *mixtes* qui leur est donnée par certains botanistes.

Les tiges et leurs rameaux ne se ramifient que suivant deux modes, qui ont reçu : l'un, le nom de *monopodie* ; l'autre, celui de *dichotomie*. Dans la *dichotomie*, le sommet de l'axe générateur

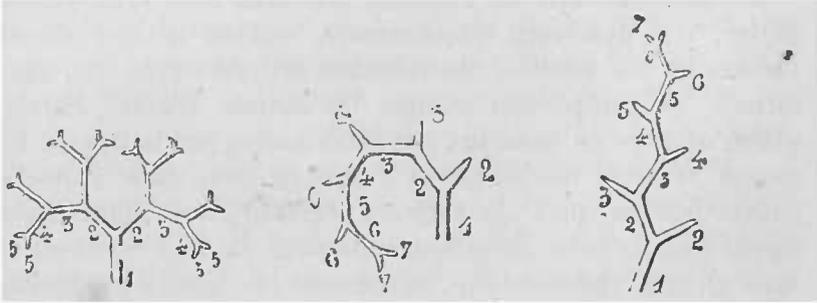


Fig. 40. Schéma d'une ramification dichotomique bifurquée.

Fig. 41. Schéma d'une ramification en dichotomie sympodique scorpioïde.

Fig. 42. Schéma d'une ramification dichotomique sympodique hélicoïde.

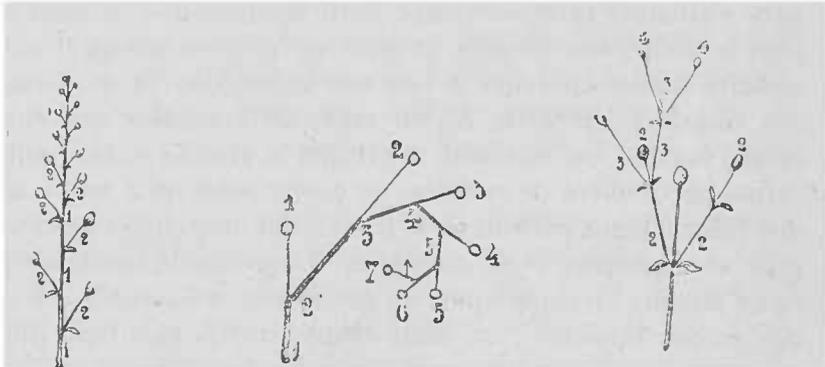


Fig. 43. Schéma d'une ramification en monopodie grappique.

Fig. 44. Schéma d'une ramification en monopodie cymique unipaire scorpioïde.

Fig. 45. Schéma d'une ramification en monopodie cymique bipaire ou dichase.

s'arrête dans son développement ; sur les côtés de la ligne médiane, il se forme deux sommets végétatifs nouveaux qui donneront naissance à deux axes secondaires de même valeur. Si ces deux axes se développent également et se ramifient de la même façon que celui qui leur a donné naissance, la dichotomie est dite *bifurquée*. Si, au contraire, l'un d'entre eux reste très court et ne se ramifie pas, tandis que l'autre s'allonge et se divise en deux branches dont l'une se ramifie tandis que l'autre reste rudimentaire, on dit que la dichotomie est *sympodique*. Si c'est toujours

la branche du même côté qui monte, l'ensemble de la ramification se roule en crosse et la dichotomie sympodique est dite *scorpioïde* : si, au contraire, c'est tantôt la branche d'un côté, tantôt la branche de l'autre côté qui avorte, la dichotomie sympodique est dite *hélicoïde*.

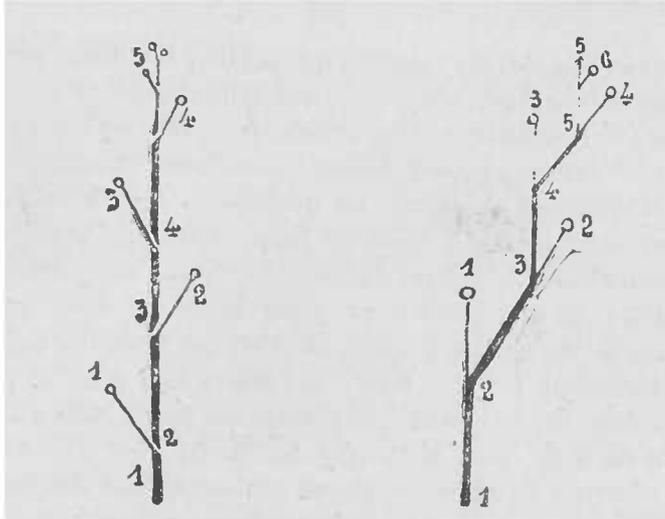


Fig. 46. Schéma d'une ramification en monopodie cymique unipare hélicoïde, dans laquelle chaque axe prolonge le précédent.

Fig. 47. Schéma d'une ramification en monopodie cymique unipare hélicoïde, dans laquelle l'axe ne continue pas le précédent.

Dans la *monopodie*, deux cas peuvent se présenter : ou bien le sommet végétatif de l'axe primaire continue sans cesse à s'allonger vigoureusement en donnant latéralement et successivement des rameaux de plus en plus élevés, et la monopodie est dite *grappique* ; ou bien le sommet végétatif de l'axe primaire, après avoir donné un, deux ou plusieurs axes secondaires partis du même point de sa hauteur, avortera lui-même ou se terminera par une fleur, et alors la monopodie est dite *cymique*. Si l'axe primaire, avant de se terminer, n'a produit qu'un seul axe secondaire latéral, la cyme est dite *unipare*. Deux cas peuvent alors se présenter : ou bien l'axe tertiaire que produit, avant sa terminaison, l'axe secondaire, puis l'axe quaternaire que produira l'axe tertiaire, etc., seront situés du même côté, et la cyme unipare sera dite *scorpioïde*, parce que l'ensemble offrira la forme d'une crosse ; ou bien ces axes de diverses générations seront dirigés tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, et la cyme unipare sera dite *hélicoïde*, parce que l'ensemble des rameaux sera dispose en

hélixe. Si, dans la ramification cymique, l'axe primaire produit, avant de se terminer, deux axes secondaires situés au même point ou à peu près, la ramification, désignée sous le nom de *dichase*, constitue une cyme dite *bipaire*; elle est *tripaire*, quand il y a trois axes secondaires; *multiparte*, quand il y en a un plus grand nombre.

Les rameaux simples ou ramifiés qui portent les fleurs peuvent affecter dans les végétaux supérieurs des dispositions qu'il est important pour le botaniste de bien connaître, parce qu'elles jouent un grand rôle dans les classifications; nous nous bornerons ici à les passer rapidement en revue. La disposition des rameaux floraux, et par suite la façon dont les fleurs sont disposées sur la tige, est connue sous le nom d'*inflorescence*. Dans certaines plantes, il n'existe qu'une seule fleur et par suite un seul rameau floral à l'aisselle de chaque feuille, ou bien les rameaux foliaires se terminent chacun par une fleur. Les fleurs sont dites alors *solitaires*. Ou bien les rameaux qui portent les fleurs sont disposés sur certains axes de telle sorte que les fleurs sont *réunies par groupes* et séparées les unes des autres seulement par des feuilles plus petites que les autres feuilles de la plante, désignées sous le nom de *bractées*, le groupe étant lui-même disposé soit dans l'aisselle d'une feuille axillaire, soit au sommet d'un rameau foliaire.

Que les fleurs soient solitaires ou disposées par groupes, leur disposition sur la plante peut coïncider avec une ramification définie ou avec une ramification indéfinie.

Supposons d'abord que les fleurs soient solitaires, c'est-à-dire qu'elles soient toutes séparées les unes des autres par des feuilles véritables.

L'inflorescence, c'est-à-dire l'ensemble des fleurs, peut être :

A. *Indéfinie*. Lorsque l'axe primaire de la plante ne se termine pas par une fleur. Et les fleurs peuvent être : α . *Terminales*, quand elles sont placées à l'extrémité de rameaux secondaires, tertiaires, etc.; β . *Axillaires*, quand chaque fleur est située dans l'aisselle d'une feuille ;

B. *Définie*. Chaque axe, y compris l'axe principal, se termine par une fleur. Les fleurs solitaires à inflorescence définie affectent toujours la disposition suivante : les feuilles sont alternes, c'est-à-dire situées chacune à une hauteur différente de l'axe; l'axe principal se termine par une fleur; de l'aisselle de la dernière feuille part un rameau qui rejette de côté le sommet de

l'axe primaire, se termine par une fleur, porte une feuille et dans son aisselle un rameau qui se comporte de la même façon, etc. Il n'y a ainsi qu'une fleur de chaque génération, et cette fleur se trouve du côté opposé à la dernière feuille ; de là le nom d'*oppositifoliée* qui lui a été donné. En réalité, l'ensemble de la plante forme une cyme unipare.

Supposons maintenant que les fleurs soient disposées en groupes, c'est-à-dire séparées les unes des autres seulement par des bractées. Le groupe peut être terminal ou axillaire, et l'inflorescence, c'est-à-dire l'ensemble des rameaux floraux, peut être :

A. *Indéfinie*. Chaque axe s'allonge indéfiniment en produisant un nombre indéfini d'axes latéraux de même génération.

Les inflorescences indéfinies peuvent être :

α. *À deux degrés de ramification* seulement, c'est-à-dire que l'axe primaire produit des axes secondaires qui se terminent chacun par une seule fleur, sans se ramifier. La longueur relative de l'axe primaire et des axes secondaires sert de base à la constitution de cinq types :

1° *Grappe*. L'axe primaire est allongé et porte un nombre indéterminés d'axes secondaires à peu près tous de même longueur, terminé chacun par une fleur ;

2° *Epi*. Diffère de la grappe en ce que les axes secondaires sont rudimentaires, de sorte que les fleurs paraissent sessiles sur l'axe primaire. Quand l'épi ne porte que des fleurs mâles ou des fleurs femelles, on lui donne le nom de *chaton* ; quand il porte à la base des fleurs femelles et au sommet des fleurs mâles, on lui donne le nom de *spadice* ;

3° *Corymbe*. L'axe principal porte des axes secondaires insérés à des hauteurs différentes, inégalement développés, de façon à se terminer tous à peu près à la même hauteur ;

4° *Ombelle*. L'axe principal donne naissance, au niveau de son sommet seulement, à un nombre variable d'axes secondaires, ayant à peu près la même longueur et se terminant au niveau d'un même plan horizontal ;

5° *Capitule*. L'axe primaire est élargi à son extrémité en forme de plateau plus ou moins renflé ; il porte des axes secondaires extrêmement courts, de sorte que les fleurs qui les terminent paraissent sessiles sur la partie dilatée de l'axe primaire.

β. *À plus de deux degrés de végétation*. Deux cas peuvent se présenter :

1° Les axes secondaires se ramifient de la même façon que l'axe primaire. On a : grappe composée, épi composé, corymbe composé, ombelle composée, etc. ;

2° Les axes secondaires ne se ramifient pas de la même façon que

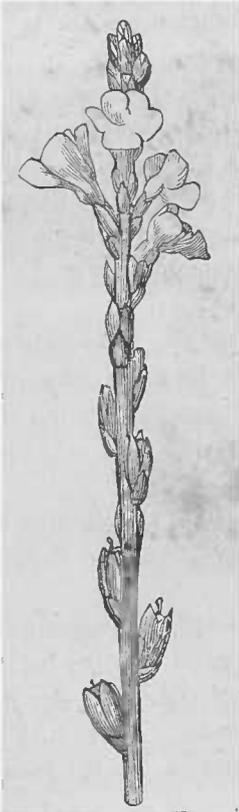


Fig. 48. Epi de Verveine.

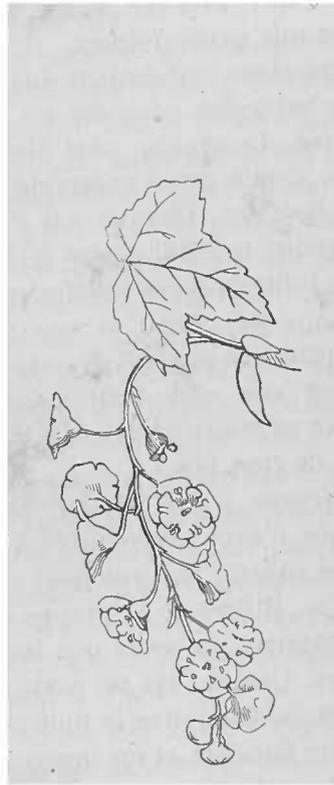


Fig. 49. Grappe de Groseillier.

l'axe primaire. Si, par exemple, l'axe primaire s'est ramifié en grappe, les axes secondaires peuvent se ramifier en épis, ou en corymbe, ou en capitule, etc. Il peut se produire ainsi un nombre considérable de combinaisons qui n'ont pas reçu de noms particuliers ; mais toujours les axes secondaires offrent, comme l'axe primaire, une ramification indéfinie.

B. *Définie* ou *en cyme*. Chaque axe est terminé par une fleur. La cyme peut être *bipare*, lorsque la ramification est en fausse dichotomie ou *dichase* ; *unipare*, quand la ramification est *monopodique*. Elle peut être alors *unipare scorpioïde*, quand les axes sont tous rejetés du même côté ; *unipare hélicoïde*, quand les axes sont rejetés tantôt d'un côté, tantôt de l'autre.

C. *Mixtes*. L'inflorescence est dite *mixte* quand elle est définie dans une des générations et indéfinie dans l'autre, ou *vice versa*. L'axe primaire, par exemple, peut porter un nombre indéfini c'est-à-dire une grappe, d'axes secondaires qui se ramifient en cymes.

D. *Anormales*. Des anomalies de développement peuvent rendre les rapports des inflorescences avec l'axe qui les porte difficiles à reconnaître. On peut ranger ces anomalies en cinq groupes : Adhérences de l'inflorescence avec la feuille ou la bractée axillante ; on dit alors que l'inflorescence est *épiphylle* ; — Adhérence de l'inflorescence avec l'axe sur lequel elle est née ; l'inflorescence est alors située plus ou moins loin au-dessus de la feuille axillante et l'on dit qu'elle est *suprafoliacée* ; — Adhérence, dans chaque inflorescence, des axes floraux avec leurs bractées axillantes ; — Adhérence, dans chaque inflorescence, des axes floraux avec les axes qui leur ont donné naissance ; — Adhérence de plusieurs inflorescences les unes avec les autres

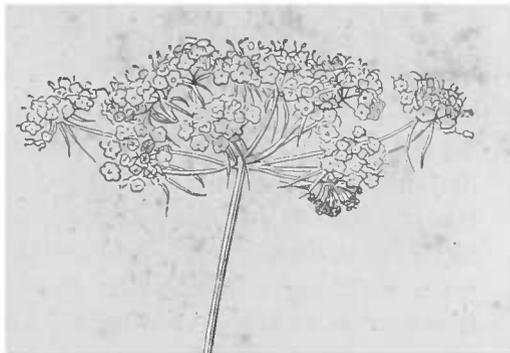


Fig. 50. Ombelle composée.

Les rameaux foliaires et floraux restent ordinairement, surtout les derniers, fixés, pendant toute la durée de leur existence, à l'axe qui leur a donné naissance, et, quoique jouissant d'une certaine vie propre, ils reçoivent de ce dernier les matériaux nécessaires à leur nutrition, matériaux que la tige seule peut puiser dans le sol, à l'aide des racines dont elle est munie inférieurement. Dans la plupart des cas, cependant, il est facile d'isoler les rameaux, surtout les rameaux foliacés, sans les faire périr. Il suffit pour cela de les plonger dans l'eau ou dans la terre humide ; ils ne tardent pas à produire des racines adventives et deviennent des tiges par rapport aux rameaux qu'ils produisent à leur tour. C'est sur ce fait que sont fondés un certain nombre de moyens employés par les horticulteurs pour multiplier les végétaux, moyens que nous avons déjà indiqués en parlant des racines adventives.

Les rameaux peuvent ainsi être considérés, avec quelque raison, à la fois, comme des parties de l'individu primitif et comme des

individus nouveaux. Le végétal entier, avec ses rameaux et ses bourgeons qui ne sont que des rameaux jeunes, pourrait ainsi être comparé à une colonie dans laquelle tous les individus, nés par bourgeonnement successif les uns sur les autres, communiquent ensemble, chacun travaillant de son côté au bien-être général, de même qu'il profite du travail de tous les autres, et aussi étant susceptible, s'il est isolé de la colonie, de produire autour de lui, par bourgeonnement, une colonie nouvelle. Mais, si le rameau adulte, avec ses feuilles vertes, est capable de travailler à la nutrition des autres parties de la plante, il n'en est pas de même du bourgeon, c'est-à-dire du rameau encore jeune et dépourvu de feuilles vertes. Etant dépourvu de chlorophylle, il ne peut pas, comme nous le verrons plus tard, contribuer à la fabrication des aliments nécessaires au reste de la plante et à lui-même, il faut qu'il emprunte les matériaux de sa nutrition à l'axe qui le porte. Il est par suite aisé de comprendre que, si les bourgeons d'un végétal sont trop nombreux, la nourriture puisée dans le sol par les racines pourra ne pas suffire au développement complet de tous les bourgeons ; en enlevant un certain nombre de ces derniers on facilitera par conséquent l'accroissement des autres. C'est le but que se proposent d'atteindre les horticulteurs à l'aide de diverses opérations dans lesquelles ou bien ils coupent, pendant l'hiver, une certaine longueur des branches chargées de bourgeons latéraux (taille), ou bien ils enlèvent, à l'automne, un certain nombre de ces bourgeons encore en repos (éborgnage), ou bien enfin ils suppriment, au printemps, certains bourgeons déjà en partie épanouis (ébourgeonnement).

Par sa structure anatomique, la tige des végétaux supérieurs se rapproche beaucoup de la racine, quoique certains caractères permettent presque toujours de distinguer ces deux ordres de membres. La structure de la tige varie beaucoup suivant les plantes. Pour en avoir une idée nette, il nous paraît préférable d'en commencer l'étude par les Dicotylédones. Nous pourrions prendre pour exemple la tige jeune d'un Haricot. Sur une coupe transversale pratiquée un peu au-dessous de l'insertion des cotylédons d'une graine en voie de germination, on trouve, de dehors en dedans : 1° l'épiderme ; 2° au-dessous de cet épiderme, une zone assez épaisse de cellules irrégulières, laissant entre elles des méats intercellulaires ; cette zone représente le parenchyme cortical ou *écorce primaire* ; 3° le parenchyme cortical est limité en

dedans par une couche circulaire simple, ininterrompue, de cellules spéciales, un peu allongées tangentiellement, très étroites, minces, remplies d'amidon; cette couche a été désignée sous le nom de *gaine des faisceaux*; 4° en dedans d'elle, la tige offre, à l'état tout à fait jeune, un cercle ininterrompu de tissu généra-

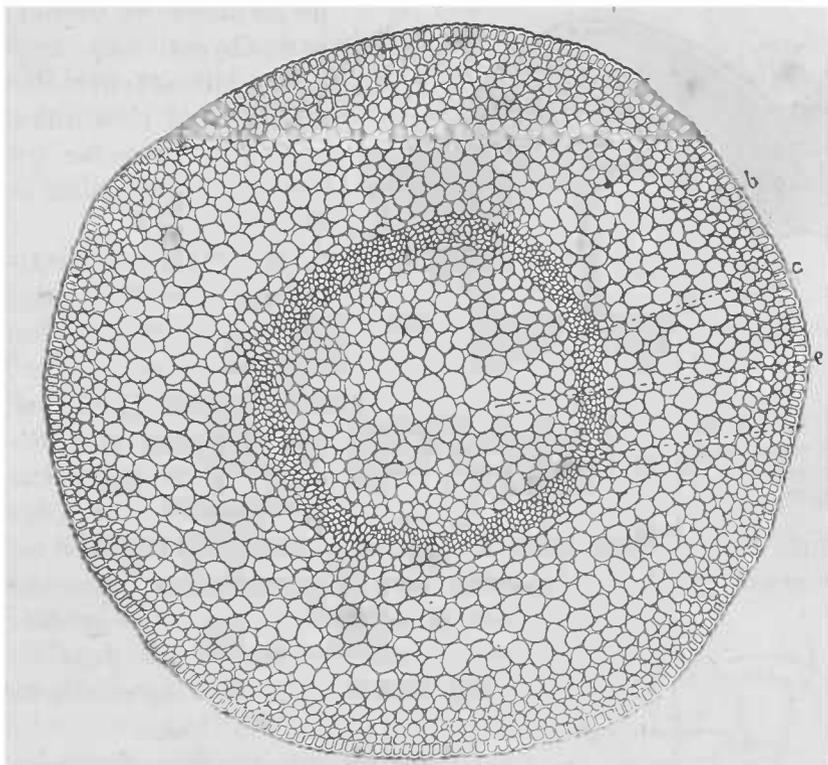


Fig. 31. Coupe transversale de la tigelle hypocotylée du Haricot avant la germination. *a*, épiderme; *b*, parenchyme cortical; *c*, faisceau; *d*, rayon médullaire; *e*, moelle.

teur à éléments étroits et dépourvus de méats. C'est dans cette zone que se forment les faisceaux procambiaux, auxquels succèdent, par différenciation des éléments, les faisceaux fibro-vasculaires.

Ces derniers sont d'abord peu nombreux; dans la tige du Haricot on n'en compte que quatre; puis d'autres se forment dans leurs intervalles, de façon à reconstituer, dans les tiges ligneuses et vivaces, un cercle complet de faisceaux fibro-ligneux, séparés les uns des autres par des bandes radiales, étroites, de cellules tabulaires, bandes qui ont reçu le nom de *rayons médullaires*. Cha-

que faisceau offre la composition dont nous avons parlé plus haut et sur laquelle nous ne reviendrons pas ici. La zone du cambium, qui dans les faisceaux sépare le bois du liber, se prolonge, d'habitude, entre les faisceaux et donne en ces points naissance à des rayons médullaires ; 5° enfin, le centre de la tige est occupé par

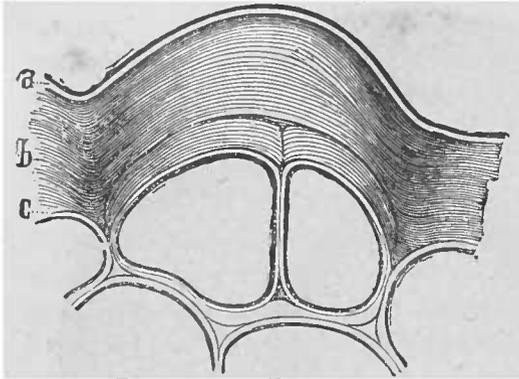


Fig. 52. Epiderme du Gui. Coupe transversale (d'après Dippel). *a*, couche externe; *b*, zone moyenne, très épaisse; *c*, couche interne mince.

un cylindre de cellules parenchymateuses, assez larges, laissant entre elles des méats et constituant par leur ensemble un tissu qui a reçu le nom de moelle.

Dans toutes les Dicotylédones normales, la tige offre les régions dont nous venons de parler; mais les différents tissus, qui, au début, sont nettement caractérisés, peuvent, à mesure que la tige

avance en âge, subir des modifications de toutes sortes dont il est nécessaire d'avoir une idée. Pour cela nous allons passer successivement en revue celles qui se produisent le plus habituellement dans les

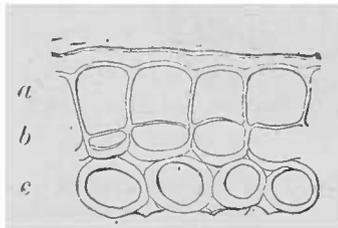


Fig. 53. Epiderme de *Nerium oleander* dont les cellules se segmentent pour produire du liège. *a*, cellules épidermiques; *b*, cellules subérogènes; *c*, première couche du parenchyme cortical (d'après Dippel).

différentes régions dont nous venons de parler.

L'épiderme est toujours formé au début d'une seule couche de cellules, un peu allongées radialement, aplaties latéralement, ne se segmentant qu'à l'aide de cloisons radiales. Ce sont ces cellules qui, en s'allongeant par leur face externe et souvent se segmentant plus ou moins, donnent naissance aux poils de formes très diverses que l'on

trouve à la surface d'un grand nombre de tiges.

Les *aiguillons* que l'on trouve sur la tige de certaines plantes, par exemple sur celle de la Ronce, sont également des productions de l'épiderme. Ils résultent de la segmentation répétée, d'abord radialement, puis tangentiellement, d'une seule cellule épi-

dermique. Tous les aiguillons ne sont pas dans ce cas ; ceux du

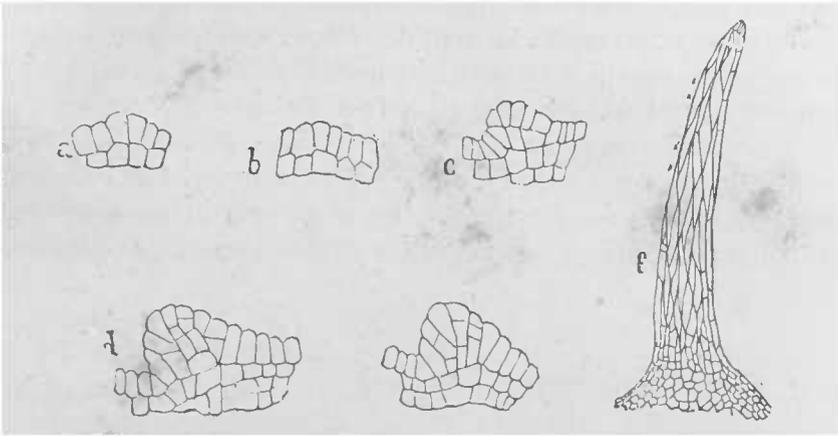


Fig. 34. *a, b, c, d, e*, développement d'un aiguillon du *Rubus feticosus* ; *f*, aiguillon du *Rubus cæsius* en coupe longitudinale (d'après Dippel).

Rosier, par exemple, ont une origine corticale et non épidermique.

Dans certaines plantes, lorsque les segmentations radiales se sont arrêtées, les cellules épidermiques se divisent à l'aide de cloisons tangentielles pour former deux couches concentriques dont la plus interne peut se dédoubler encore. L'épiderme se trouve ainsi, à l'état adulte, formé de trois ou quatre couches concentriques de cellules toutes semblables.

Dans d'autres plantes, après que les cellules de l'épiderme primitif se sont dédoublées, celles de la couche externe conservent seules les caractères de l'épiderme, tandis que celles de la couche sous-jacente se segmentent de nouveau pour produire deux ou trois zones de cellules minces à larges cavités, contenant un liquide clair, d'où le nom de *tissu aqueux* donné à ces zones de cellules (*Pipéracées*), qui sont aussi connues sous le nom de *tissu de renforcement*. Dans d'autres plantes encore, les cellules de l'épiderme primitif se comportent différemment. Elles commencent par se dédoubler, la couche externe conserve seule

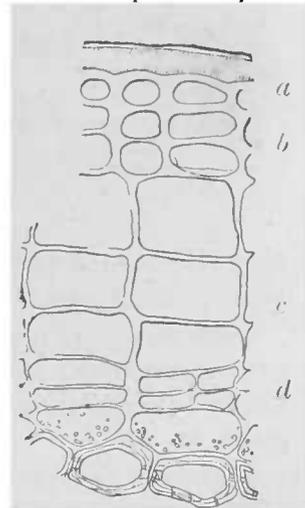


Fig. 35. Formation du liège dans les couches corticales situées au-dessous du collenchyme. *a*, épiderme ; *b*, collenchyme ; *c*, liège ; *d*, couche subérogène (d'après Dippel).

le caractère épidermique; la couche interne continue à se segmenter pour produire des cellules qui se dessèchent rapidement, bruissent et prennent le nom de *cellules subéreuses*. La plus interne de ces couches de cellules conserve seule sa vitalité et, par des segmentations successives, produit sans cesse, en dehors d'elle, de nouvelles couches de cellules subéreuses; d'où le nom de *couche subérogène* que nous proposons de lui donner. Les couches de cellules subéreuses ainsi produites se détachent successivement de dehors en dedans, les plus âgées tombant après que l'épiderme

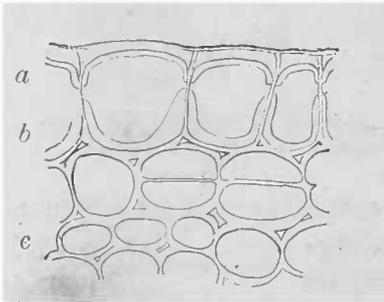


Fig. 56. Formation de liège sous-épidermique dans le *Sambucus nigra*. *a*, épiderme; *b*, cellules mères du liège; *c*, collenchyme (d'après Dippel).

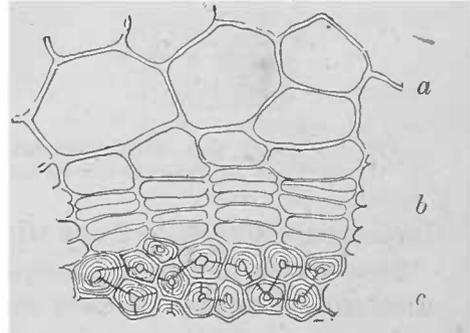


Fig. 57. Formation du liège dans la portion profonde du parenchyme cortical du *Rubus fruticosus*. *a*, parenchyme cortical; *b*, liège; *c*, liber (d'après Dippel).

lui-même s'est détaché, tandis que de nouvelles couches se forment profondément.

Dans un grand nombre de plantes, l'épiderme de la tige donne encore naissance à des stomates que nous étudierons en parlant des feuilles, parce que c'est surtout à la surface de ces dernières qu'on les trouve.

Les cellules qui constituent le parenchyme cortical primaire sont plus ou moins arrondies ou polygonales, irrégulières, à membranes minces, claires; elles laissent entre elles des méats irréguliers, plus ou moins vastes, mais constants, ce qui permet toujours de distinguer l'écorce primaire des tissus qui peuvent s'intercaler. Elles sont d'habitude riches en chlorophylle et jouissent par conséquent de l'importante propriété que nous étudierons plus tard sous le nom de *fonction chlorophyllienne*.

A mesure que la plante avance en âge, les cellules du parenchyme cortical primaire sont susceptibles de subir, comme celles

de l'épiderme, des modifications dont il est nécessaire de dire quelques mots. Dans un grand nombre de plantes, les cellules des couches sous-épidermiques s'allongent, épaississent leurs membranes au niveau des angles et forment une zone plus ou moins épaisse, désignée sous le nom de *collenchyme*. Dans d'autres plantes, les mêmes cellules, après s'être allongées, épaississent et durcissent leurs membranes d'une façon uniforme; on dit qu'elles deviennent scléreuses, et elles forment au-dessous de l'épiderme une zone très résistante que l'on trouve surtout dans les Monocotylédones et principalement dans les Graminées. Dans les Dicotylédones, il est plus fréquent de voir certaines cellules du parenchyme cortical épaissir et durcir leurs membranes sans s'allonger et former soit des cercles continus, soit de simples îlots scléreux qui donnent à certaines écorces un aspect très caractéristique. Ces cercles ou ces îlots scléreux peuvent se former soit immédiatement au-dessous de l'épiderme, soit plus ou moins profondément dans le parenchyme cortical et souvent tout à fait au voisinage des faisceaux. Les aiguillons des Rosiers sont encore, contrairement à ceux des Ronces, dont nous avons déjà signalé l'origine, produits par le parenchyme cortical. Certaines cellules de ce parenchyme, sous-jacentes à l'épiderme, se segmentent rapidement pour former un cône aigu à la surface duquel les cellules épidermiques se divisent aussi de façon à lui former un revêtement continu. Enfin, les cellules du parenchyme cortical peuvent donner naissance à du suber comme les cellules de l'épiderme, et beaucoup plus fré-

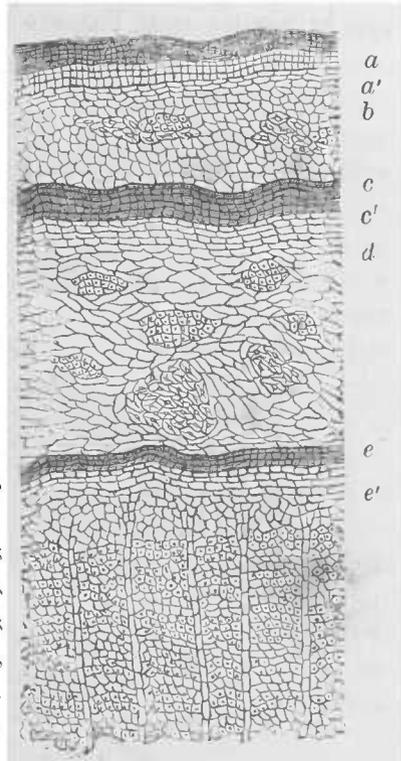


Fig. 58. Ecorce de Chêne âgée, offrant plusieurs formations subéro-corticogènes. *a*, couche de liège desséchée; *a'*, couche subéro-corticogène produisant du liège en dehors du parenchyme cortical *b*, en dedans; *c*, couche de liège; *c'*, couche subéro-corticogène produisant le liège *c*, en dehors; et le parenchyme cortical *d*, en dedans; *e*, couche de liège produite par la couche subéro-corticogène *e'*, qui produit en même temps de nouveau parenchyme cortical en dedans.

quemment encore que ces dernières. Dans le cas le plus simple, un petit groupe seulement de cellules corticales ou sous-jacentes à l'épiderme se segmente et produit un noyau de tissu subéreux qui se montre sous l'aspect d'une tache grise à la surface de la

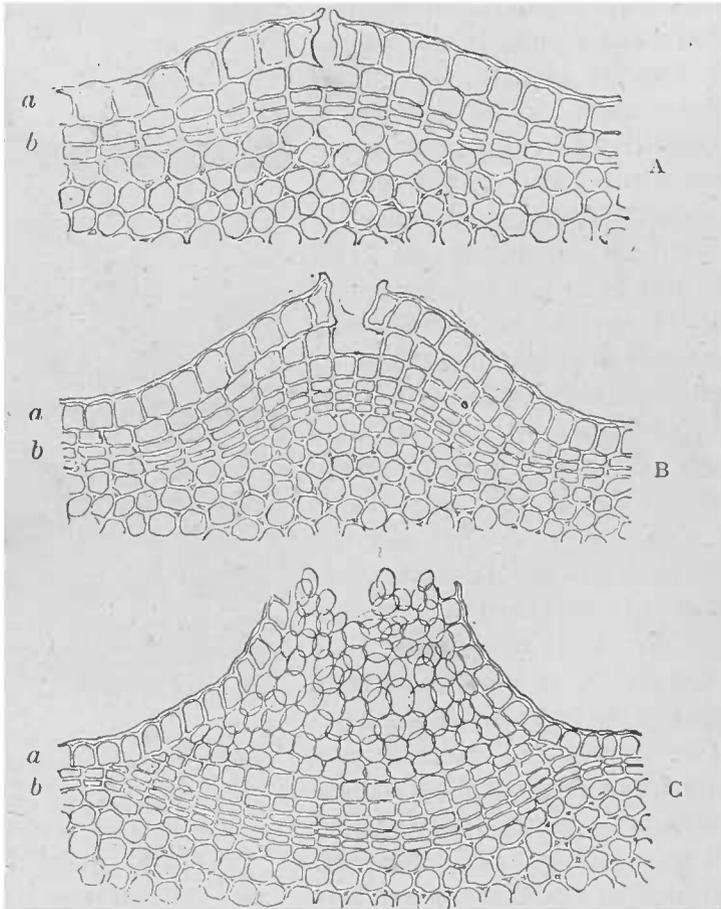


Fig. 59. Divers états de développement d'une lenticelle de *Betulus alba*. a, épiderme offrant dans la partie médiane de la figure un stomate; b, couche sous-épidermique de l'écorce, déjà segmentée en deux couches superposées de suber; en A, les cellules de liège forment trois couches au-dessous du stomate; en B, elles forment cinq couches; en C, elles sont très nombreuses. Les cellules des couches les plus profondes sont quadrangulaires, celles des couches superficielles se séparent les unes des autres en s'arrondissant; l'épiderme est déchiré et la lenticelle fait une saillie très prononcée.

tige et qui a reçu le nom de *lenticelle*. Dans d'autres cas, les couches de liège produites par l'écorce occupent toute la périphérie de la tige. Deux modes de formation peuvent alors se présenter. Dans un premier, les cellules corticales primaires situées immé-

diatement au-dessous de l'épiderme se divisent tangentiellement pour produire des couches concentriques de cellules subéreuses qui se détachent les unes après les autres à mesure qu'elles vieillissent, tandis que la couche la plus interne continue à se diviser. Cette dernière prend le nom de *couche subérogène*. Les cellules subéreuses qui forment le tissu désigné sous le nom de *suber* ou *liège*, sont toujours régulières, quadrangulaires, très pressées les unes contre les autres, sans méats intercellulaires; mais elles peuvent ou bien conserver des parois minces et de larges cavités, ou bien épaissir et sclérifier leurs parois tandis que leur cavité se rétrécit de plus en plus. Il est assez fréquent de voir des couches de cellules subéreuses à large cavité alterner avec des couches subéreuses sclérifiées. C'est au niveau des premières que se fait d'habitude l'exfoliation du liège. Dans le Bouleau blanc, le liège est formé de couches concentriques de cellules à parois minces et à cavités relativement larges, alternant d'une façon très régulière avec des couches de cellules plus aplaties, à parois plus épaisses et jaunâtres; les premières de ces couches, en se détruisant, déterminent la division du liège en feuilletts qui se détachent les uns après les autres.

Dans le second mode de formation du liège auquel nous avons fait allusion plus haut, la couche subérogène existe non plus au-dessous de l'épiderme, mais, au contraire, au voisinage des faisceaux, et, se comportant à la façon du cambium des faisceaux, elle produit: en dehors d'elle des couches successives et concentriques de liège; en dedans d'elle, un nouveau parenchyme cortical qui a reçu l'épithète de *secondaire*, d'où le nom de *couche cortico subérogène* que nous proposons de lui donner. Par suite de la séparation qu'établissent les couches subéreuses ainsi produites entre le parenchyme cortical primaire et le parenchyme cortical secondaire, le premier ne tarde pas à mourir et à se détacher. La tige est alors dépourvue d'épiderme et n'est protégée que par des couches plus ou moins nombreuses de liège. Au printemps suivant, la

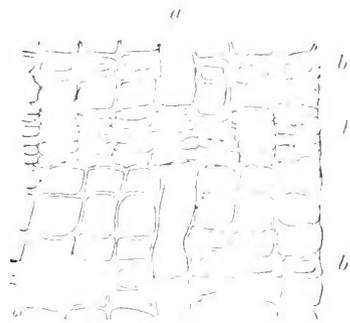


Fig. 60. Formation de liège dans l'épaisseur du parenchyme libérien du *Juniperus communis* (d'après Dippel). *a*, rayon médullaire; *b, b*, fibres libériennes; *c*, parenchyme libérien; *d*, couches de liège.

plus interne du parenchyme cortical secondaire devient à son tour subéro-corticogène, et les mêmes phénomènes se reproduisent. Dans certaines plantes, les mêmes faits se produisant avec une grande rapidité pendant le cours d'une même année, on peut trouver un nombre variable de couches de parenchyme cortical alternant avec autant de couches de liège. Il peut même se former du liège dans l'épaisseur du liber et du bois, et jusque dans la moëlle. Le parenchyme cortical secondaire se distingue toujours du primaire par l'absence des méats intercellulaires dont nous avons signalé l'existence dans ce dernier.

Nous ne reviendrons pas ici sur les faisceaux libéro-ligneux, dont nous avons suffisamment parlé plus haut. Les rayons médul-

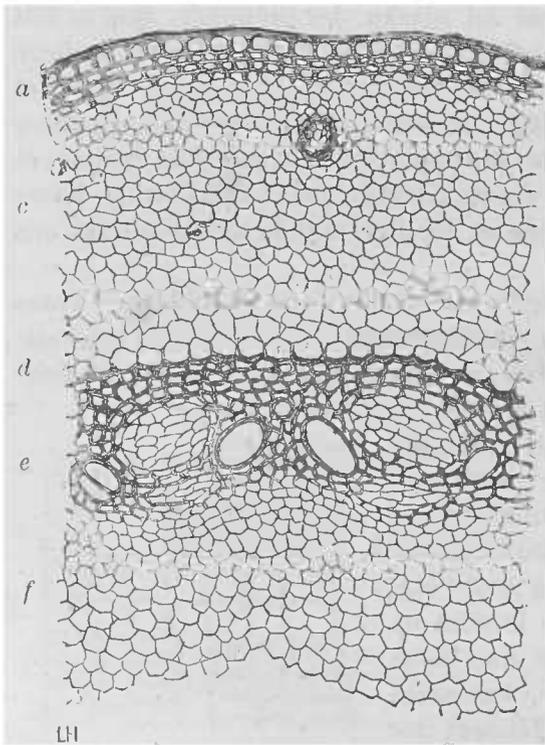


Fig. 61. Rhizome de Chiendent. Coupe transversale: *a*, hypoderme à deux rangs de cellules scléreuseuses allongées; *c*, parenchyme cortical; *d*, gaine des faisceaux; *e*, faisceaux; *f*, moëlle.

laires n'offrent pas d'autre caractère important que celui d'être toujours formés de cellules tabulaires, ordinairement un peu allongées dans le sens radial. Quant à la moëlle, elle est toujours formée de cellules parenchymateuses plus ou moins polygonales, laissant entre elles des méats. Dans un certain nombre de plantes, la moëlle se détruit de bonne heure. Dans d'autres, certaines de ses cellules peuvent devenir scléreuseuses ou se transformer en liège, mais ces cas sont relativement rares. Parfois aussi il peut se former, soit dans le parenchyme

cortical, soit dans la moëlle, des faisceaux accessoires ayant plus ou moins la structure des faisceaux normaux et donnant aux tiges un aspect très remarquable.

La structure d'une tige jeune de Monocotylédone ne diffère

guère de celle d'une tige du même âge de Dicotylédone que par l'organisation déjà signalée plus haut des faisceaux libéro-ligneux. Sous une coupe transversale on y trouve, de dehors en dedans : 1° un épiderme, formé, comme dans la tige des Dicotylédones, de cellules un peu allongées radialement, à parois externes épaissies et cuticularisées. En dedans de l'épiderme se trouve presque toujours une zone plus ou moins épaisse de tissu hypodermique constitué par des éléments scléreux, allongés dans le sens de l'axe de la tige, munis de parois épaissies qui sont colorées en bleu par la solution d'aniline. Ces éléments

sont disposés en files longitudinales et séparés les uns des autres par des cloisons transversales plus ou moins obliques. Leurs parois sont munies de ponctuations simples très nombreuses. Le contour extérieur de ces éléments se montre toujours, sur la coupe transversale, nettement polygonal. En dedans de cet hypoderme scléreux, on trouve : 2° un parenchyme cortical à cellules polygonales ou arrondies, munies de parois minces et claires, laissant entre elles des méats ; 3° une gaine de faisceaux qui représente la couche la plus interne du parenchyme cortical, et dont les cellules, pressées les unes contre les autres, sont d'ordinaire riches en amidon ; 4° une zone génératrice dans laquelle se développent les faisceaux ; 5° un parenchyme médullaire central, à cellules très larges et à vastes meats.

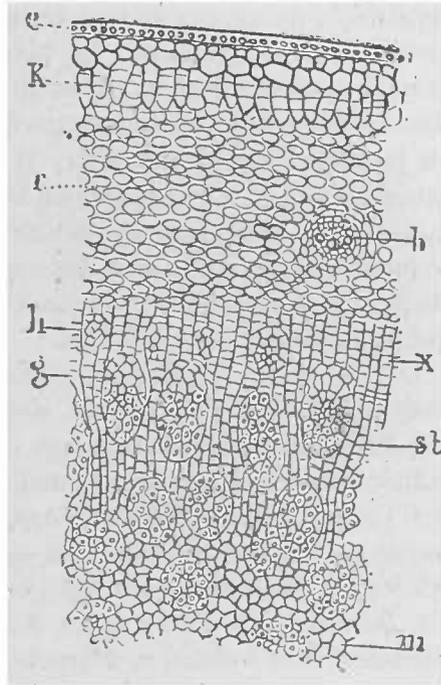


Fig. 62. Coupe transversale d'une tige de *Dracena* haute de 1 mètre, pratiquée à 20 centimètres du sommet. *e*, épiderme ; *k*, liège ; *c*, parenchyme cortical ; *h*, faisceau se rendant à une feuille ; *x*, méristème formateur des faisceaux nouveaux ; *g*, faisceau plus âgé ; *st*, parenchyme interposé aux faisceaux ; *m*, parenchyme central (d'après Dippel).

Les premiers faisceaux libéro-ligneux se développent dans la zone génératrice. Plus tard, il se forme de nouveaux faisceaux, en rapport, comme les premiers, avec les faisceaux des feuilles et ayant la même structure, mais situés plus profondément dans le

parenchyme médullaire, qui peut ainsi être envahi tout entier; de sorte qu'il n'existe plus, au bout de peu de temps, de moelle véritable, mais seulement du tissu parenchymateux épars entre la masse des faisceaux. Le trajet de ces faisceaux est assez remarquable. Si nous supposons qu'ils descendent des feuilles, nous les voyons, après avoir quitté la feuille, s'enfoncer obliquement et profondément dans la tige, puis se porter bientôt de dedans en dehors, se rapprochant de plus en plus de la surface et, en même temps, diminuant graduellement d'épaisseur jusqu'à n'être plus constitués, au niveau de leur terminaison, que par quelques éléments prosenchymateux. Le point où ils possèdent leur plus grande épaisseur est celui où ils sont le plus enfoncés dans la tige. Dans les tiges à courts entre-nœuds, la courbure des faisceaux est toujours facile à constater. Il n'en est pas de même dans les Graminées et d'autres plantes à longs entre-nœuds. Dans les Graminées, les courbures et les entre-croisements des faisceaux ne se produisent qu'au milieu des nœuds; dans les entre-nœuds, ils cheminent parallèlement au-dessous du parenchyme médullaire, qui ne tarde pas à se détruire.

Les faisceaux des Monocotylédones étant, comme nous le verrons plus bas, dépourvus de couche génératrice et se terminant tous en s'amincissant après un certain trajet, on comprend que la tige conserve à peu près la même épaisseur dans toute son étendue et que cette épaisseur n'augmente pas à mesure que la tige gagne en hauteur, comme cela se produit dans la tige des Dicotylédones. Dans quelques plantes cependant, par exemple dans les *Dracena*, les *Yucca* et les *Aloe*, la tige s'épaissit sans cesse, par suite de la formation annuelle de faisceaux en dehors de ceux qui sont communs à la tige et aux feuilles. Pour leur donner naissance, les cellules d'un certain nombre de couches du parenchyme cortical se segmentent, à un moment donné, tangentiellement, et produisent ainsi un cercle de tissu générateur, dans lequel se forment, de distance en distance, des faisceaux libéro-ligneux dont le contour paraît arrondi sur la coupe transversale. Les cellules de la couche génératrice qui n'ont pas été utilisées se transforment en cellules parenchymateuses permanentes. L'année suivante, une nouvelle zone génératrice se produit en dehors des derniers faisceaux formés et se comporte de la même façon. La tige s'accroît ainsi chaque année, en épaisseur, de dedans en dehors.

Nous avons dit plus haut que les faisceaux des Monocotylédones étaient incapables de s'accroître. Ils sont, en effet, dépourvus de cambium; tous les éléments du faisceau procambial qui leur a donné naissance se sont transformés de bonne heure soit en liber, soit en bois. De là le nom de faisceaux *fermés* qui a été donné aux faisceaux des Monocotylédones. La structure du liber et du bois et leur situation réciproque peuvent, d'ailleurs, varier beaucoup d'une plante à l'autre; mais, d'habitude, ils ne sont formés l'un et l'autre que d'un petit nombre d'éléments. Le plus habituellement, le liber est en dehors et le bois en dedans; mais, fréquemment aussi, on trouve le bois au milieu du liber, en dehors et en dedans de lui. Le faisceau libéro-ligneux du *Zea Maïs* est entouré de sclérenchyme à parois épaisses. Il offre deux larges vaisseaux ponctués et deux autres plus petits; au-dessus de ces derniers sont des éléments à parois épaisses, aréolées et réticulées; au-dessus de cette bande, qui, avec les vaisseaux dont nous venons de parler, représente le bois, se trouve une masse de tissu clair qui représente le liber et est formée d'éléments grillagés.

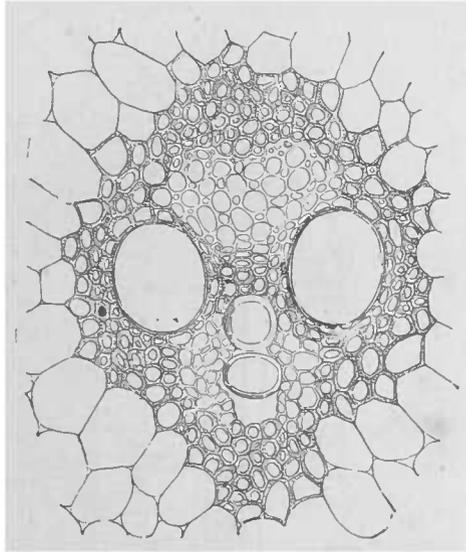


Fig. 63. Faisceau libéro-ligneux de *Zea Maïs* entouré de sclérenchyme (d'après Dippel).

Les faisceaux libéro-ligneux sont fréquemment entourés d'un nombre variable de couches d'éléments scléreux allongés, à parois très épaisses et très dures. Ces éléments, produits très probablement par le tissu fondamental et, par suite, histologiquement étrangers aux faisceaux, remplacent, au point de vue de la rigidité qu'ils donnent aux tiges, les fibres ligneuses véritables, qui ordinairement font plus ou moins défaut dans les Monocotylédones. Dans le plus grand nombre de ces plantes, en effet, le bois n'est représenté que par quelques vaisseaux à large diamètre et un petit nombre de cellules et de fibres ligneuses.

La tige des Cryptogames vasculaires offre à peu près la même

organisation fondamentale que celle des Dicotylédones; elle se rapproche surtout de celle des Monocotylédones par l'organisation des faisceaux, qui sont toujours *fermés*, c'est-à-dire dépourvus de zone cambiale persistante, et dans lesquels le liber entoure habituellement le bois d'une gaine continue. La situation des fais-

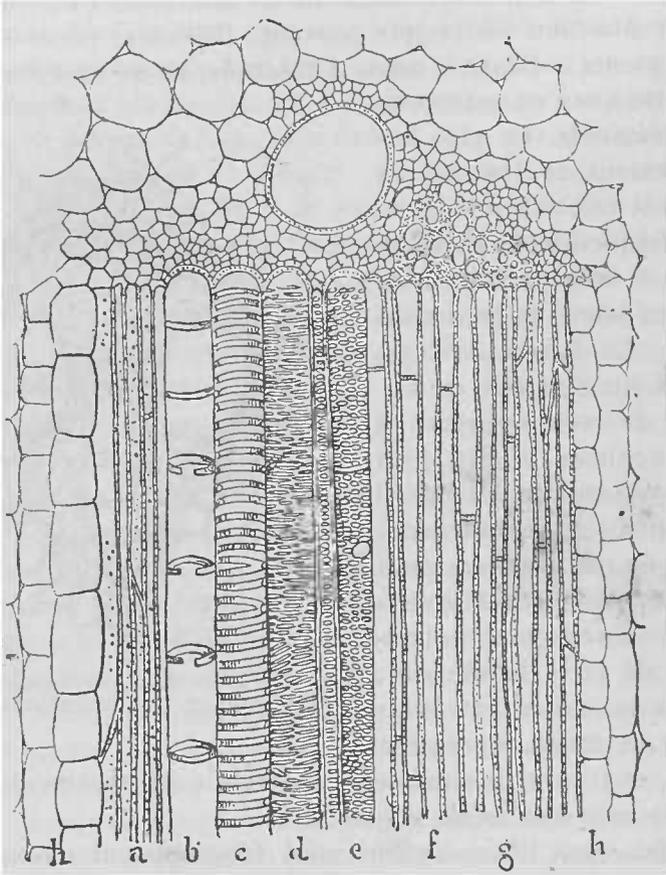


Fig. 61. Coupe longitudinale d'un faisceau de *Zea Mays* (d'après Dippel). *h, h.* parenchyme; *a*, cellules scléreuses; *b*, vaisseau annelé; *c*, vaisseau spiralé; *d, e*, vaisseaux ponctués; *f*, tubes cribreux; *g*, cellules scléreuses.

ceaux est d'ailleurs très variable: tantôt ils forment un cercle plus ou moins régulier, par exemple dans certaines Fougères qui rappellent à cet égard la structure des Dicotylédones; tantôt, au contraire, ils sont épars dans la tige, comme cela se voit dans les Monocotylédones; mais, d'habitude, ils sont moins nombreux que dans ces dernières, et bien souvent même il n'en existe qu'un seul au centre de la tige.

La tige des Cryptogames vasculaires se distingue morphologiquement de celle des Phanérogames par son mode de ramification, qui est très fréquemment dichotome, tandis que ce fait est rare dans les Phanérogames. En second lieu, la ramification se fait très souvent à une distance assez grande des dernières feuilles, tandis que dans les Phanérogames elle est presque toujours axillaire.

Enfin la tige des Cryptogames vasculaires offre un mode d'accroissement qu'on ne trouve pas dans les Phanérogames. Tandis que, dans ces dernières, la tige s'accroît toujours à l'aide d'un tissu générateur formé d'un nombre considérable de cellules toutes en voie de multiplication et recouvertes par un dermatogène, la tige des Cryptogames vasculaires s'allonge à l'aide d'une seule cellule terminale, nue, se multipliant à l'aide de cloisons dirigées obliquement de haut en bas. C'est là le caractère le plus important parmi tous ceux qui peuvent permettre de distinguer la tige des Cryptogames vasculaires de celle des Phanérogames.

LES FEUILLES.

Dans tous les végétaux où l'on peut distinguer des feuilles véritables, ces organes se présentent sous l'aspect de lames aplaties, à formes très diverses, présentant souvent des rameaux dans les points de leur réunion avec la tige, entre leur base et le sommet de cette dernière, point qui a reçu le nom d'*aisselle*. Les feuilles sont habituellement vertes. Elles naissent toujours à peu de distance du sommet végétatif de la tige ou de la branche qui les produit, la plus jeune étant toujours la plus rapprochée du sommet. Dans les Characées, qui sont les plantes les plus inférieures offrant des feuilles véritables, nous avons vu déjà que la feuille est constituée par une seule cellule cylindrique, provenant de la segmentation, en un point déterminé, de la cellule qui forme la tige. Dans certaines Mousses, par exemple dans le *Funaria hygrometrica*, les feuilles sont des lames aplaties, formées par un seul plan de cellules, et résultent de la multiplication de certaines cellules épidermiques de la tige. Il en est de même dans les *Marchantia*. Dans toutes les plantes plus élevées, les feuilles sont toujours formées de plusieurs plans superposés de cellules et ont une origine histologique plus profonde. Dans l'*Hippuris vulgaris*, j'ai pu suivre pas à pas le développement des feuilles, à partir des premières seg-

mentations cellulaires destinées à leur donner naissance. Je me suis assuré qu'au moment de leur naissance le sommet de l'axe ne contient encore aucun faisceau, même procambial; son tissu n'offre tout au plus que la différenciation, signalée plus haut, en dermatogène, périlème et plérome. Le plérome, s'il est visible au moment de la naissance de la feuille, ce qui est loin d'être constant, reste toujours étranger à la formation de cette dernière. Je me suis assuré que, dans l'*Hippuris vulgaris*, une seule cellule de la couche immédiatement sous-jacente au dermatogène se divise pour produire la feuille. Cette cellule, à laquelle on pourrait donner le nom de *phyllogène* (de ἐύλλον, feuille, et γεννάω, j'engendre), se segmente d'abord, par une cloison parallèle à la surface, en deux cellules concentriques, qui se multiplient, à leur tour, à l'aide de cloisons les unes parallèles, les autres perpendiculaires à la surface de l'axe. Il se forme ainsi un petit mamelon celluleux qui soulève le dermatogène et qui déterminerait la rupture de ce dernier si ses cellules ne se multipliaient à leur tour, à mesure que le mamelon foliaire grandit. Ce dernier se présente bientôt extérieurement sous l'aspect d'une petite masse d'abord hémisphérique, puis aplatie de haut en bas, conique, et ensuite creusée en gouttière sur sa face supérieure. En même temps que cette petite lame grandit, sa forme se modifie considérablement et ses tissus se différencient par des procédés que nous indiquerons en étudiant la morphologie et la structure de l'organe adulte.

Parvenues à l'état adulte, les feuilles se rattachent d'habitude à la tige, ou au rameau qui les porte, par une sorte de pédicule, plus ou moins allongé et plus ou moins grêle, qui a reçu le nom de *pétiole*, tandis que la portion élargie de l'organe est connue sous celui de *limbe*. Lorsque le pétiole manque, on dit que la feuille est *sessile*. Sa base est alors souvent très élargie et peut même entourer complètement l'axe. Lorsqu'il en est ainsi, on voit, dès l'âge le plus jeune, le point d'insertion de la feuille s'élargir rapidement, sous la forme d'un bourrelet circulaire qui entoure complètement le sommet celluleux de l'axe. Dans ce cas, on dit que la feuille est *embrassante*. Dans certaines plantes, par exemple dans les Polygonées, le bourrelet circulaire dont nous venons de parler s'accroît beaucoup en hauteur, dépasse même le sommet de l'axe pendant un certain temps, l'enveloppant comme d'un fourreau, et, à l'état adulte, forme autour de la tige une gaine plus ou moins longue; on dit alors que la feuille est *engainante*. Elle peut, d'ailleurs,

être à la fois engainante et pétiolée, ou au contraire sessile.

La feuille jeune offre toujours des bords entiers; mais, à mesure qu'elle grandit, certains points des bords peuvent prendre un accroissement plus rapide que d'autres, de façon à former des

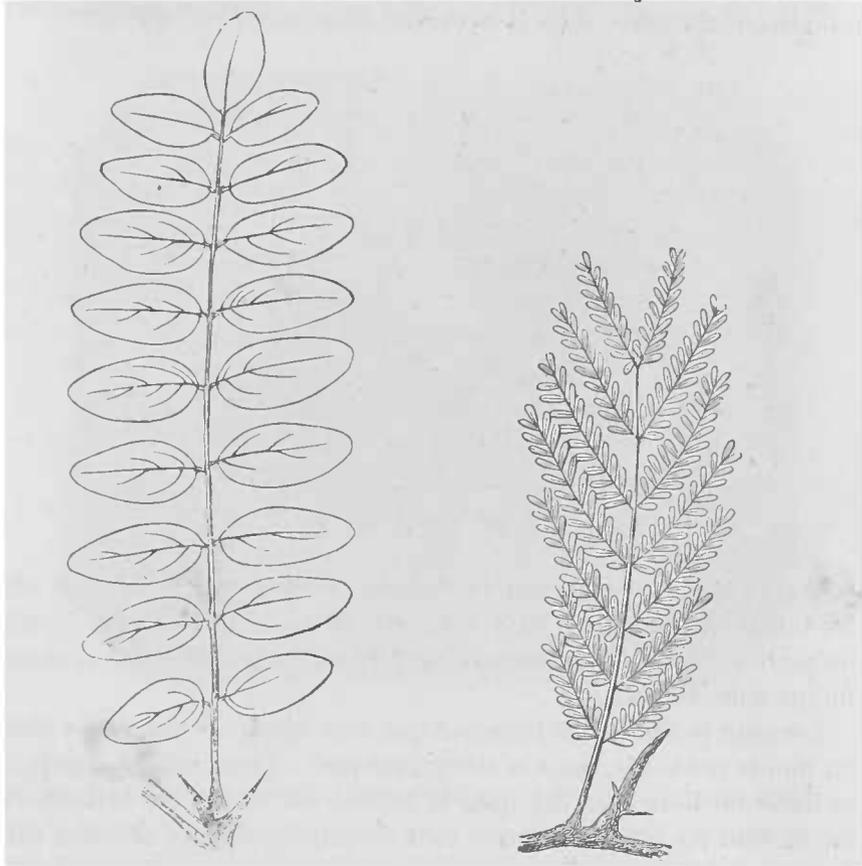


Fig. 65. Feuille composée.

Fig. 66. Feuille décomposée.

dents ou des lobes plus ou moins allongés. L'apparition de ces dents ou de ces lobes n'a pas lieu simultanément sur toute la longueur des bords de la feuille; elle se fait graduellement, tantôt de bas en haut, tantôt de haut en bas. M. Trécul, se basant sur ce fait, a cru pouvoir diviser, au point de vue de l'accroissement, les feuilles en centripètes et centrifuges, c'est-à-dire croissant de haut en bas et de bas en haut; mais c'est là une illusion. En réalité, lorsque les jeunes feuilles ont atteint une certaine longueur, les cellules de leur sommet cessent d'ordinaire de se multiplier, et l'accroissement de la feuille ne se fait plus que par la base, dans laquelle

persiste une couche de tissu générateur très facile à reconnaître à ses cellules incolores, petites, sans cesse en voie de segmentation. Le pétiole lui-même, quand il doit exister, n'est produit que tardivement, par un accroissement de la partie de la feuille située au-dessous du limbe déjà très avancé dans son développement. Si

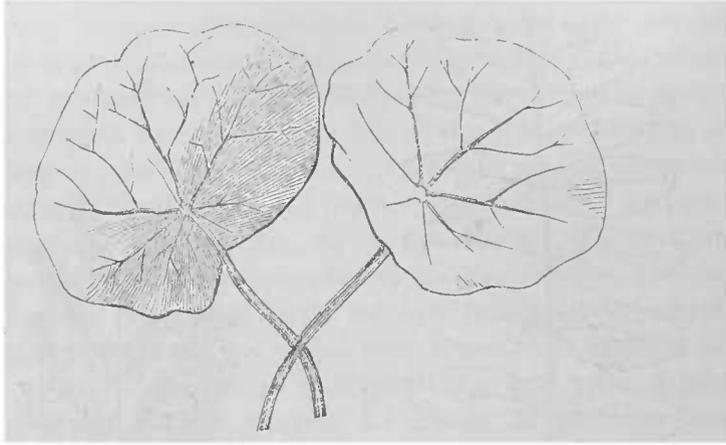


Fig. 67. Feuille pellée.

la feuille doit être pourvue de stipules, ces dernières naissent sur les bords du mamelon foliacé encore très jeune, sous la forme de petites dents qui prennent ensuite un accroissement plus ou moins considérable.

Lorsque la feuille ne présente que des dents ou des lobes plus ou moins profonds, mais n'atteignant pas, à l'état adulte, jusqu'à la ligne médiane, on dit que la feuille est *simple* et, suivant la façon dont les bords du limbe sont découpés, on leur attribue différentes épithètes correspondant à des caractères très employés dans la classification. On les dit *dentés* quand ils ne portent que des saillies en forme de dents aiguës, séparées par des sinus aigus, et pas plus inclinées d'un côté que de l'autre ; *serretés*, quand les dents sont plus inclinées d'un côté que de l'autre, l'inclinaison se faisant, d'ailleurs, toujours du côté du sommet de la feuille ; *crénelés*, quand les dents sont arrondies au sommet ; *lobés*, quand les dents sont très larges et séparées par des sinus qui entament la moitié de la largeur du limbe ; *fenés* ou *fidés*, quand les sinus pénètrent plus profondément que la moitié du limbe ; *partites*, quand les sinus pénètrent jusqu'au voisinage de la ligne médiane. Dans certaines plantes, les feuilles se montrent

formées d'une sorte d'axe ordinairement semi-cylindrique, creusé en gouttière sur la face supérieure, prolongeant le pétiole, et portant latéralement des pétioles terminés chacun par un limbe. On dit alors que les feuilles sont *composées* : on nomme *pétiole principal* l'axe dont nous avons parlé plus haut et *pétioles secondaires* ceux

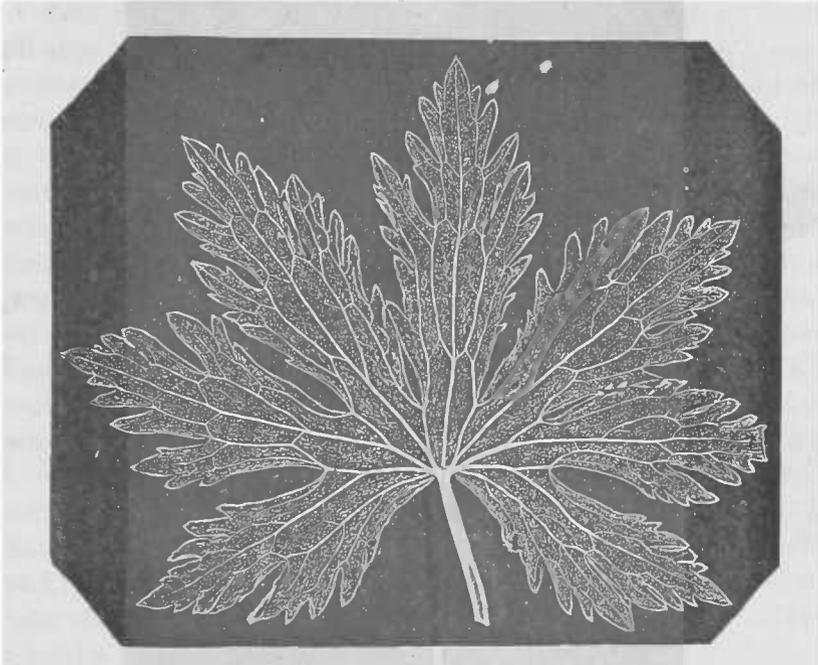


Fig. 68. Feuille palmatifide.

qui portent les limbes foliacés. On dit que les feuilles sont *décomposées* lorsque le pétiole principal porte des pétioles secondaires, qui eux-mêmes portent des pétioles tertiaires munis chacun d'un limbe. Dans les feuilles composées ou décomposées on donne le nom de *folioles* aux limbes portés par les pétioles secondaires ou tertiaires.

Le limbe des feuilles simples et celui des folioles des feuilles composées ou décomposées est toujours parcouru par des cordons plus ou moins saillants, désignés sous le nom de *nervures*, qui affectent des dispositions très variées. On dit que les nervures sont *palmées* lorsqu'elles partent du sommet du pétiole en se dispersant comme les branches d'un éventail ouvert ; *pinnées*, lorsque l'une d'entre elles parcourt longitudinalement la ligne médiane du limbe, en donnant naissance, de chaque côté, à des nervures

plus petites, dites *secondaires*, qui se portent vers les bords de la feuille et donnent elles-mêmes naissance à des nervures encore



Fig. 69. Feuille simple, lobée.

plus petites, qui s'anastomosent dans le limbe. Dans les Monocotylédones, les nervures sont habituellement toutes parallèles et dirigées suivant le grand axe de la feuille.

En même temps que les lobes, les dents ou les ramifications se

produisent, les tissus de la feuille se différencient, des faisceaux se forment, et tout cela peut s'effectuer suivant un ordre très variable avec les diverses plantes. Nous croyons inutile d'entrer ici dans les détails de cet ordre.

D'habitude; les premières feuilles produites par une plante affectent une forme différente de celle que présentent les feuilles qui apparaissent plus tard. Dans le Haricot, par exemple, les deux premières feuilles, désignées sous le nom de *cotylédons*, sont simples, entières, épaisses, charnues, très riches en amidon. Elles servent à l'alimentation de la plantule. Les premières qui viennent ensuite sont simples, et à ces dernières succèdent des feuilles composées à trois folioles. Dans les plantes adultes toutes les feuilles ont d'habitude la même forme, sauf celles qui accompagnent les rameaux floraux, qui sont plus petites et plus simples et ont reçu le nom de *bractées*. Dans quelques plantes cependant les feuilles véritables peuvent affecter des formes différentes. Elles sont alors dites *dimorphes*. La différence des formes est habituellement déterminée par l'influence du milieu. Dans les plantes qui vivent partie dans l'eau et partie dans l'air, ou partie dans la terre et partie dans l'air, les formes diffèrent avec le milieu. Les feuilles qui vivent dans le sol sont toujours plus ou moins réduites à l'état d'écaillés de petites dimensions; celles qui vivent sous l'eau sont presque toujours beaucoup plus découpées que celles de la partie voisine de la plante.

Dans certaines plantes, les feuilles se transforment en *épines*, en *écailles*, ou en longs filaments susceptibles de s'enrouler autour des corps étrangers et désignés sous le nom de *vrilles*. Dans d'autres, elles s'épaississent beaucoup et se gorgent d'aliments de réserve (écailles de l'Oignon, de l'Ail, etc.).

Les petites folioles, nommées *stipules*, qui accompagnent fréquemment les feuilles au niveau de leur base, peuvent affecter des formes et des positions très variables, invoquées, par les botanistes, dans la classification des plantes. Dans la plupart des cas, ce sont des lames aplaties, mais elles peuvent aussi affecter la forme de filaments plus ou moins allongés, de vrilles, d'épines, etc. Dans les Polygonées, les deux stipules nées sur les côtés de la base d'une même feuille se réunissent pour former une sorte de tube (*ochrea*), qui entoure la tige, sur une certaine longueur, au-dessus du point d'insertion de la feuille. Dans le Houblon, dont les feuilles sont situées par paires à une même hauteur, les deux

stipules d'un même côté sont connées en une lame unique, bifide seulement au sommet.

Les feuilles affectent toujours sur la tige une disposition régulière, mathématique même, et constante pour une même espèce. Dans un grand nombre de plantes, il n'existe qu'une seule feuille à une même hauteur de l'axe ; on dit alors que les feuilles sont *alternes* ; dans d'autres, il existe toujours deux feuilles à une même hauteur, et l'on dit qu'elles sont *opposées* ; quand il en existe plus de deux à la même hauteur, elles sont dites *verticillées*. Quand les feuilles sont verticillées ou opposées, celles d'un même groupe ne sont jamais situées sur les mêmes lignes longitudinales que celles des groupes situés au-dessus et au-dessous, mais, au contraire, sur des lignes répondant aux intervalles des feuilles de ces groupes ; il en résulte que, dans les plantes à feuilles opposées, toutes les feuilles sont disposées sur quatre rangées longitudinales, et que, si elles sont verticillées, elles sont disposées sur un nombre de rangées double de celui des feuilles de chaque verticille ; si, par exemple, il y a trois feuilles par verticille, toutes les feuilles de la tige forment six rangées longitudinales.

Quand les feuilles sont alternes, elles sont toujours insérées sur l'axe qui les porte suivant une spirale régulière, dans laquelle une feuille déterminée est toujours située sur la même ligne verticale que d'autres feuilles situées plus haut et plus bas. Le nombre de feuilles situées sur la ligne spirale qui relie les deux feuilles déterminées situées sur la même ligne verticale est assez constant pour qu'on puisse exprimer, à l'aide d'une fraction, la disposition générale de toutes les feuilles. Le cas le plus simple est celui dans lequel la ligne verticale, partant de la feuille la plus inférieure ou feuille 1, passe par les feuilles 3, 5, 7, 9, etc. ; la ligne qui part de la feuille 2, passant par les feuilles 2, 4, 6, 8, 10, etc. C'est-à-dire que toutes les feuilles sont disposées sur deux lignes verticales ; on dit alors qu'elles sont *distiques*. C'est le cas des feuilles de l'Orme. On exprime cette disposition des feuilles par la fraction $1/2$, indiquant que les feuilles sont toutes distantes l'une de l'autre d'une demi-circonférence de la tige. Dans d'autres cas, toutes les feuilles sont disposées sur trois lignes verticales ; il en résulte que la feuille 4 est située au-dessus de la feuille 1, et que la feuille 2 est située sur la première ligne verticale, à partir du numéro 1, et la feuille 3 sur la troisième ligne ; que, par suite, les feuilles sont distantes l'une de l'autre d'un tiers de la

circonférence (*Abus glauca*) ; la fraction qui indiquera la disposition des feuilles sera donc $1/3$. Ailleurs, c'est la feuille 6 qui est située au-dessus de la feuille 1 ; toutes les feuilles sont donc dis-

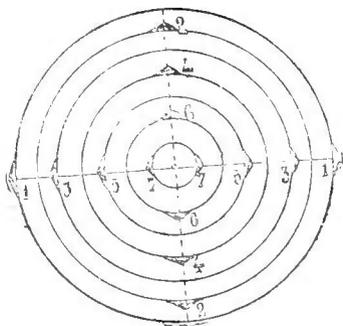


Fig. 70. Diagramme de feuilles opposées.

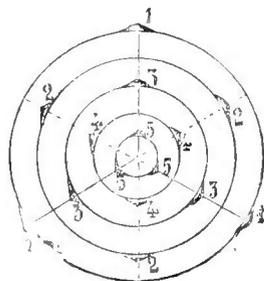


Fig. 71. Diagramme de feuilles verticilles par trois.

posées sur cinq lignes verticales, et sont distantes l'une de l'autre de deux cinquièmes de circonférence ; on constate, en effet, que la feuille 2 ne se trouve pas sur la première ligne verticale à

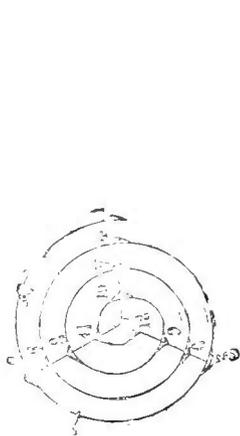


Fig. 72. Diagramme de feuilles alternes disposées suivant la fraction $1/3$.

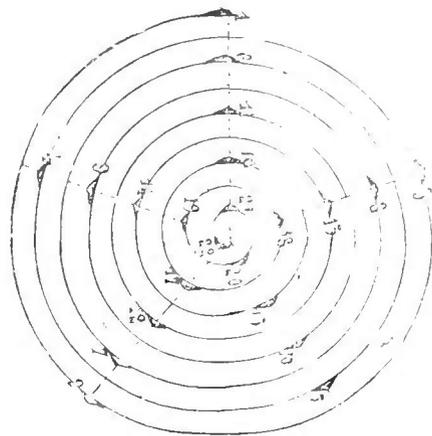


Fig. 73. Diagramme de feuilles alternes disposées suivant la fraction $2/5$.

partir de la feuille 1, mais sur la seconde : autrement dit, qu'elle est distante de la feuille 1 de deux cinquièmes de circonférence ; la fraction qui indique l'écartement des feuilles est donc $2/5$ (*Prunus Padus*). Dans d'autres cas encore, c'est la feuille 9 qu'on rencontre la première sur la verticale partant de la feuille 1 ; les feuilles sont disposées sur huit verticales, et distantes de trois

huitièmes de circonférence l'une de l'autre, car la feuille 2 est située sur la troisième verticale à partir de la feuille 1 ; la fraction exprimant l'écartement des feuilles est donc $3/8$ (*Sempervivum tectorum*).

Dans la Joubarbe tabulaire, c'est la feuille 11 qui répond à la feuille 1 ; toutes les feuilles sont disposées sur vingt et une lignes verticales, et la feuille 2 est sur la huitième ligne verticale, à partir du numéro 1 ; la fraction est donc $8/11$, etc.

Nous n'insisterons pas davantage sur ces faits, qui sont en dehors de notre cadre ; nous nous bornerons à ajouter que les feuilles n'affectent pas toujours la même disposition sur une même plante.

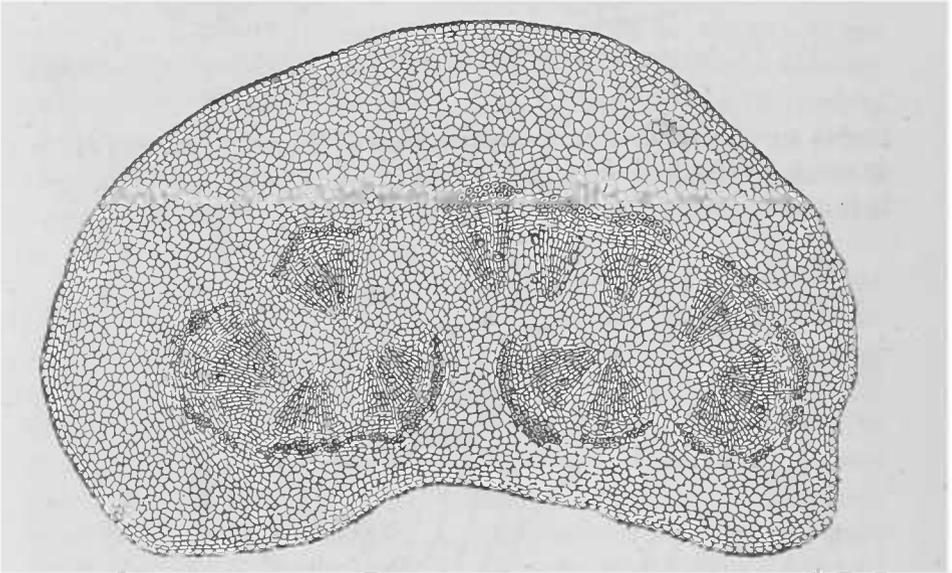


Fig. 74. Coupe transversale du pétiole d'une feuille de Chêne.

Les deux premières feuilles des Dicotylédones sont toujours opposées, et cependant les autres sont très fréquemment alternes. Dans beaucoup de végétaux, la fraction est de $2/5$ à la base et de $3/8$ au sommet, etc. La spirale génératrice ne tourne pas non plus toujours dans le même sens ; quand les spirales tournent dans le même sens, on les dit *homodromes* ; quand elles tournent en sens opposé, on les dit *hétérodromes*. Quant aux causes qui déterminent cette disposition, elles sont nombreuses, mais peuvent être ramenées à des phénomènes purement mécaniques, ainsi que l'ont montré Hofmeister d'abord et plus récemment M. Schwendener (*Das mechanische Theorie der Blättstellungen*).

Les divers tissus qui entrent dans la composition anatomique des feuilles sont ceux que nous avons déjà signalés dans les tiges et les racines, mais avec des dispositions particulières et qui varient encore suivant qu'on envisage le limbe ou le pétiole.

Dans le pétiole, on trouve toujours, de dehors en dedans : l'épiderme ; un tissu parenchymateux plus ou moins abondant, analogue à l'écorce de la tige, puis un certain nombre de faisceaux fibro-vasculaires disposés en arc, dont la concavité répond à la face supérieure, ordinairement concave elle-même, du pétiole, et la convexité à la face inférieure convexe du pétiole. Les faisceaux sont semblables à ceux de la tige ; mais ils sont dépourvus de cambium et sont, par conséquent, incapables d'offrir l'accroissement indéfini de ceux de certaines tiges. Le bois du faisceau correspond toujours à la face supérieure du pétiole, et le liber à la face inférieure. On comprend qu'il en soit ainsi, les faisceaux du pétiole communiquant avec ceux de la tige et paraissant n'être, dans beaucoup de cas, que des prolongements de ces derniers.

Le limbe offre toujours un épiderme supérieur revêtu d'habitude d'une cuticule épaisse, et un épiderme inférieur à cuticule beaucoup plus mince. Les deux épidermes, mais surtout l'épiderme inférieur, sont pourvus habituellement de petits orifices, connus sous le nom de *stomates* ; ces orifices jouent un rôle important dans les échanges gazeux qui se produisent entre la plante et l'atmosphère. Nous y reviendrons plus bas. Au-dessous de l'épiderme supérieur, se trouve, dans un grand nombre de plantes, une ou plus rarement deux couches de cellules étroites, allongées perpendiculairement à l'épiderme, pressées les unes contre les autres, riches en chlorophylle, et connues, à cause de l'aspect qu'elles présentent sur les coupes, sous le nom de *cellules en pa-lissade*. Au-dessous de cette couche se voit un tissu qui s'étend

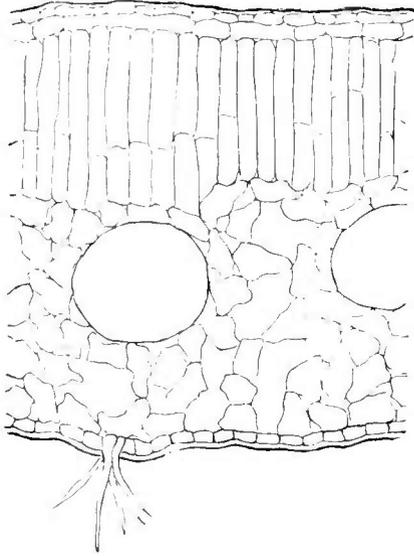


Fig. 75. Feuille de *Pennus Boldus*.
Coupe transversale.

jusqu'à l'épiderme inférieur, formé de cellules très irrégulières, plus ou moins riches en chlorophylle, laissant entre elles de vastes méats, qui communiquent avec l'extérieur par les stomates. Les nervures du limbe offrent à peu près la même structure que le pétiole, c'est-à-dire un faisceau central entouré d'un parenchyme à cellules peu écartées les unes des autres et ordinairement dépourvues de chlorophylle. Leurs faisceaux sont d'autant plus rudimentaires que les nervures sont plus petites, et ils peuvent, dans les plus petites, être réduits à un petit nombre de trachées, sans éléments ligneux ou libériens.

Tout le monde sait que les feuilles de la plupart des arbres tombent, dans notre pays, chaque année, quand arrive l'automne. Certaines plantes seulement, par exemple les Conifères, conservent pendant toute l'année des feuilles vertes, parce que les feuilles, au lieu de tomber toutes à la fois, ne se renouvellent que graduellement. La chute des feuilles est déterminée par la formation, dans la base du pétiole d'une lame transversale de liège qui, à un moment donné, interrompant toute communication entre la feuille et l'axe, détermine la mortification et la chute de la feuille.

Nous avons dit que l'épiderme des feuilles offre habituellement

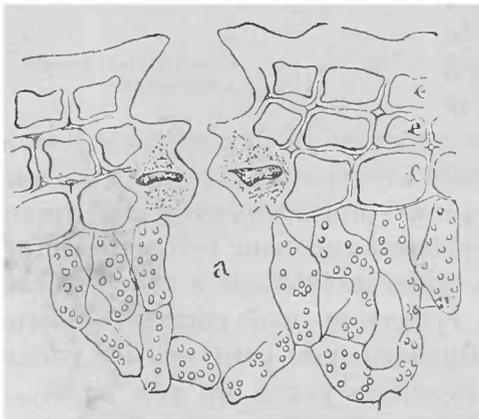


Fig. 76. Coupe verticale d'un stomate de *Ficus elastica*. e, épiderme à trois couches; a, chambre respiratoire, séparée, par les deux cellules de bordure, saillantes, de l'antichambre qui s'ouvre en b (d'après Dippel).

des orifices ou stomates destinés aux échanges gazeux. Les feuilles complètement immergées en sont seules dépourvues; celles qui flottent à la surface de l'eau n'en offrent qu'au niveau de leur face supérieure qui est en contact avec l'atmosphère. Dans les feuilles tout à fait aériennes, il en existe d'habitude beaucoup plus sur la face inférieure que sur la face supérieure. Dans certaines plantes il peut exister jusqu'à 500 ou

700 stomates par millimètre carré. Les stomates sont toujours constitués par deux cellules épidermiques, dites *cellules de bordure*, réniformes, limitant une ouverture elliptique. Celle-ci communique avec une vaste lacune désignée sous le nom de *chambre respiratoire*.

Dans beaucoup de plantes, les cellules épidermiques voisines des cellules de bordure affectent des formes et des dispositions particulières. Dans certaines plantes elles se soulèvent de telle sorte, que le stomate se trouve situé au fond d'une sorte d'entonnoir nommé *antichambre* (*Ficus elastica*), parfois très vaste et offrant plusieurs stomates entourés de poils (Laurier-Rose).

Les stomates n'apparaissent que successivement. Pour les produire, certaines cellules de l'épiderme se segmentent, puis s'écartent l'une de l'autre de façon à former un petit orifice qui est l'ouverture du stomate limitée par ses deux cellules de bordure. Dans certaines plantes, la cellule épidermique qui doit donner naissance à la cellule mère du stomate, commence par se diviser un certain nombre de fois pour former un nombre variable de cellules dont une seule produit un stomate par le procédé que nous avons déjà

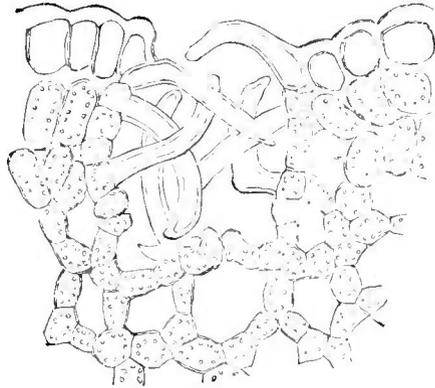


Fig. 77. Coupe de la feuille du Laurier-Rose au niveau d'un stomate.

indiqué. Beaucoup d'autres modes de formation peuvent se présenter, mais il nous paraît inutile d'entrer ici dans de semblables détails.

On a beaucoup discuté sur la façon dont les tissus se différencient et surtout dont les faisceaux se forment dans les jeunes feuilles. Cette question est assez importante pour que nous jugions à propos d'entrer à son sujet dans quelques détails.

D'après M. Nägeli, les faisceaux se formeraient d'abord dans la base des feuilles, puis ils remonteraient dans leur limbe en même temps qu'ils se prolongeraient en descendant dans la tige. J'ai montré par des observations très précises que cette manière de voir ne peut pas être admise.

Dans les *Recherches sur le développement des appendices des Rubiacées*, que j'ai communiquées en 1876 à la section de botanique de l'Association française pour l'avancement des sciences, j'ai montré que dans les feuilles de ces plantes les faisceaux se développent en suivant une marche toute différente de celle qui a été indiquée par M. Nägeli. Les premiers éléments de procambium et

plus tard les premières trachées se montrent dans le sommet de la feuille et descendent ensuite de haut en bas dans la base de l'organe, puis dans l'axe.

Le *Rubia tinctorum* nous servira de premier objet d'examen. Certains nœuds inférieurs des rameaux offrent seulement deux feuilles. Chacune d'elles est parcourue par un faisceau médian qui se rattache à un faisceau situé dans le point correspondant de la tige. Une coupe transversale de cette dernière, pratiquée au niveau du nœud, montre deux faisceaux de taille inégale : deux plus petits, situés en face des deux feuilles, et deux beaucoup plus gros, alternes avec les premiers, sans connexion avec les faisceaux foliaires de ce nœud, mais rattachés, au niveau des nœuds supérieur et inférieur, aux feuilles de ces nœuds. Les faisceaux médians des deux feuilles d'un même nœud sont en outre reliés l'un à l'autre, dans le voisinage du point d'insertion de ces organes, par un cercle vasculaire situé dans l'épaisseur de l'anneau qui les unit.

L'état adulte étant connu, voyons de quelle façon se forment les faisceaux dans les deux feuilles, dans le bourrelet qui les relie et dans l'axe qui les porte. Les deux feuilles ont déjà acquis une dimension relativement considérable et atteint à peu près leur forme définitive qu'elles n'offrent encore aucun vaisseau ni même aucun élément procambial. Les premiers éléments procambiaux se forment dans le *sommet de la feuille*, par multiplication et allongement des cellules de la partie médiane de l'organe. De nouveaux éléments procambiaux se forment ensuite, de haut en bas, le long de la ligne médiane de l'organe, et, au niveau du point d'insertion de l'organe, se mettent en rapport avec les faisceaux procambiaux du sommet de l'axe situés en face des deux feuilles et encore dépourvus de vaisseaux. Des trachées se montrent ensuite, une à une, dans le sommet de la feuille, par transformation des éléments procambiaux, et, leur nombre augmentant peu à peu de haut en bas, il existe bientôt un faisceau trachéen le long de la ligne médiane de chaque feuille.

Pendant ce temps, un cercle de procambium s'est formé dans l'épaisseur de l'anneau qui relie les deux feuilles, et lorsque les trachées de la nervure médiane ont atteint la base de la feuille, les éléments procambiaux de ce cercle commencent à leur tour à se transformer en trachées. Les premières trachées de ce cercle se forment dans le voisinage de la base des faisceaux médians des feuilles et s'avancent pour ainsi dire au-devant les unes des au-

tres, de façon à se rencontrer, de chaque côté, vers le milieu de l'intervalle qui sépare les feuilles. Les deux faisceaux vasculaires foliaires sont alors reliés l'un à l'autre par un cercle traehéen complet et, d'autre part, se relieut aux deux faisceaux de la tige situés en face d'eux.

Lorsqu'au niveau du nœud il existe, comme c'est l'habitude dans le *Rubia tinctorum*, un verticille de quatre, cinq ou six feuilles, on trouve encore à l'état adulte, dans le nœud de l'axe, quatre faisceaux opposés en croix, deux volumineux, sans aucune relation avec les feuilles qui partent du nœud, et deux plus petits, en relation avec les deux feuilles primaires. Un cercle vasculaire rattache, comme dans le cas précédent, la base des faisceaux médians de ces deux feuilles, et c'est à ce cercle que viennent se rattacher les faisceaux de toutes les feuilles secondaires du nœud, quel qu'en soit le nombre. Les faisceaux des feuilles primaires et ceux du cercle vasculaire qui les relie se forment de la même façon et dans le même ordre que dans le cas précédent. Les faisceaux des feuilles secondaires apparaissent un peu plus tard que ceux des feuilles primaires, mais de la même façon, c'est-à-dire que les premiers éléments procambiaux et les premières traehées apparaissent dans le sommet de la feuille et que le faisceau se développe de bas en haut. Arrivés à la base de la feuille, ils se mettent en rapport avec le cercle vasculaire de l'anneau et ne le dépassent pas.

Dans l'*Asperula odorata*, dont le nombre des feuilles de chaque verticille est souvent considérable, les choses se passent de la même façon. La tige n'a toujours que quatre faisceaux, deux volumineux, sans rapport avec les faisceaux foliaires, et deux plus petits, auxquels se rattachent les faisceaux médians des deux feuilles primaires. Les faisceaux des feuilles secondaires se rattachent tous également à un cercle fibro-vasculaire qui unit les feuilles primaires, et les éléments vasculaires apparaissent dans le même ordre.

Dans le *Phyllis nobla*, dont chaque nœud offre d'ordinaire trois feuilles primaires, une coupe transversale pratiquée au niveau du nœud montre dans l'axe six faisceaux : trois volumineux, sans rapport avec les feuilles, et trois plus petits, rattachés chacun au faisceau médian de la feuille primaire correspondante. Un cercle vasculaire relie les faisceaux des trois feuilles primaires, et à ce cercle se rattachent les faisceaux des trois petites feuilles secon-

dares. Les faisceaux des appendices foliaires et du cercle qui les relie se forment d'ailleurs comme dans le *Rubia tinctorum*.

Dans le *Cephalanthus occidentalis*, on trouve, au niveau du nœud, la même disposition des faisceaux des feuilles primaires, mais il n'existe pas de cercle fibro-vasculaire complet et les faisceaux des feuilles secondaires sont un peu différents. Chaque feuille secondaire offre un faisceau médian, simple dans sa partie supérieure et double dans sa partie inférieure, chacune des branches de ce faisceau allant se rattacher à la base du faisceau de la feuille primaire voisine. La formation des faisceaux s'effectue d'ailleurs tardivement et dans le même ordre que dans les plantes précédentes.

Dans les feuilles des Labiées, les choses se passent à peu près de la même façon. Je me bornerai à exposer la formation des faisceaux dans les bourgeons du *Lamium album* et dans l'embryon du *Dracocephalum moldavicum*. C'est seulement lorsque le limbe des jeunes feuilles du *Lamium album* a acquis sa forme définitive, que l'on y voit apparaître les éléments procambiaux. C'est vers le sommet de la feuille et sur la ligne médiane que les premiers de ces éléments se montrent. La longueur du faisceau procambial augmente ensuite peu à peu en descendant vers la base du limbe; au niveau du tiers inférieur environ de la feuille, le faisceau qui dans le haut est simple se bifurque, et chacune des deux branches fasciculaires ainsi formées s'enfonce séparément dans l'axe en s'allongeant toujours de haut en bas. Les premières trachées apparaissent également dans le sommet de la feuille, et les autres se forment ensuite de haut en bas le long des faisceaux procambiaux.

Dans le jeune embryon du *Dracocephalum moldavicum*, les faisceaux procambiaux ne se montrent qu'à une époque où les deux cotylédons ont déjà atteint des dimensions considérables, et la marche de leur formation est, par suite, assez facile à observer. Dans le sommet de chaque cotylédon on voit se former, dans le haut de la ligne médiane, quelques éléments procambiaux, qui représentent les premiers rudiments de la nervure médiane. Le faisceau procambial s'allonge ensuite graduellement de haut en bas, gagne la base du cotylédon, puis descend dans l'axe et se prolonge jusque vers le sommet de la radicule. Les trachées apparaissent ensuite dans le sommet des cotylédons, et la transformation des éléments procambiaux en trachées s'effectue de haut en bas, c'est-à-dire en suivant la même marche que le faisceau procambial a

suivie dans son apparition. Plus tard, lorsque les deux premières feuilles de la plante ont atteint une certaine dimension, les faisceaux procambiaux, puis les trachées de leurs nervures médianes, se forment également dans le sommet de chacune d'elles et descendent de haut en bas le long de la ligne médiane jusqu'au niveau de l'axe dans lequel ils se prolongent de haut en bas.

Dans le Lilas, qui a, comme les Labiées, des feuilles opposées, les choses se passent tout différemment. Les faisceaux procambiaux apparaissent dans les jeunes feuilles de très bonne heure, alors que dans le sommet du bourgeon les feuilles de chaque paire sont extrêmement rapprochées des feuilles situées au-dessous et au-dessus. En second lieu, les faisceaux, soit procambiaux, soit trachéens, se forment dans les feuilles de bas en haut, et on pourrait, au premier abord, croire que les premiers éléments procambiaux, comme les premières trachées, apparaissent dans la base des feuilles, pour de là se prolonger, comme l'admet M. Nægeli, de bas en haut dans la feuille, de haut en bas dans l'axe. Il n'en est rien cependant. Par une observation attentive des phases du développement, je me suis assuré que les premiers éléments procambiaux des faisceaux destinés à une feuille terminée naissent au contact des deux faisceaux qui se rendent dans la paire de feuilles située immédiatement au-dessous, et qui sont déjà très bien formés et pourvus de trachées d'un bout à l'autre. De ce point, les faisceaux de procambium s'élèvent peu à peu dans les feuilles auxquelles ils sont destinés. Les trachées se forment en suivant la même direction. Ici ce n'est donc pas dans la base même des feuilles que les faisceaux apparaissent en premier lieu, mais au niveau du deuxième nœud sous-jacent à la paire de feuilles auxquelles ils sont destinés.

Dans les stipules foliaires, il n'est pas rare de voir les faisceaux se développer nettement de haut en bas. Les stipules du Houblon sont particulièrement intéressantes à cet égard, et aussi parce qu'elles montrent l'inanité de la loi de M. Van Tieghem, d'après laquelle un organe dont les faisceaux se rendent à un autre organe devrait toujours être considéré comme un appendice de ce dernier.

On sait que dans le Houblon les stipules naissent sur les bords de la jeune feuille alors que celle-ci a déjà acquis des dimensions relativement assez grandes, de telle sorte que l'organogénie des stipules est facile à suivre et qu'il est impossible de

nier qu'elles soient des dépendances, des appendices de la feuille. A l'époque où les stipules apparaissent sur les bords de la feuille, cette dernière ne possède encore aucune trace de faisceau procambial. Aussitôt nées, les stipules se développent beaucoup plus rapidement que les feuilles auxquelles elles appartiennent et bientôt les deux stipules d'un même côté se montrent connées par la base. Il n'existe encore à ce moment aucun faisceau, ni dans la feuille, ni dans les stipules. C'est dans le sommet de chaque stipule qu'apparaissent les premiers éléments procambiaux. Les quatre faisceaux procambiaux stipulaires s'allongent ensuite peu à peu de haut en bas jusqu'à l'axe dans lequel ils se prolongent. Lorsque ces quatre faisceaux stipulaires sont bien formés, il se produit dans la base de chaque paire de stipules un faisceau transversal qui unit les deux faisceaux médians voisins. Sur ce faisceau transversal se forment ensuite, de bas en haut, des faisceaux longitudinaux qui montent chacun sur le bord de la stipule correspondante. Pendant ce temps, les deux feuilles se sont davantage développées. Lorsqu'elles ont atteint une certaine dimension, il se montre dans le sommet de chacune d'elles un faisceau procambial qui s'allonge de haut en bas et se prolonge dans l'axe. Lorsque les lobes latéraux de la feuille se sont formés, ils reçoivent chacun un faisceau qui se développe en prenant son point de départ sur le faisceau de la stipule voisine.

Il y a donc ici : 1° développement de faisceaux de haut en bas dans les nervures médianes des feuilles et des stipules ; 2° indépendance absolue, dans le principe, des faisceaux des stipules, qui même se montrent avant ceux des feuilles, ce qui, d'après le principe de M. Van Tieghem, devrait faire considérer les stipules comme des organes indépendants ; 3° naissance des faisceaux des lobes latéraux des feuilles sur les faisceaux des stipules, ce qui, d'après le même principe, devrait faire considérer les lobes foliaires latéraux comme des appendices des stipules, tandis que le lobe médian de la feuille représenterait seul un organe autonome.

COUP D'ŒIL D'ENSEMBLE SUR LA MORPHOLOGIE ET L'ANATOMIE DE LA TIGE, DE LA RACINE ET DES FEUILLES.

Après avoir étudié la tige, la racine et les feuilles des plantes supérieures, il nous paraît utile de jeter un coup d'œil d'ensemble sur la morphologie et l'anatomie comparée de ces organes.

Nous trouverons dans cette étude l'objet de considérations générales qui dédommageront peut-être quelque peu le lecteur de la fatigue que lui a procurée l'exposé des détails d'organisation auquel nous avons dû procéder dans les pages qui précèdent.

Tous les organes des végétaux, particulièrement ceux des végétaux phanérogames, ont été, depuis longtemps, divisés par les botanistes en deux grands groupes. La tige et ses ramifications, la racine et ses divisions plus ou moins nombreuses, ont été réunies sous la dénomination d'*organes axiles* : elles constituent ce que l'on nomme généralement l'*Axe* du végétal. Les feuilles, soit normales, soit modifiées, ont reçu le nom d'*organes appendiculaires*, parce qu'on les a considérées comme de simples *appendices* de l'axe. Ce groupement, qui répond assez bien à ce que révèle un examen superficiel de l'organisation végétale, repose-t-il sur des caractères assez absolus pour qu'on puisse toujours distinguer la tige de la racine, la feuille de la tige, un organe appendiculaire d'un organe axile ? Certains botanistes l'ont prétendu et ont assigné, à la racine, d'une part, à la tige et à ses ramifications, de l'autre, enfin à la feuille et aux organes foliacés, des caractères tellement fixes, qu'ils permettraient de ne jamais confondre entre elles ces diverses parties de la plante, même observées isolément. Ces caractères doivent être contrôlés avec soin, parce que ceux qui les admettent s'en servent comme d'un critérium certain pour distinguer la nature morphologique des divers organes.

Un examen attentif de la morphologie des principaux groupes du règne végétal montre que s'il est possible, dans une plante donnée, de distinguer les feuilles des rameaux qui les portent, en envisageant le végétal dans son ensemble, il est au contraire impossible de trouver un seul caractère assez absolu pour permettre, comme l'ont prétendu certains botanistes, à la vue d'un organe isolé, et surtout d'une portion d'organe, de dire s'il est de nature axile ou appendiculaire. Je laisserai de côté les Algues inférieures et les Champignons, chez lesquels toutes les parties se ressemblent ou bien ont des caractères tels qu'on n'a jamais songé à y distinguer une tige et des feuilles. Dans certaines Algues plus élevées, il semble se produire une différenciation assez analogue à celle que nous observons dans les végétaux phanérogames. Dans les *Fucus*, par exemple, la plante est fixée aux rochers par des filaments qui rappellent les racines des végétaux supérieurs : plus haut, elle offre une partie tantôt aplatie, tantôt plus ou moins cylindrique, à la-

quelle se rattachent des lames à nervure médiane saillante, qu'on pourrait, au premier abord, prendre pour des feuilles. Un examen plus attentif montre que les prétendues racines n'ont d'autre but que de fixer la plante, que les lames foliacées ne sont que des ramifications produites par des divisions dichotomiques répétées de l'axe, enfin que toutes ces parties ont la même structure cellulaire et qu'il n'est pas possible de voir en elles autre chose que des modifications d'un même organe. Les éléments reproducteurs de ces Algues étant fixés, indifféremment, tantôt sur un point, tantôt sur un autre, leur position ne peut, pas plus que la structure, servir à distinguer dans le végétal des parties différentes : aussi a-t-on donné à tout l'ensemble le nom de *thalle*.

Dans les Characées, la différenciation des systèmes est poussée un peu plus loin que dans les Algues supérieures et a permis de distinguer des rameaux et des feuilles. La tige du *Chara fragilis*, par exemple, est formée de cellules allongées, placées bout à bout, séparées les unes des autres par des nœuds transversaux, au niveau desquels sont fixées, en nombre variable, des rangées linéaires de cellules, semblables à celles de la tige, disposées en verticilles et désignées sous le nom de *feuilles*. Celles-ci peuvent donner naissance à des folioles secondaires et tertiaires, mais elles se terminent toujours, soit par une cellule effilée, soit par une anthéridie, qui arrêtent leur développement. Ce sont également les feuilles qui portent les organes femelles. C'est dans leur aisselle que naissent les rameaux, mais toutes n'en produisent pas ; il ne s'en forme qu'un ou deux par verticille foliaire. La tige et les rameaux se distinguent des feuilles ainsi caractérisées par la propriété qu'ils possèdent de s'allonger indéfiniment, et en outre parce qu'ils ne portent jamais les corps reproducteurs et naissent dans l'aisselle des feuilles.

Dans les Mousses, la plante feuillée qui succède au protonéma et représente la génération sexuée de ces Cryptogames offre, indépendamment des filaments rhizoïdes qui la fixent au sol, une tige ordinairement cylindrique, plus ou moins grêle, portant des organes aplatis que l'on désigne sous le nom de *feuilles*, à cause de leur analogie de forme avec les feuilles des Phanérogames. Elles sont disposées sur la tige en plusieurs séries rectilignes et alternes ; elles portent des stomates ; leur tissu est, comme celui de la tige, uniquement cellulaire, avec un ou plusieurs faisceaux d'éléments plus allongés, mais pas de vaisseaux. Les rameaux ne

naissent jamais dans l'aisselle des feuilles. Ils sont formés d'une des moitiés de la cellule foliaire primitive, et s'insèrent sur l'axe, soit au-dessous, comme dans les *Fontinalis*, soit à côté des feuilles, comme dans les *Sphagnum*. Les organes reproducteurs sont toujours portés par la tige ou par les rameaux, dont ils arrêtent le développement, mais jamais par les feuilles. Ce caractère est peut-être le seul qui, indépendamment de la forme, toujours peu importante, permette de distinguer, dans les Mousses, les feuilles des parties axiles. Nous avons vu que le contraire existait dans les *Chara*.

Passons maintenant aux Cryptogames vasculaires et étudions l'appareil végétatif des Fougères. Nous trouvons dans tous ces végétaux une tige cylindrique, souterraine ou aérienne, portant des rameaux plus ou moins nombreux et des feuilles généralement très grandes et très divisées, formées habituellement d'un pétiole plus ou moins arrondi comme l'axe et d'un limbe aplati. Les rameaux ne naissent pas dans l'aisselle des feuilles ; la tige se divise dichotomiquement au niveau de son sommet, et celui-ci est parfois allongé de plusieurs centimètres au-delà de la dernière feuille, au moment où il se bifurque. Il n'existe donc aucun rapport d'insertion entre les feuilles et les rameaux. Les feuilles des Fougères se rapprochent encore des tiges, dans beaucoup de cas, par la lenteur de leur accroissement. La feuille du *Pteris aquilina*, par exemple, commence à se former deux années entières avant son épanouissement ; au bout de la seconde année, le pétiole est long d'environ un ponce. Le limbe se montre alors ; mais la feuille ne sort de terre qu'au printemps suivant, le pétiole continuant à s'accroître par son extrémité. Beaucoup de feuilles de Gleichénies et de Mertensies offrent un développement très lent, périodique et à peu près indéfini. Le pétiole se montre le premier ; puis il se forme, à son extrémité, deux premières folioles entre lesquelles son sommet reste plus ou moins longtemps à l'état de mamelon celluleux ; plus tard il s'allonge de nouveau, forme encore deux pétioles et s'arrête, etc., se comportant tout à fait comme une tige de Dicotylédone vivace. Les feuilles des Fougères produisent fréquemment, comme les rameaux, des bourgeons adventifs, tantôt sur la face dorsale du pétiole (*Pteris aquilina*), ou sur la face latérale (*Aspidium Filix mas*), tantôt sur le limbe lui-même (*Asplenium*). Elles peuvent aussi produire des racines adventives. Dans l'*A. Filix mas*, par exemple, où les entre-nœuds

sont très courts et recouverts par la base des pétioles, ceux-ci donnent naissance à des racines adventives qui ne tardent pas à être seules pour nourrir la plante. Ce sont toujours les feuilles qui portent les organes reproducteurs ; parfois elles se modifient tellement, pour remplir cette fonction, que leur forme les ferait facilement prendre pour des rameaux : tel est le cas de l'*Osmunda regalis*, dans lequel les feuilles fertiles s'arrondissent dans toutes leurs parties et ressemblent à de petits arbres ramifiés, chargés de fruits.

Les Fougères et les plantes dont j'aurai ensuite à m'occuper ont une structure beaucoup plus compliquée que celle des Algues, des Characées et des Mousses. Leurs organes sont pourvus de faisceaux fibro-vasculaires que nous n'avons pas trouvés dans les groupes précédents. J'aurai plus tard à revenir sur les caractères que l'on a voulu tirer de la disposition et de la structure de ces faisceaux pour distinguer les organes axiles des organes appendiculaires dans les végétaux vasculaires. En négligeant, pour le moment, ce côté de la question, on voit qu'on ne peut distinguer, d'une façon absolue, les feuilles des Fougères de leurs rameaux que par la propriété qu'elles ont de porter toujours les organes reproducteurs : encore n'est-ce pas là un caractère qui puisse permettre de les reconnaître d'une façon certaine, puisque toutes n'en portent pas. Ce caractère les rapproche des feuilles des Characées, mais en même temps les éloigne de celles des Mousses.

Dans le groupe des Ophioglossées, les organes végétatifs sont représentés par une tige enfoncée dans le sol, paraissant ne jamais se ramifier et portant chaque année une seule feuille. Le pétiole embrasse étroitement le sommet de l'axe. D'abord cylindrique et simple, il se ramifie ensuite en deux branches qui se comportent différemment. L'une, plus large et plus aplatie, reste stérile, et a plus spécialement reçu le nom de *feuille* : l'autre, ordinairement plus arrondie, simple (*Ophioglossum vulgatum*) ou ramifiée (*Botrychium lunaria*), porte les organes reproducteurs. M. Hofmeister a considéré cet appareil fructifère comme un appendice de la feuille, en s'appuyant sur la façon dont les deux organes se développent. En admettant cette opinion, la feuille des Ophioglossées se distinguerait par la propriété de porter les organes reproducteurs, et en outre par son accroissement toujours limité. Par le premier de ces caractères elle ressemble aux feuilles des Fougères ; elle en diffère par le second.

Dans les Equisétacées, l'axe est cylindrique ; les rameaux naissent par formation endogène dans la profondeur de son tissu. Les feuilles normales se distinguent de l'axe par leur forme aplatie ; leur accroissement est limité, mais ne suffirait pas pour les distinguer, car les axes fructifères sont également toujours arrêtés, à un moment donné, dans leur développement, par la formation des sporanges. Ceux-ci sont portés par des feuilles profondément modifiées et disposées en verticilles autour du sommet de l'axe principal ou de certains rameaux.

Si maintenant nous passons aux Rhizocarpées, nous trouvons dans le *Salvinia natans* une tige cylindrique, flottante à la surface de l'eau et sur laquelle les feuilles sont insérées par verticilles ternaires. Chaque verticille offre deux feuilles aériennes, aplaties, vertes, et une feuille inférieure, divisée en un certain nombre de longs filaments cylindriques qui pendent dans l'eau et y jouent le rôle d'organes absorbants. Un certain nombre de segments de cette feuille se transforment pour produire les organes reproducteurs. Les rameaux naissent dans l'aisselle des feuilles. Dans le *Marsilia vastatrix*, la tige est souterraine et cylindrique ; les feuilles sont formées d'un long pétiole également cylindrique, divisé en deux branches, dont l'une se termine par quatre folioles aplaties disposées en croix, tandis que l'autre porte, à son sommet, le conceptacle qui renferme les sporanges. Les ramifications du *Marsilia* paraissent se faire dichotomiquement, comme dans les Fougères, par le sommet de l'axe, en avant des feuilles et sans que les rameaux aient aucun rapport avec ces dernières ; plus tard ils sont placés latéralement à leur côté, jamais dans leur aisselle. Dans les *Pilularia*, les feuilles ont la forme de baguettes cylindriques et sont entièrement dépourvues de limbe. Les conceptacles, courtement pédicellés, sont insérés dans leur aisselle et paraissent être portés par l'axe, tandis que dans les *Salvinia* et *Marsilia* on les considère comme formés par les feuilles modifiées. Ainsi, le seul caractère distinctif, à peu près absolu, qu'on puisse trouver dans ce groupe, entre les axes et les appendices, est l'accroissement indéfini des premiers et limité des seconds.

Dans les Lycopodiacées, les organes végétatifs présentent des formes et un mode de développement très variables suivant les genres. Dans les *Selaginella*, l'axe porte quatre rangées verticales de feuilles aplaties et se termine fréquemment par un épi de sporanges qui arrête son accroissement. L'axe se ramifie dichotomiquement.

tomiquement et la division s'effectue, comme dans les Fougères, en avant des feuilles les plus jeunes, de sorte que les rameaux ne peuvent pas être considérés comme réellement axillaires. Ce mode de ramification est général dans les végétaux de ce groupe. Dans les *Selaginella Mertensii* et *Kraussiana*, il se produit, indépendamment des axes feuillés et au niveau de chaque dichotomie, des rameaux spéciaux, dépourvus de feuilles, qui s'incurvent vers le sol et produisent, à son contact, les racines destinées à nourrir la plante. Dans le *Psilotum triquetrum*, il n'existe pas de racines véritables ; elles sont remplacées par un certain nombre de branches souterraines qui se développent et se ramifient au-dessous du sol, n'offrant que des rudiments à peine visibles de feuilles. L'*Isoetes lacustris* se comporte comme l'*Ophioglossum* ; il ne se ramifie jamais. Dans les *Lycopodium* et les *Psilotum*, les organes reproducteurs se développent sur les feuilles. Dans les *Selaginella*, ils sont portés par la face supérieure de ces organes, mais M. Hofmeister a montré qu'ils se développent, en réalité, sur l'axe et sont simplement entraînés par la feuille pendant son accroissement ultérieur. Accroissement indéfini pour la tige, accroissement limité pour la feuille, tel est ici encore le seul caractère qu'on puisse invoquer pour distinguer les parties appendiculaires des parties axiles ; mais nous savons déjà que ce caractère, utile ici de même que dans les Mousses et les Characées, ne peut plus nous servir dans le groupe des Fougères. En résumé, nous voyons que, dans le vaste groupe des Cryptogames, ni la forme, ni le mode de développement, ni la situation relative des organes, ni le lieu de formation des éléments reproducteurs, ne sont susceptibles de nous fournir un seul caractère assez constant pour servir de critérium absolu dans la différenciation des organes axiles et des organes appendiculaires et que, dans chacune des divisions de ce groupe, nous ne pouvons distinguer ces parties les unes des autres qu'à l'aide d'un ensemble de caractères dont la connaissance ne peut être obtenue que par l'examen du végétal entier.

Dans les végétaux phanérogames, la forme des feuilles, leur disposition et leur rôle physiologique se précisent, en général, beaucoup mieux que dans les types précédents ; mais nous allons voir qu'il existe néanmoins entre elles et les axes qui les portent des transitions tellement insensibles, qu'il est parfois bien difficile de distinguer ces deux groupes d'organes l'un de l'autre. Le

rôle physiologique des feuilles étant de puiser dans l'atmosphère les gaz nécessaires à la respiration (oxygène) et à la nutrition de la plante (acide carbonique), elles sont pourvues à cet effet de bouches que l'on désigne sous le nom de *stomates*. Elles sont, en outre, riches en chlorophylle chargée de décomposer l'acide carbonique de l'air sous l'action des rayons du soleil. Mais ce ne sont pas là des caractères distinctifs suffisants, car on trouve aussi des stomates et de la chlorophylle sur la tige et sur les rameaux, pendant leur jeune âge, et, d'autre part, il est des feuilles, comme celles du *Ruscus aculeatus*, des Euphorbiacées cactiformes, etc., tellement rudimentaires, que leur rôle physiologique doit être considéré comme nul et est accompli par les parties axiles. Les feuilles tombent ordinairement chaque année à l'approche de l'hiver, tandis que les rameaux persistent indéfiniment. Beaucoup de végétaux cependant possèdent des feuilles dont l'existence se prolonge pendant plusieurs années, tandis que la plupart des axes florifères meurent et se détachent après la maturation des fruits qu'ils portent. Dans certaines plantes à rameaux aplatis, *Xylophylla*, *Phyllanthus*, etc., ces derniers se désarticulent et tombent régulièrement comme des feuilles, dont ils offrent la forme normale. La chute des feuilles ne peut donc pas être invoquée comme un caractère propre à ces organes et capable de les faire toujours distinguer. Leur forme, qui est habituellement celle de lames aplaties assez larges, varie cependant beaucoup; dans certaines plantes elles ont l'aspect d'une baguette cylindrique, tandis qu'au contraire les rameaux peuvent s'aplatir et offrir tous les caractères extérieurs que nous avons l'habitude d'assigner aux feuilles. On sait, en outre, que les feuilles peuvent, comme les rameaux, se transformer en vrilles, en épines, etc. Les caractères tirés de la forme n'auront donc ici, comme partout, qu'une importance très secondaire.

Les rapports des rameaux avec les feuilles, dans les Phanérogames, sont tellement constants, les rameaux naissant dans l'aisselle des feuilles, que ce caractère a été employé par certains botanistes pour distinguer les organes axiles des organes appendiculaires. « Les premiers, dit Payer, naissent toujours à l'aisselle des organes appendiculaires et portent d'autres organes; les seconds, au contraire, n'ont jamais rien au-dessous de leur point d'insertion et ne portent jamais d'autres organes. » D'une façon générale, cette proposition peut être con-

sidérée comme vraie ; mais il y a de trop nombreuses exceptions à la règle qu'elle exprime pour que nous puissions l'adopter comme un critérium absolu : d'une part, en effet, toutes les feuilles florales, sépales, pétales, étamines, toutes les bractées des involucre, les écailles des bourgeons foliaires, un certain nombre de feuilles verticillées, etc., ne portent jamais rien dans leur aisselle ; d'autre part, il y a beaucoup de rameaux qui ne naissent pas ou qui du moins ne paraissent pas naître dans l'aisselle d'une feuille, par exemple les nombreuses divisions de l'inflorescence des Crucifères, etc. Les feuilles diffèrent plus particulièrement des axes en ce que, comme l'indique Payer, portées par les organes axiles, elles ne portent elles-mêmes aucun organe. Ce caractère différentiel, plus constant que le précédent, n'est cependant pas non plus absolument invariable, les feuilles pouvant, dans certaines plantes et dans certaines conditions déterminées, produire elles-mêmes des organes axiles, des bourgeons dits *adventifs* ou des racines. Nous avons vu déjà que les feuilles des Fougères portent fréquemment des bourgeons et des racines adventives, ces dernières pouvant même exister à peu près seules. Parmi les Phanérogames, les mêmes faits s'observent fréquemment. La feuille des *Begonia*, placée sur la terre humide d'une serre, ne tarde pas à produire, au niveau des intersections de ses nervures, de nombreux rameaux pourvus de racines et de feuilles qui servent à multiplier la plante. Les mêmes organes axiles se développent facilement dans les mêmes conditions, sur les feuilles du *Bryophyllum calycinum*, au fond de chacune des incisions qui découpent les bords du limbe. L'*Hyacinthus Pouzolsii*, certaines Orchidées, produisent normalement des bourgeons sur le bord de leurs feuilles ; l'*Altherurus ternatus* en produit régulièrement sur les bords de son limbe. Malgré ces exceptions, le caractère indiqué par Payer est certainement l'un des meilleurs pour permettre de distinguer, dans un végétal envisagé dans son ensemble, les parties axiles des organes appendiculaires, puisque les bourgeons ou les racines portés par ces derniers sont toujours des bourgeons ou des racines adventifs bien distincts, par leur origine, des mêmes organes produits normalement par l'axe.

Nous avons vu que, dans les Cryptogames, la situation des organes reproducteurs sur les parties végétatives de la plante n'était pas assez constante pour qu'on pût en tirer un caractère distinctif des organes axiles et des organes appendiculaires. Dans les Phané-

rogames, les éléments mâles sont toujours produits par des organes que tous les botanistes regardent comme des feuilles modifiées. Les opinions sont loin d'être aussi unanimes en ce qui concerne la nature des organes qui portent les ovules, les uns considérant, avec Saint-Hilaire et Payer, les placentas comme des productions axiles, des prolongements du réceptacle; d'autres, au contraire, pensant que les feuilles carpellaires portent elles-mêmes directement les ovules. Nous n'entrerons pas ici dans ces considérations, qui trouveront mieux leur place ailleurs et qui nous entraîneraient trop loin.

D'après M. Naudin, il existe, entre les axes et les appendices de toutes les plantes, une différence assez capitale, au point de vue du développement, pour permettre de diviser ces organes, « différence qui consiste, dit-il, en ce que les premiers s'accroissent aussi bien par leur extrémité que par le développement des parties déjà formées, tandis qu'il ne s'ajoute rien, du moins dans les cas ordinaires, à la partie supérieure des seconds ». Un excellent argument contre cette opinion nous est fourni par les Fougères, dont les feuilles, comme je l'ai dit déjà, offrent fréquemment un développement terminal lent et périodique, analogue à celui des axes qui les portent. Nous avons vu, en outre, que les feuilles des Phanérogames s'accroissent d'une façon très irrégulière.

Plus récemment, M. Van Tieghem a cru trouver, dans la structure anatomique, des caractères assez constants pour permettre de toujours reconnaître la nature appendiculaire ou axile *sur un fragment minime et isolé d'un organe douteux quelconque*. D'après ce botaniste, « les faisceaux vasculaires et libériens sont toujours, dans les parties axiles aériennes, *superposés l'un à l'autre, le libérien en dehors, le vasculaire en dedans*, et intimement unis en faisceaux doubles libéro-vasculaires; de plus, le groupe des vaisseaux présente sa pointe en dedans, au lieu de la tourner en dehors (comme dans la racine); il est centrifuge au lieu d'être centripète. *Les faisceaux de la tige sont doubles, d'une seule espèce, et leurs deux moitiés, l'extérieure centripète, l'intérieure centrifuge, sont superposées sur le même rayon.* » L'auteur ajoute: « Ceci s'applique à tous les végétaux acrogènes. » « Les faisceaux de la feuille, dit-il encore un peu plus loin, dans la même note, sont doubles et d'une seule espèce, comme ceux de la tige, dont ils ne sont que la terminaison. » Mais le caractère différentiel des axes « tant végétatifs que floraux » serait, d'après M. Van Tie-

gheim, « d'avoir, à tout âge, *les faisceaux semblablement orientés et rangés symétriquement en cercles* ». En cela, la tige ressemblerait à la racine : « Les faisceaux doubles de la tige, dit-il, sont d'ailleurs toujours, comme les faisceaux simples de la racine, disposés et orientés, au milieu du parenchyme, avec une *symétrie parfaite* par rapport à une droite, et cette condition commune devient ainsi *le caractère anatomique de l'axe végétal tout entier* », tandis qu'au contraire, « dans toute la série des végétaux appendiculés, la feuille n'a ses faisceaux disposés et orientés symétriquement que par rapport au plan qui contient l'axe de symétrie de la tige et le rayon d'insertion. Ainsi, tandis que *l'axe végétal est symétrique par rapport à une droite, l'appendice n'est symétrique que par rapport à un plan* ». Grâce, d'une part, à la structure immuable qu'il accorde aux faisceaux, et, d'autre part, à la disposition également immuable qu'il leur assigne, M. Van Tieghem n'hésite pas à admettre qu'il sera toujours facile de reconnaître si un organe est de nature axile ou appendiculaire, s'il appartient à la racine ou à la tige, « sur un fragment minime et isolé » ; et mettant en pratique son double axiome, il a bâti sur ces bases la plupart de ses travaux scientifiques ; mais la nature se prête peu à l'établissement de formules aussi absolues, et des faits très nombreux ont montré que la loi de M. Van Tieghem est également erronée dans chacune de ses parties. Elle se trouve formellement contredite par les faits. En premier lieu, s'il est vrai que dans un grand nombre de tiges de Dicotylédones les faisceaux ont, comme on le sait depuis longtemps, leur liber en dehors et leur bois en dedans, disposés sur une même ligne rayonnante, on sait qu'il est un grand nombre de faisceaux caulinaires de ces plantes qui ont du liber à la fois en dehors et en dedans. Les Asclépiadacées, les Cucurbitacées, etc., ont été signalées par M. H. Molh comme se trouvant dans ce cas. M. Sanio a signalé, dans le *Tecoma radicans*, un liber intérieur abondant, séparé du bois par une couche de cambium qui produit à la fois du bois en dehors et du liber en dedans. Les exemples de ce genre sont aujourd'hui trop connus pour qu'il soit nécessaire d'y insister.

M. Trécul cite encore, contre la proposition de M. Van Tieghem, le fait des *Aralia edulis* et *racemosa*, dont la tige offre, indépendamment des faisceaux à liber intérieur, un deuxième cercle fibrovasculaire, disposé au pourtour de la moelle, dont les faisceaux sont inverses aux premiers, c'est-à-dire ont le bois en dehors et

le liber en dedans. La tige des *Nelumbium*, étudiée également par M. Trécul, offre des faisceaux à liber intérieur à côté de faisceaux dont le liber est tourné en dehors. Dans le rhizome des Nymphaeacées, « beaucoup de faisceaux sont épars, entre-croisés dans toutes les directions, et souvent anastomosés ; fréquemment, deux ou trois faisceaux y sont unis par leur partie vasculaire et, en conséquence, orientés d'une manière différente. Un résultat analogue est obtenu dans quelques genres d'Aroidées (*Dieffenbachia*, *Synгонium*, *Philolendron*, etc.) par l'union de deux, trois ou quatre faisceaux par leur liber. Ces faisceaux composés étant épars dans la tige, les faisceaux constituants ne peuvent avoir la même orientation. Ils font donc ainsi exception à la règle ». Dans les Monocotylédones, on sait aussi que les faisceaux ont à la fois du liber en dedans et du liber en dehors, parfois même tout autour de la portion vasculaire. Dans les Fougères, dont le savant botaniste que je viens de citer a décrit le premier les trachées, la position des faisceaux dans la tige ou la feuille et la situation de la portion vasculaire de ces faisceaux, par rapport aux autres éléments, sont extrêmement variables. « Dans les tiges de quelques espèces herbacées, dit M. Trécul, la position des petits vaisseaux est tout autre que dans les Phanérogames les plus communs. De ces petits vaisseaux sont parfois situés sur la face externe de chaque faisceau ; mais il y en a ordinairement plusieurs sur les côtes du faisceau qui regarde les faisceaux voisins. Là, j'ai trouvé quelquefois de vrais vaisseaux spiraux (*Phymatodes vulgaris*). » Dans la fronde des Fougères, la disposition des faisceaux est également très variée, et les vaisseaux scalariformes ou les trachées sont situés tantôt en dehors, tantôt en dedans. Dans les *Scolopendrium*, divers *Asplenium*, le *Cænopteris faniculata*, il existe deux arcs vasculaires, l'un à droite, l'autre à gauche, opposés par leur convexité, se partageant le pétiole dans sa longueur. Ces deux arcs restent séparés dans la portion inférieure du pétiole ; mais, plus haut, ils se réunissent par leur portion médiane convexe, de manière à former un x , dont les quatre branches sont pourvues de trachées au niveau de leurs extrémités. On voit que, dans les Fougères, comme dans les Phanérogames, et nous pourrions invoquer ici des faits tirés des autres plantes vasculaires, les faisceaux sont loin d'obéir d'une façon constante à la loi citée plus haut, d'après laquelle « les faisceaux axiles et libériens de la tige seraient toujours superposés l'un à l'autre, le libérien en dehors, le vasculaire en

dedans ». Ajoutons que, dans certaines plantes, même très élevées en organisation, on trouve des organes, soit axiles, soit appendiculaires, dont les faisceaux, ne prenant qu'un développement très restreint et n'offrant ni vaisseaux, ni bois, ni liber, ne pourraient fournir aucun renseignement sur la nature de l'organe auquel ils appartiennent. Parmi les organes appendiculaires qui se trouvent dans ce cas, j'ai cité les étamines d'un certain nombre de Rubiacées et les pétales du *Calluna vulgaris*. Dans les premiers de ces appendices, les faisceaux ne sont représentés que par un cylindre d'éléments allongés analogues à ceux que l'on trouve dans les Mousses, tous semblables entre eux. Dans les seconds, la structure est encore plus simple, car on n'y trouve aucune trace de faisceaux, et l'on ne voit même pas, dans le jeune âge, se produire la traînée de procambium qui marque le début de tout faisceau. Dans le réceptacle, de nature incontestablement axile, des Composées, j'ai signalé aussi la présence de certains faisceaux aussi rudimentaires que ceux des étamines des Rubiacées citées plus haut, c'est-à-dire réduits à une traînée d'éléments allongés, tous semblables, dans lesquels on ne peut distinguer ni bois, ni liber, ni aucun vaisseau.

En résumé, les nombreux faits que nous venons de citer, et qu'il serait facile de multiplier encore, montrent bien que la première partie de la loi de M. Van Tieghem ne peut être considérée que comme une pure hypothèse. Nous allons voir qu'il en est de même de la deuxième partie. Rappelons-en les termes : « Dans toute la série des végétaux appendiculés, le rameau a toujours ses faisceaux disposés et orientés symétriquement par rapport à une droite ; la feuille n'a jamais ses faisceaux disposés et orientés symétriquement par rapport à un plan, et les réciproques de ces deux propositions sont vraies. » Rappelons, en outre, que ces caractères, d'après M. Van Tieghem, se retrouvent toujours « sur un fragment minime et isolé d'un organe douteux quelconque », dont ils doivent infailliblement permettre de distinguer la nature axile ou appendiculaire. Des faits très nombreux montrent que cette proposition est également erronée en ce qui concerne les rameaux et en ce qui concerne les feuilles. Et d'abord est-il vrai que le caractère différentiel des axes « tant végétatifs que floraux » est « d'avoir, à tout âge, les faisceaux semblablement orientés et rangés symétriquement en cercle » ? et pouvons-nous admettre cette proposition, plus absolue encore, de M. Van Tieghem : « Partout

où un certain nombre de faisceaux, tous semblables, tous orientés de même, avec leurs trachées en dedans, seront rangés en cercle autour d'une *moelle homogène*, nous reconnaitrons dans ce système un axe. Mais qu'une scission du parenchyme se fasse entre les faisceaux, que leur orientation s'altère que leur disposition *circulaire* soit détruite ; que toutes ces choses arrivent à la fois *ou* qu'une seule se produise, nous devons déclarer, quelles que soient, d'ailleurs, la direction de ces faisceaux et les liaisons parenchymateuses qui continuent à les réunir, qu'ils sont appendiculaires, et qu'ils le sont à partir du point où le premier de ces changements dans l'ordre primitif s'est manifesté. »

Devons-nous admettre comme des vérités immuables et indiscutables des formules aussi absolues ? M. Trécul, qui s'est le premier vivement élevé contre elles, en a bien montré la vanité. Il a fait ressortir combien peu la plupart des axes des Monocotylédones se prêtent à cette exigence imaginaire d'avoir des faisceaux tous semblables, tous orientés de la même façon, rangés en cercle autour d'une moelle homogène, avec les trachées toujours situées en dedans. Il a montré, en outre, que ce criterium ne s'applique pas davantage à un certain nombre de Dicotylédones, telles que les Nymphéacées, les Pipéracées, quelques Araliacées, etc., qui n'ont pas de moelle homogène, les faisceaux étant dispersés dans le centre même de la tige. Ajoutons qu'il en est de même de la plupart des Cryptogames vasculaires, dans lesquelles il est impossible de voir une moelle homogène, entourée d'un cercle régulier de faisceaux. Parmi les exemples particuliers qu'il serait facile de multiplier, je me bornerai à citer quelques faits démonstratifs. Nous avons dit plus haut que le rhizome des Nymphéacées offre beaucoup de faisceaux très différemment orientés, épars dans le centre de son tissu parenchymateux, entre-croisés et anastomosés de diverses façons, par conséquent tout à fait rebelles à la loi de M. Van Tieghem. Le premier mérithalle des mêmes plantes s'y soustrait également, car il n'offre qu'un seul faisceau central. Dans les *Anagallis collina* et *arvensis*, le pédoncule floral, au moment où il se sépare de la tige, offre seulement deux faisceaux, l'un droit, l'autre gauche, qui restent complètement isolés dans toute la longueur du pédoncule et conservent leur situation primitive ; de sorte que le pédoncule est symétrique par rapport à un plan qui passe entre ses deux faisceaux et par l'axe de la tige, tandis que si l'on fait passer par son axe un autre plan, oblique

par rapport au premier, la symétrie n'existe plus. Ce pédoncule offre donc, non pas la symétrie assignée aux axes par M. Van Tieghem, mais celle qu'il assigne aux appendices. Le pédoncule floral du *Viola canadensis* n'a également que deux faisceaux un peu courbes dans sa portion inférieure ; mais plus haut ils se divisent, émettent deux bractéoles, et les quatre faisceaux produits, disposés suivant les angles d'un rectangle, se réunissent de nouveau en deux faisceaux plats et inégaux ; « de sorte, dit M. Trécul, que, dans cet organe, il n'y a pas symétrie dans toutes les directions par rapport à une ligne axile ou à une direction centrale ».

Dans un grand nombre de Dicotylédones, les rameaux, examinés au niveau de leur insertion sur la tige, n'offrent pas non plus la symétrie de leurs faisceaux par rapport à une ligne passant par le centre de la moelle, le cercle fibro-vasculaire étant, en ce point, interrompu sur la face du rameau qui regarde l'axe, et se présentant sous la forme d'un arc dont la concavité est intérieure et dont la convexité regarde en dehors. A ce même niveau, l'axe qui porte le rameau offre également, non pas un cercle complet, mais un simple arc fibro-vasculaire, dont la concavité est tournée vers la concavité de l'arc fibro-vasculaire du rameau. Une coupe transversale, faite en ce point, soit à travers la tige, soit à travers le rameau, ne pourrait donc nous donner l'idée d'organes axiles, si nous nous plaçons au point de vue de la loi de M. Van Tieghem. Parmi les nombreux exemples de ce fait, M. Trécul a cité la base des pédicelles floraux dépourvus de bractées axillantes de beaucoup de Crucifères (*Cheiranthus Cheirii*, *Arabis alpina*, etc.). Le même botaniste fait remarquer que le sinus basilaire du rameau peut même débiter par la division d'un seul faisceau (*Pteroneuron græcum*, etc.) ; beaucoup d'axes offrent encore la disposition en arc de leurs faisceaux au-dessus du point d'insertion de leurs feuilles, et possèdent, en ce point, la symétrie assignée aux appendices. Dans les Monocotylédones inférieures, les *Zostera* par exemple, on ne trouve souvent, au centre de la tige, qu'un seul faisceau. Dans l'*Elodea canadensis*, la tige n'a de vaisseaux que dans sa petite lacune axile, près du sommet seulement et quand la végétation est très active ; on n'aperçoit même parfois que les faisceaux des feuilles aboutissant à la lacune centrale, où ils peuvent se prolonger un peu par en haut et par en bas. Dans les plantes à rameaux très aplatis, comme certains *Phyllocladus*, *Epiphyllum*, *Rhopsalis*, *Xylophylla*, *Coccoloba*, etc., M. Tré-

cul fait remarquer, avec beaucoup de raison, que l'on ne trouve pas tous les faisceaux disposés en cercle autour d'une moelle centrale. M. Trécul insiste particulièrement sur la structure de quelques-unes de ces plantes. Dans le *Phyllocladus guianensis* et le *Rhipsalis ramulosa*, il n'existe, dans la partie moyenne des rameaux largement déprimés, qu'un petit axe fibro-vasculaire, « composé de plusieurs faisceaux, disposés autour d'un centre médullaire, il est vrai, mais cet axe, accompagné de tous les faisceaux qui en partent latéralement et qui se répandent dans le parenchyme où ils se ramifient et s'anastomosent, à la manière des nervures des feuilles, rappelle bien plus la nervure médiane de certaines feuilles qu'une tige véritable. Il est, en effet, *quantité de nervures médianes* dans lesquelles des faisceaux vasculaires sont disposés autour d'une moelle, et dans un grand nombre de pétioles ils le sont avec beaucoup de régularité (*Fatsia japonica*, *Panax Lessonii*, etc.). » La même structure se présente dans les rameaux aplatis des *Xylophylla*.

M. Dutailly a signalé, dans certains axes de Monocotylédones, des faits encore plus contraires à la loi de M. Van Tieghem. Il a montré que l'axe d'inflorescence des Graminées offre la structure d'une véritable feuille. Il en est de même des cladodes des *Ruscus* et *Danaiida*, qui sont, de plus, orientés de façon à avoir les vaisseaux et les fibres ligneuses tournés vers la face supérieure du cladode, et le liber vers sa face inférieure, et qui, par suite, offrent exactement la symétrie assignée aux feuilles par M. van Tieghem. Dans les rameaux stériles aciculaires des *Asparagus*, les faisceaux affectent, d'après M. Dutailly, un arrangement qui n'est ni celui de la tige ni celui de la feuille; ils sont au nombre de trois, inégaux et inégalement distribués au milieu des éléments ambiants.

Si la loi de M. Van Tieghem ne peut être admise, ainsi que le démontrent ces faits, en ce qui concerne la tige, elle ne peut pas l'être davantage pour les feuilles, qui, loin d'offrir toujours, dans la disposition de leurs faisceaux, la symétrie bilatérale par rapport à un plan, se présentent, au contraire, dans beaucoup de cas, soit avec la symétrie par rapport à une droite que M. Van Tieghem assigne aux seuls axes, soit dépourvues de toute symétrie, c'est-à-dire nous avons vu que l'étaient un certain nombre d'axes. Je me bornerai à reproduire ici quelques faits principaux. M. Trécul a rappelé la disposition en cercle des faisceaux dans les feuilles fistuleuses de l'*Allium Cepa* et les pétioles des Araliacées, dont la sy-

métrie est celle d'une tige. D'autres exemples, plus manifestes encore, de cette symétrie axile, ou d'absence complète de symétrie dans les feuilles des Dicotylédones, ont été récemment signalés par moi-même. Le pétiole principal d'une feuille de *Nandina domestica*, coupé transversalement près de son insertion, offre un certain nombre de faisceaux triangulaires, à sommet dirigé vers l'axe, disposés régulièrement suivant une ligne courbée en arc; plus haut, ils sont disposés autour d'un parenchyme central, analogue à la moelle des axes, suivant un cercle d'autant plus régulier que le pétiole est plus cylindrique; ils sont d'inégale grandeur, un petit alternant avec un grand, et tous sont séparés les uns des autres par des bandes rayonnantes de tissu parenchymateux, rappelant les rayons médullaires d'une tige. Tous ont leurs trachées dirigées vers le centre de la moelle; leur disposition, en ces points, est exactement, on le voit, celle qui est assignée aux axes par M. Van Tieghem. Il en est de même dans les pétioles secondaires; mais les pétiolules des folioles nous offrent de nouveau la disposition en arc qui existait dans le voisinage du point d'insertion du pétiole principal. Ainsi, la même feuille, suivant la hauteur à laquelle on la coupe, offre soit la structure axile, soit la structure appendiculaire. Le pétiole de l'*Euphoria longana* présente, près de son point d'insertion, des faisceaux disposés à peu près sans ordre au milieu du parenchyme; plus haut, leur symétrie est assez nettement bilatérale; vers le milieu de la longueur du pétiole, on trouve deux ordres de faisceaux: les uns formant un cercle très régulier autour d'une moelle centrale, les autres tantôt épars, tantôt agrégés de diverses façons, au milieu de cette moelle; enfin, dans les pétioles secondaires, ils sont toujours disposés suivant une ligne labyrinthiforme, dans laquelle il est impossible de reconnaître aucune symétrie, soit par rapport à un plan, soit par rapport à un axe. Le pétiole de l'*Anamirta Cocculus* offre, suivant la hauteur à laquelle on le coupe, soit la disposition circulaire, soit la disposition en arc. Dans le pétiole principal des *Cupania*, les faisceaux fibro-vasculaires forment un cercle très régulier autour d'une moelle centrale, comme dans une tige ligneuse; mais les pétioles secondaires offrent une symétrie bilatérale très marquée. Le *Roupala corcovadensis* offre une disposition très analogue. Les feuilles des Bignoniacées sont généralement très instructives à cet égard. Lorsque leur pétiole se transforme en vrille à son extrémité, on observe, dans la partie restée normale, une structure

appendiculaire assez manifeste, tandis que, dans la portion qui forme la vrille et qui n'est que le prolongement de la première, les faisceaux sont rangés symétriquement en cercle. Dans la vrille ligneuse du *Paragonia pyramidata*, il existe une zone très épaisse et très dure de faisceaux fibro-vasculaires, riches en bois, disposés en cercle parfait autour d'une moelle centrale qui se relie à l'écorce par des rayons médullaires. Il n'est pas de tige dont les faisceaux soient plus régulièrement symétriques par rapport à un axe central que ne le sont ceux de ce pétiole. Les feuilles des *Begonia* sont également fort intéressantes. Leurs faisceaux fibro-vasculaires sont tantôt dispersés, sans aucune symétrie, au milieu d'un parenchyme, comme ceux des Monocotylédones (*Begonia peltata*, etc.), tantôt disposés circulairement en dedans de l'écorce et séparés les uns des autres par de larges rayons parenchymateux. Dans un *Begonia* indien et dans le *B. incarnata*, où les faisceaux affectent cette disposition, il est impossible, sur la coupe transversale d'un rameau et d'une feuille du même pied, de distinguer l'axe de l'appendice. Il est également impossible de distinguer, sur une coupe transversale et à l'aide de la disposition des faisceaux, la feuille du rameau, dans le *Pterospermum acerifolium*. Dans la feuille du *Geranium anemonæfolium*, la disposition des faisceaux est encore régulièrement circulaire autour d'une moelle centrale, comme dans la tige la plus normale. Nous voyons ainsi qu'il existe des pétioles à structure tantôt axile, tantôt appendiculaire, tantôt tout à fait asymétrique, suivant la hauteur à laquelle on les coupe, à côté d'autres tellement semblables à la tige qui les porte, qu'on ne peut pas les en distinguer. On objectera peut-être la symétrie bilatérale des feuilles au niveau de leur insertion ; mais, outre que cette disposition n'existe pas toujours, nous avons vu plus haut que les faisceaux ont souvent leurs rameaux disposés en arc, soit au niveau de leur origine, soit au-dessus du point d'insertion de leurs feuilles.

Tous ces faits suffisent pour montrer la fragilité des axiomes de M. Van Tieghem et pour donner une idée des graves erreurs auxquelles s'exposeraient les débutants qui, à son exemple, essaieraient de transporter dans l'étude de la botanique, science d'observation et d'expérimentation, les habitudes et les procédés spéculatifs des sciences mathématiques. En résumé, dans les végétaux supérieurs, les caractères tirés de l'anatomie ne permettent pas plus que les autres de distinguer, d'une façon absolue, les orga-

nes axiles des organes appendiculaires. Si, dans un végétal déterminé, il est fréquemment possible, en faisant appel à tous les caractères, de diviser la plupart des organes en deux groupes, axiles et appendiculaires, il est cependant des parties qui, soit par leur structure, soit par leurs relations avec les parties voisines, ne se prêtent que très difficilement à cette distinction. De là les interminables discussions qui règnent entre les botanistes au sujet de la nature axile ou appendiculaire de certains organes, par exemple les carpelles, les placentas et les ovules des Phanérogames, tandis que tous sont d'accord pour reconnaître la nature foliaire des sépales, des pétales et des étamines. C'est qu'en réalité ces organes litigieux ont des caractères spéciaux qui les séparent et les rapprochent à la fois des rameaux et des feuilles. Si l'on envisage d'une façon générale les axes et les appendices des végétaux supérieurs, on trouve, entre ces deux séries d'organes, tous les intermédiaires possibles. Je conclus donc volontiers, avec M. Trécul, « qu'il est impossible d'établir des limites entre la tige et la feuille, entre l'axe et l'appendice, et que les branches d'une tige, les feuilles et les diverses parties de la fleur ne sont que des formes particulières de la ramification, destinées à remplir des fonctions différentes. »

Dans les végétaux inférieurs, dépourvus de faisceaux, il nous sera plus difficile encore d'admettre une distinction absolue entre les axes et les appendices. Nous avons vu, en effet, que même dans les plus élevés en organisation, s'il est possible, dans un groupe et dans un végétal déterminés, examinés dans leur ensemble, de trouver un caractère permettant d'y distinguer les appendices, ce caractère varie d'un groupe à l'autre et n'offre ni la constance, ni l'importance nécessaires pour permettre de le considérer comme un criterium absolu. Enfin, dans les Cryptogames inférieures, ces distinctions sont absolument impossibles, et quoique les diverses parties du végétal ne soient souvent pas toutes semblables les unes aux autres, nous ne pouvons y voir rien qui rappelle les appendices des végétaux supérieurs.

Impossible à établir dans les derniers groupes du règne végétal, difficile dans les Cryptogames vasculaires, relativement possible et même utile dans les Phanérogames, la division des organes en axiles et appendiculaires ne nous apparaît, en définitive, que comme un moyen artificiel de grouper nos connaissances, et non comme l'expression de différences réelles et absolues entre les

organes. Des transitions insensibles existent en effet entre les parties les plus dissemblables d'un végétal, et une certaine uniformité se maintient au milieu des variations de forme, d'organisation et de rôle physiologique des diverses parties.

Il est ordinairement plus facile de distinguer la tige de la racine que d'établir une distinction entre les organes axiles et les organes appendiculaires ; mais ici encore, si l'on veut trouver des caractères différentiels précis, il faut s'adresser aux végétaux les plus élevés en organisation. Dans les plantes inférieures, il est absolument impossible de séparer la racine de la tige, autrement qu'à l'aide des caractères physiologiques. Dans un *Vaucheria* par exemple, les appendices qui s'enfoncent dans le sol et servent à fixer le végétal, ne peuvent être considérés comme des racines que par l'analogie de leurs fonctions avec celles que remplit la racine des végétaux supérieurs. Il en est de même pour les crampons des Fucus, des Floridées et même pour les rhizoïdes des Mousses. Quelques Cryptogames vasculaires, comme les *Salvinia* et le *Psilotum*, n'ont aussi que des racines très rudimentaires. Le même cas est présenté par une Phanérogame, le *Lemanea arhiza*, qui est dépourvu de faisceaux. Cependant, quoique dans ces plantes les racines ne présentent pas de faisceaux et n'offrent pas l'organisation décrite plus haut comme caractéristique de ces organes, nous pensons qu'on ne peut pas séparer d'une façon absolue les poils radiculaires des *Vaucheria* et les racines des Phanérogames les plus élevées en organisation.

Dans ces dernières, les racines présentent un certain nombre de caractères qui permettent de les distinguer assez nettement de la tige et de ses rameaux. Leur extrémité est revêtue d'une coiffe ; leurs faisceaux primaires se développent de dehors en dedans ; elles ne produisent jamais, normalement, de feuilles ni de fleurs ; enfin, les faisceaux libériens primaires alternent avec les faisceaux ligneux. Mais, ce que nous avons dit à propos des organes axiles et appendiculaires peut être répété à propos des racines et des tiges ; là on trouve, entre les formes extrêmes et nettement distinctes de ces deux sortes d'organes, toutes les transitions imaginables.

ORGANES REPRODUCTEURS.

Nous avons vu déjà que dans les végétaux inférieurs il n'existe pas d'organes reproducteurs distincts, toute cellule pouvant

servir à la propagation de l'espèce. C'est là ce qui se passe par exemple dans tous les végétaux unicellulaires, chlorophyllés ou incolores. Dans ces végétaux cependant tous les individus ne se comportent pas à cet égard de la même façon et leur manière d'être varie avec les conditions dans lesquelles ils se trouvent. Les individus unicellulaires de la *Lerure de bière* nous en offrent un exemple frappant. Tandis que la plupart des individus bourgeonnent pour produire des cellules qui se séparent de la cellule mère après avoir acquis une certaine taille, d'autres servent à la multiplication et à la propagation de l'espèce à l'aide d'un procédé différent. Leur protoplasma se divise d'abord en deux ou en quatre masses distinctes, qui sont mises en liberté par la rupture de la membrane de la cellule mère et, après être restées en repos pendant un temps plus ou moins long, se mettent à bourgeonner (voir fig. 4). Un phénomène analogue nous est offert par les Bactéries, dont les individus peuvent se multiplier, soit par simple bipartition, soit par division de leur protoplasma, en un nombre variable de spores destinées chacune, après leur mise en liberté, à former, par simple allongement, un bâtonnet nouveau.

Dans les végétaux pluricellulaires les plus inférieurs, nous savons qu'il est impossible de distinguer des organes spécialement consacrés à la reproduction. Dans les *Spirogyra* par exemple (voir fig. 3), toutes les cellules d'un filament sont susceptibles de se conjuguer avec celles d'un autre filament; on ne peut par conséquent pas distinguer parmi elles de cellules reproductrices. Cependant, il est rare, en fait, que toutes les cellules d'un filament présentent le phénomène de la conjugaison. Lorsque deux filaments se trouvent en présence l'un de l'autre, on ne tarde pas à voir certaines cellules émettre des prolongements latéraux et se conjuguer, tandis que les autres, qui sont en apparence dans des conditions aussi favorables pour l'accomplissement de ce phénomène, ne le présentent pas. Il se produit donc ici une première sorte de différenciation entre les cellules d'un même filament, différenciation dont nous ignorons les causes, mais qui dépend incontestablement de conditions intérieures ou extérieures au végétal, parfaitement déterminées.

A mesure que l'organisation des végétaux pluricellulaires se complique, on voit certaines parties se différencier de plus en plus nettement en vue de la reproduction des individus et de la perpétuation de l'espèce, et bientôt on peut distinguer des cellules

ou des organes pluricellulaires qui ne paraissent pas avoir d'autre rôle que la multiplication. Ces organes évoluent dans deux directions tout à fait différentes : les uns servant à la reproduction de l'individu par eux-mêmes et sans qu'ils aient été influencés par d'autres organes analogues, ceux-là méritent le nom d'organes de la *reproduction sexuée* ; les autres restant inactifs jusqu'à ce qu'ils aient subi l'action d'organes analogues, ce sont les organes de la *reproduction asexuée*. Nous devons examiner les principales formes de ces deux sortes d'organes reproducteurs dans les principaux groupes de végétaux.

Organes de la reproduction asexuée.

La reproduction asexuée peut avoir lieu à l'aide de portions quelconques d'un végétal qui n'offrent aucun caractère spécial, mais qui se séparent, sous des influences plus ou moins faciles à déterminer, et vont se développer librement en un végétal nouveau, semblable à l'individu dont elles ont été détachées. Ce mode de reproduction asexuée est extrêmement fréquent, soit dans les végétaux inférieurs, où il se présente sous les formes les plus variées, soit dans les végétaux supérieurs, où il n'est guère moins varié.

Dans toutes les Algues filamenteuses, il suffit d'une cellule séparée du filament pour reproduire, par des segmentations successives, un filament nouveau. Tantôt cette séparation ne se produit que sous l'influence d'une cause accidentelle, d'un choc, d'une violence extérieure ; tantôt, au contraire, elle s'effectue en apparence spontanément, mais ses conséquences sont exactement les mêmes. Dans les Algues supérieures, ce mode de multiplication est plus rare. Dans les Fucacées il n'existe pour ainsi dire pas. Dans les Floridées il est très fréquent, surtout dans les formes inférieures de ce groupe ; un rameau de *Batrachospermum moniliforme*, par exemple, séparé du tronc principal, est susceptible de reproduire un pied nouveau de cette jolie Algue.

Dans les Champignons, la reproduction asexuée, à l'aide de fragments de l'appareil végétatif, est extrêmement fréquente, même dans les groupes les plus élevés. La moindre parcelle de mycélium d'un Agaric ou d'un Bolet suffit pour reproduire la plante. C'est sur cette propriété qu'est fondée la culture du Champignon de couche qui se fait à Paris sur une très large échelle.

Dans les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames, le même

procédé de reproduction asexuée est extrêmement fréquent et beaucoup utilisé par les horticulteurs. Nous savons déjà que dans un grand nombre de ces plantes il suffit de placer un fragment de rameau, de racine, ou parfois même de feuille, sur la terre humide ou dans l'eau, pour que des racines se développent et qu'un nouvel individu se produise. Nous savons que le marcottage, le bouturage, la greffe, etc., sont fondés sur cette propriété.

La reproduction asexuée peut encore, chez tous les végétaux, s'effectuer à l'aide d'organes spéciaux, différents des organes purement végétatifs et très variables dans leur forme et leur rôle suivant qu'on envisage tel ou tel groupe de végétaux. Nous n'avons pas la prétention de faire ici l'exposé complet des formes et de la structure que peuvent présenter ces petits organes; nous nous bornerons à passer en revue les plus importants et ceux qui se présentent le plus fréquemment.

Dans les Champignons, les organes spéciaux de la reproduction asexuée sont toujours des cellules qu'on peut réunir sous la dénomination commune de *spores*, mais qui se produisent dans des conditions très variables et affectent des formes très différentes, d'où la multiplicité des noms qui leur ont été assignés. Dans un grand nombre de Champignons, par exemple dans les Agarics, les Bolets, etc. (voir fig. 5) les spores se forment par bourgeonnement à la surface de cellules spéciales. Dans d'autres Champignons, au contraire, par exemple dans tous les Ascomycètes, elles se produisent dans l'intérieur des cellules qui leur donnent naissance. Le même Champignon peut du reste offrir des spores se produisant par ces deux modes; mais, dans ce cas, les formes des spores sont différentes suivant qu'elles naissent à la surface ou dans l'intérieur des cellules mères. Pour préciser les faits, prenons quelques exemples.

Dans l'*Amadouvier* (voir fig. 5), que nous étudierons comme exemple de Champignon *exosporé*, c'est-à-dire produisant des spores extérieures, les lames que l'on voit à la face inférieure du chapeau sont tapissées par une couche dite *hyméniale* de cellules claviformes, nommées *basides*, dont la grosse extrémité, dirigée en dehors, porte quatre petites pointes, et, au sommet de chacune de ces pointes, une spore elliptique. Quand on suit le développement des spores, il est facile de s'assurer qu'elles se produisent par bourgeonnement à la surface de la baside. Celle-ci émet d'abord quatre petites pointes saillantes, coniques, puis le sommet de chacune de ces pointes se renfle, le protoplasma s'accu-

mule dans la petite boule ainsi produite et celle-ci ne tarde pas à se séparer, par une cloison transversale, du pédicule qui la supporte.

Comme exemple de formation interne de spores, nous pouvons prendre une *Pezize* (fig. 78). La surface du réceptacle est tapissée par une couche de grandes cellules claviformes, très allongées, remplies de protoplasma granuleux. Dans celui-ci se montrent bientôt de six à huit noyaux, autour desquels se forment autant de cellules ou spores elliptiques, d'abord nues, s'entourant ensuite d'une enveloppe épaisse. Ces spores seront mises en liberté par la rupture de la membrane de la cellule mère, qui a reçu le nom d'*asque*, tandis qu'on donne aux spores elles-mêmes le nom d'*ascospores*. Dans l'*Agaric* comme dans la *Pezize*, la spore germe sous l'influence de l'humidité et donne naissance à un mycélium nouveau. Les deux cas que nous venons d'envisager ne sont pas les seuls qu'on puisse trouver.

Dans d'autres Champignons, les spores extérieures ou exospores peuvent se produire non plus par bourgeonnement, mais par une sorte de segmentation du sommet de la cellule mère, et cette segmentation se répétant un certain nombre de fois, les spores peuvent, si elles ne se séparent pas les unes des autres, former, au sommet de la cellule qui les a produites, des chapelets plus ou moins longs. Ce fait nous est présenté par une Moisissure très fréquente, le *Penicillium glaucum*, qui se développe à la surface des fruits pourris (fig. 4), etc. Dans ce cas on désigne très fréquemment les spores sous le nom de *conidies*.

Un grand nombre de Champignons produisent, par le procédé que nous venons d'indiquer, des conidies qui ont reçu des noms spéciaux, parce que les cellules qui leur donnent naissance sont

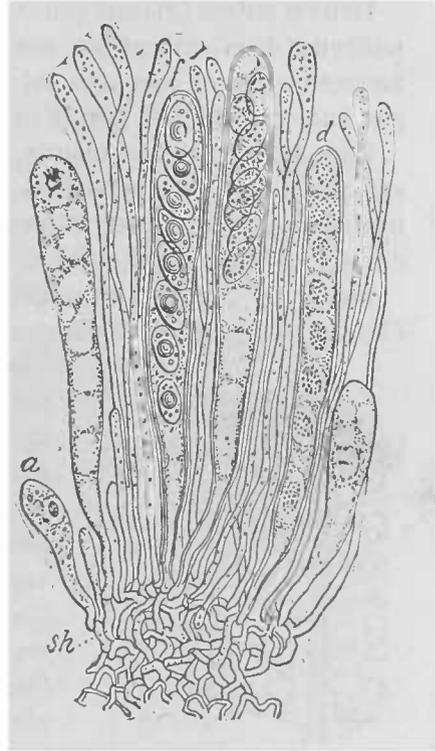


Fig. 78. *Peziza convecula*. sh, couche sous-hyméniale; a, asques entremêlés de paraphyses. (Sachs.)

elles-mêmes placées dans des organes spéciaux. Le *Puccinia Graminis*, par exemple, produit, sur les feuilles de l'Épine-vinette, des sortes de coupes, tapissées d'une couche de cellules qui portent des chapelets de conidies ; dans certaines coupes, nommées *acidioms*, les conidies sont arrondies, tandis que dans d'autres de forme un peu différente, nommées *spermogonies*, elles sont allongées en bâtonnets très petits et ont reçu le nom de *spermaties*.

Dans d'autres Champignons, il se produit des spores mobiles, pourvues de eils vibratiles, nommées *zoospores*. Le rôle de toutes les formes de spores asexuées est très variable et nous ne pensons pas que ce soit ici le lieu d'en parler.

Dans les Algues, on trouve, comme dans les Champignons, des exospores et des endospores, des spores mobiles et des spores immobiles, et aussi des formes et des modes de production de ces corps extrêmement variables.

Dans les groupes de végétaux supérieurs aux Algues et aux Champignons, les organes spéciaux de la reproduction asexuée ne

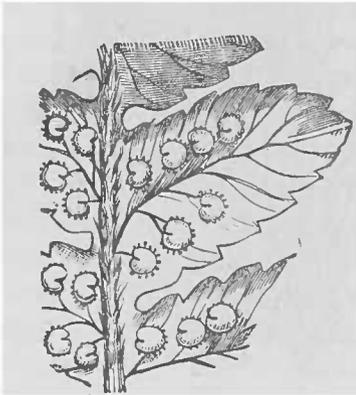


Fig. 79. *Aspidium Filix mas*.
Foliolle fructifère.

sont plus de simples cellules, mais des masses cellulaires plus ou moins considérables, et, si les spores existent encore, elles ne donnent plus naissance directement à une plante semblable à celle qui les a produites, mais à un végétal de forme très différente. C'est d'ailleurs ce qui se produit déjà sur un certain nombre de Champignons. Dans les Fougères, par exemple, la plante feuillée que tout le monde connaît sous le nom de « Fougère » produit, sans aucun phénomène de fécondation préalable, des *spores* qui, au lieu

de donner naissance à une plante semblable, produisent une très petite lame verte, connue sous le nom de *prothalle*. A la surface de cette lame se développent des organes mâles et femelles, et la cellule femelle, après la fécondation, produit la plante qui portera les spores. Cette dernière, n'ayant pas d'organes reproducteurs, a reçu le nom de *génération asexuée*, tandis que le prothalle est connu sous le nom de *génération sexuée*.

Des spores de même ordre se rencontrent non seulement dans toutes les Fougères, mais encore dans les Rhizocarpées, les Lycopo-

diacée, les Equisétacées, les Mousses, etc. Dans tous ces végétaux, les spores produisent une génération sexuée qui, à son tour, donne

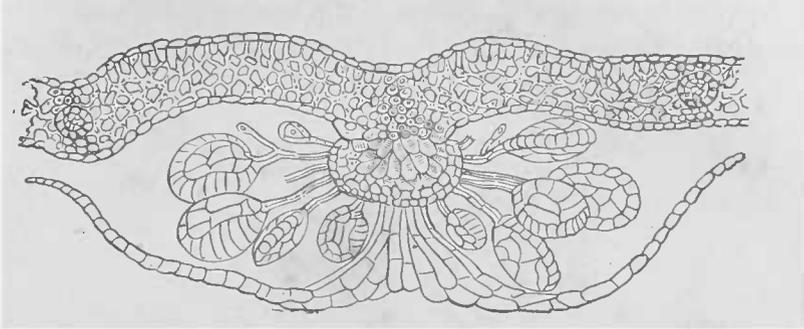


Fig. 80. Coupe verticale d'un lobe de feuille d'*Aspidium*, passant par un sore (d'après Sachs).

naissance à une génération asexuée, ce qui fait dire que dans ces plantes il y a *alternance de générations*.

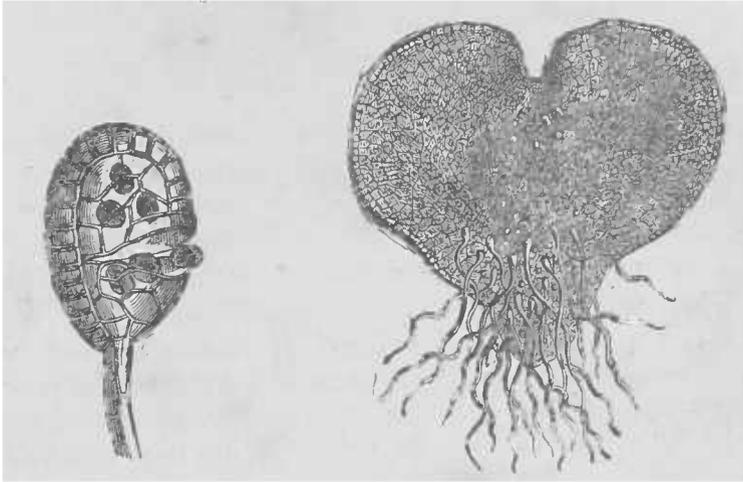


Fig. 81. Sporangie d'*Aspidium Filix*. Fig. 82. Prothalle adulte de l'*Aspidium Filix mas* après la déhiscence.

Les spores ne sont d'ailleurs pas les seuls organes spéciaux de reproduction asexuée que ces végétaux présentent.

Dans les Mousses, par exemple, les procédés de multiplication asexuée sont extrêmement variables. On trouve d'abord des spores asexuées qui produisent une sorte de végétal filamenteux ou plus rarement lamelleux, très réduit de dimensions, nommé *protonéma*, sur lequel se forme, par simple bourgeonnement, la plante feuillée qui portera des organes reproducteurs. Ici

done c'est la plante feuillée qui est sexuée et le protonéma ou prothalle qui est asexué, contrairement à ce qui a lieu chez les Fougères. La reproduction asexuée des Mousses peut encore s'effectuer par d'autres procédés. Certains articles du protonéma peu-

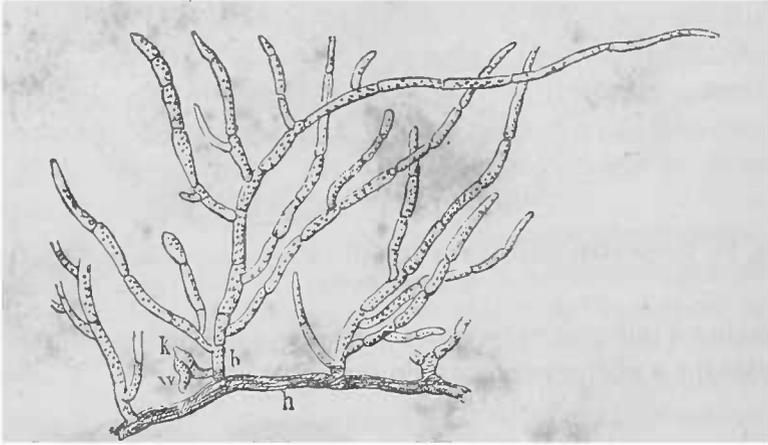


Fig. 83. Prothalle de *Funaria hygrometrica*. (Sachs.)

vent s'isoler des autres, rester au repos pendant quelque temps, puis s'allonger et se segmenter, pour produire un nouveau protonéma, sur lequel se développeront des tiges feuillées. Tout poil radiculaire de certaines

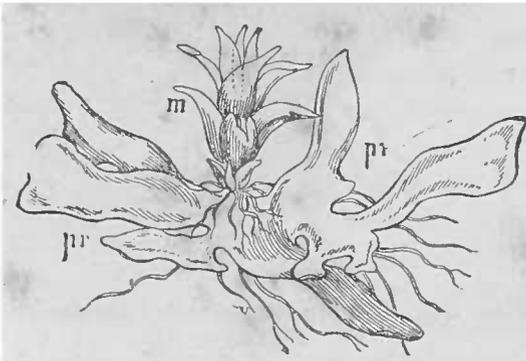


Fig. 84. *Sphagnum acutifolium*. Proembryon lamelliforme *pr*, produisant une plante feuillée *m*. (Schimper.)

Mousses peut encore donner naissance à un protonéma qui produira des tiges feuillées. Dans d'autres, les feuilles peuvent allonger certaines de leurs cellules en poils qui se ramifient en véritable protonéma, lequel produit des tiges

feuillées. Dans un certain nombre de Mousses, il se produit, au sommet de la tige feuillée, à la place d'organes sexués, des bulbilles ou propagules, constituées par des corps pluricellulaires, pédiçulés, qui, après avoir atteint une certaine taille, se détachent, tombent sur le sol, et y donnent naissance à un protonéma qui produira des

tiges feuillées. On voit que, dans un grand nombre de ces cas, la tige unicellulaire, asexuée, qui normalement produit le protonéma, peut être remplacée par des organes pluricellulaires, tels que des poils, des propagules, des articles de protonéma, etc.

Dans les Phanérogames, les organes de la reproduction asexuée sont très répandus, mais ils ne sont pas aussi nettement différenciés que dans les Cryptogames. Ce sont toujours des portions de l'appareil végétatif qui prennent une structure spéciale et qui, après s'être détachées, sont capables de reproduire une plante nouvelle. Dans la Pomme de

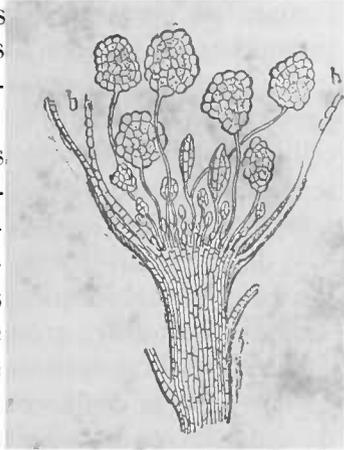


Fig. 83. *Tetraxis pellucida*.
Sommet de tige portant des
propagules pédicellées (d'après
Sachs).

terre, par exemple, ce sont des rameaux souterrains qui se renflent, se gorgent d'amidon ou autres matériaux de réserve, et persistent, tandis que tout le reste de la plante se détruit, de façon à produire l'année suivante une plante nouvelle. Dans la Ficaire, certains bourgeons de la tige aérienne se gorgent également de matériaux nutritifs, de façon à prendre la forme de petites sphères sur lesquelles on ne voit que des rudiments de feuilles ; puis ces bourgeons se détachent, produisent sur le sol humide des racines et donnent une plante feuillée, semblable à celle qui les a produits. Nous ne voulons pas passer ici en revue tous les organes analogues que peuvent présenter les Phanérogames ; bornons-nous à répéter que ce sont toujours des organes végétatifs modifiés.

Organes de la reproduction sexuée.

Pour donner au lecteur une idée nette des variations infinies qui peuvent être présentées par les organes de la reproduction sexuée, nous nous trouvons dans la nécessité d'étudier ces organes dans un certain nombre de plantes que nous emprunterons à tous les groupes principaux du règne végétal. Cette étude pourra, jusqu'à un certain point, tenir lieu de celle de la taxinomie des plantes qui ne peut trouver place dans un ouvrage de la nature de celui-ci.

Ainsi que nous l'avons dit déjà plus haut, les végétaux les

plus inférieurs ne présentent pas d'organes nettement différenciés pour la reproduction sexuée. Les Algues et les Champignons les plus inférieurs ne se multiplient que par segmentation. Les Conjuguées, parmi les Algues, et les Zygomycètes, parmi les Champignons, sont les premiers groupes dans lesquels on puisse constater l'existence d'une sorte de multiplication sexuée. Deux cellules différentes fondent, en effet, leur protoplasma en une seule masse, en une cellule unique qui, par des segmentations successives, donnera naissance à une plante nouvelle. Nous avons déjà dit comment la chose se passe dans une Algue du groupe des Conjuguées, le *Spirogyra*. Nous pouvons emprunter un autre exemple à un autre groupe d'Algues, celui des Diatomacées. Ces petits végétaux unicellulaires sont remarquables par la propriété qu'ils ont de se déplacer dans l'eau, et par le test siliceux, formé de deux valves emboîtées l'une dans l'autre, qui enveloppe leur protoplasma. Ils présentent, comme les *Spirogyra*, le phénomène de la conjugaison. Deux individus se rapprochent l'un de l'autre et se juxtaposent par leurs faces latérales ; puis les valves siliceuses qui les recouvrent s'écartent et leur protoplasma se réunit en une seule masse qui sécrète deux nouvelles valves siliceuses. On ne peut pas dire qu'ici il y ait des organes reproducteurs, puisque le végétal tout entier prend part à l'acte dont nous venons de parler, mais on est obligé de considérer le phénomène de la conjugaison comme une véritable reproduction sexuée. La fonction existe donc avant qu'il se soit produit un organe spécial pour cette fonction.

Dans les Champignons Zygomycètes, qui forment un groupe de végétaux incolores parallèle au groupe des Algues Conjuguées, qui sont chlorophyllées, on peut distinguer de véritables organes de reproduction sexuée, certaines parties du végétal prenant seules part à la conjugaison. Nous pouvons prendre comme exemple le *Rhizopus nigricans*, Moisissure très commune à la surface des fruits charnus. Ce Champignon est constitué par des filaments cellulaires de mycélium, très ramifiés, étalés à la surface du fruit. De ce mycélium s'élèvent des branches de deux ordres : les unes, destinées à la reproduction sexuée, se renflent en boule à leur extrémité libre, qui se sépare bientôt par une cloison transversale ; puis le protoplasma de cette cellule sphérique se divise en nombreuses spores asexuées. D'autres branches se comportent différemment, elles se dirigent en se courbant, au-devant l'une de l'autre, jusqu'à ce qu'elles se touchent par leurs extrémités ;

ces dernières se renflent alors, puis s'isolent par des cloisons transversales. Le point par lequel elles se touchent se détruit bientôt, le protoplasma des deux renflements se réunit en une masse unique, nommée *zygospore*, qui, après un certain temps de repos, produira un mycélium nouveau. Il y a là, on le voit, un phénomène tout à fait semblable à la conjugaison des *Spirogyra* : mais, tandis que dans les *Spirogyra* toutes les cellules végétatives sont susceptibles d'offrir le phénomène de la conjugaison, dans la Moisissure certaines cellules de forme spéciale jouissent seules de cette faculté et méritent bien par conséquent la dénomination d'organes de reproduction.

A partir de ces groupes, plus nous nous élèverons dans le règne végétal et plus nous verrons les organes de la reproduction sexuée se différencier, mais le phénomène essentiel restera toujours le même ; il consistera toujours dans la fusion de deux masses protoplasmiques, préalablement distinctes, en une masse unique qui reproduira le végétal par de simples divisions plus ou moins répétées ; les seules complications qui se présenteront seront offertes par les parties destinées à produire les cellules qui doivent se conjuguer, parties qui constituent les organes reproducteurs.

Les Champignons Discomycètes offrent des organes reproducteurs analogues aux précédents, mais plus compliqués. Nous pouvons prendre comme exemple les Pezizes ou Oreilles de Judas, petits Champignons en forme de coupes, qui croissent abondamment dans les prairies humides. Le mycélium se développe sur le sol ou au-dessous de sa surface ; il est formé, comme dans tous les Champignons, de filaments cylindriques entrelacés dans tous les

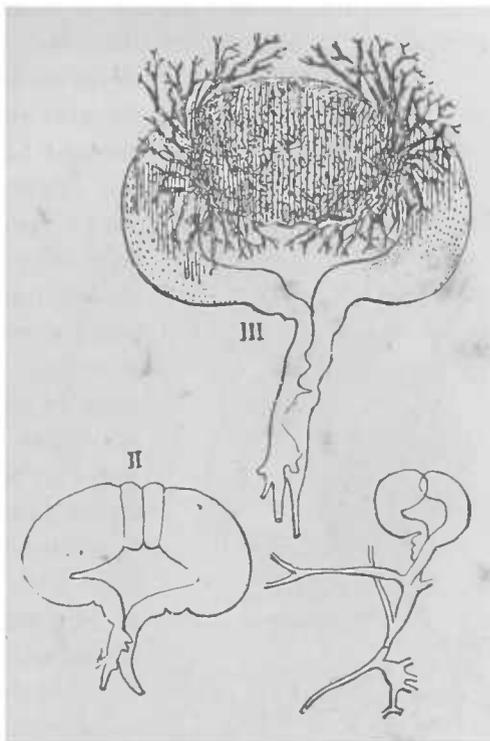


Fig. 86. *Phycomyces nitens*. Phases successives de la conjugaison. (Van Tieghem.)

sens. Sur certains points, ce mycélium émet des branches aériennes dressées, plusieurs fois ramifiées, portant à leur sommet les organes de la reproduction sexuée. Pour former ces organes, la cellule terminale de l'un des rameaux aériens se renfle en boule et émet un prolongement tubuleux, court, recourbé ; l'un des articles du même rameau, situé au-dessus

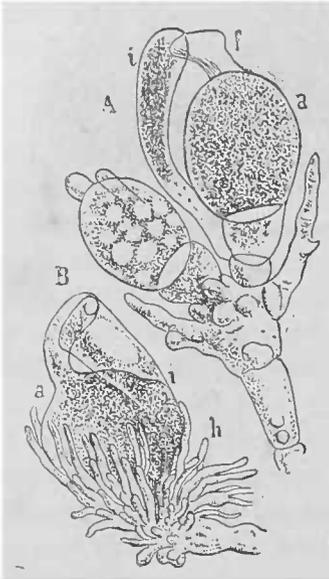


Fig. 87. *Peziza confluens*. Appareil copulateur: A, au moment de la fécondation; B, après la fécondation. En *h* se forment les filaments qui constitueront le réceptacle fructifère. (Tulasne.)

de cette vésicule, émet alors un prolongement tubuleux beaucoup plus long que le premier. Le tube le plus long se dirige vers l'autre et applique son extrémité contre la sienne ; les membranes se détruisent au niveau du point de contact, et le protoplasma du tube le plus long va se fondre dans celui du tube le plus court. Puis le premier de ces tubes, que l'on nomme *pollinode* et que l'on considère comme le mâle, se flétrit, tandis que la vésicule qui a émis le second continue à vivre et a reçu le nom d'*organe femelle*. Après qu'elle a été fécondée, des phénomènes fort intéressants se produisent autour d'elle. La branche mycéliale qui la porte émet au-dessous d'elle un très grand nombre de petites branches qui s'allongent rapidement et forment à la cellule femelle une sorte d'enveloppe. Celle-ci émet

ensuite des filaments qui s'allongent et qui finissent par former la coupe de Pezize dont nous avons parlé au début. Sur la face concave de cette coupe, on ne tarde pas à voir se développer des cellules en forme de massue, que nous connaissons déjà sous le nom d'*asques*, et dont le protoplasma se divise en spores asexuées.

Des phénomènes assez analogues à ceux dont nous venons de parler se produisent dans un groupe d'Algues qui a reçu le nom de *Floridiées*. Nous nous bornerons à étudier le type le plus simple des organes reproducteurs sexués de ce groupe, type bien étudié dans les *Nematium*, petites Algues marines formées par des cellules cylindriques disposées bout à bout et affectant la disposition de petits arbres très ramifiés. A la base de l'un des rameaux, naît une petite cellule ovale, qui s'allonge, puis se divise en deux par

une cloison transversale. La cellule supérieure se divise une fois en deux encore, pour donner naissance à un très court ramuscule, composé seulement de trois ou quatre articles superposés. Les articles supérieurs ne se développeront pas davantage et formeront le pied d'un organe que nous allons étudier sous le nom de *cystocarpe*. La cellule terminale du ramuscule continue à croître; elle prend une forme conique, et bientôt son sommet s'allonge en un long poil, qui a reçu le nom de *trichogyne*, et qui se distingue, par son contour très réfringent, des autres poils que porte la plante. Tout cet ensemble constitue l'organe femelle, qui est alors prêt pour la fécondation. Les organes mâles sont constitués chacun par une seule cellule, nommée *anthéridie*, développée, sur d'autres rameaux, par bourgeonnement. On trouve d'habitude, au sommet d'une

même branche, tout un petit bouquet de ces anthéridies. Chaque anthéridie donne naissance, par contraction de son protoplasma, à une petite cellule nue, nommée *anthérozoïde*, arrondie et dépourvue de cils vibratiles. Lorsque les anthérozoïdes se trouvent en contact avec le sommet d'un trichogyne, et ce contact est souvent amené par les Infusoires qui transportent les anthérozoïdes, ces derniers se soudent au trichogyne et leur protoplasma se fusionne sans doute avec celui de ce dernier. L'anthérozoïde est donc l'organe mâle, et le trichogyne l'organe femelle ou, du moins, le tube récepteur de l'organe femelle, tube analogue à celui que nous avons décrit dans la *Pezize*. Après la fécondation, la partie conique qui forme la base du trichogyne se divise, par des cloisons verticales, en plusieurs cellules qui s'agrandissent, deviennent saillantes et forment une petite masse irrégulièrement lobée. Les cellules qui composent cette dernière pro-

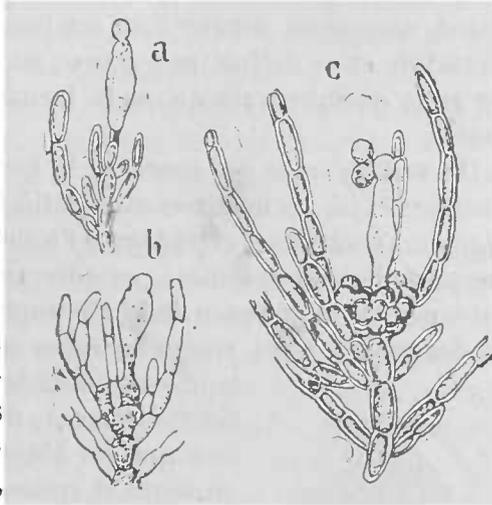


Fig. 88. *Batrachospermum moniliforme*. a, trichogyne au sommet duquel est soudé un anthérozoïde; b, le cystocarpe commence à se former à la base du trichogyne; c, le cystocarpe est formé à la base du trichogyne (Thuret et Bornet.)

duisent, par des segmentations transversales, un glomérule de filaments très courts, ramifiés dichotomiquement. La cellule terminale de chaque filament donne ensuite naissance à une spore asexuée qui reproduit une nouvelle plante. L'ensemble de ces filaments sporifères a reçu le nom de *cystocarpe*. Pendant que ces phénomènes se produisent, la partie supérieure du trichogyne se flétrit, comme un organe dont les fonctions sont terminées; elle se tortille et se détruit peu à peu, au point que c'est à peine s'il en reste quelque trace quand la formation du cystocarpe est terminée.

On voit qu'en ce qui concerne la formation des organes reproducteurs et les phénomènes consécutifs à la fécondation, les Champignons Ascomycètes et les Algues Floridées constituent deux groupes parfaitement parallèles, ne différant l'un de l'autre que par l'absence ou la présence de la chlorophylle, et par ce fait que, dans les Ascomycètes, les spores asexuées se forment intérieurement, tandis que, dans les Floridées, elles se forment extérieurement; de telle sorte qu'on pourrait dire que les Ascomycètes sont des Floridées incolores et endosporées.

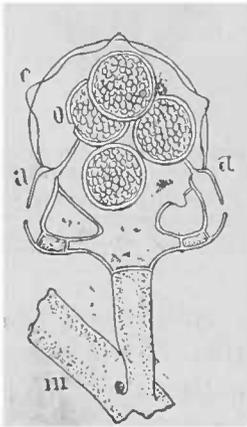


Fig. 89. *Achlya racemosa*. Fécondation des oospores *o* par les antheridies *a.a.* (Pringsheim.)

Les Algues de la famille des Siphonées et les Champignons du groupe des Saprolognés représentent encore deux groupes tout à fait parallèles, au point de vue des organes de la reproduction sexuée, en même temps qu'une des deux subdivisions des Saprolognés, celle des *Achlya*, sert d'intermédiaire entre les Zygomycètes et l'autre groupe des Saprolognés. Les exemples suivants montreront l'exactitude de ces considérations. Les Saprolognés vivent dans l'eau, sur le corps des insectes en décomposition; leur mycélium pénètre dans le corps de l'animal, pour y puiser les éléments nutritifs, et il émet des branches aériennes qui servent, les unes à la reproduction asexuée, dont nous n'avons pas à nous occuper ici, les autres à la reproduction sexuée. Ces dernières produisent, à leur extrémité, un renflement sphérique qui s'isole bientôt à l'aide d'une cloison transversale. La cellule sphérique ainsi formée a reçu le nom d'*oogone*: son protoplasma se divise bientôt, d'abord en deux, puis en quatre masses ou davantage qui

constituent, sous le nom d'*oosphères*, autant de cellules femelles. Pendant que cet organe se forme, le filament qui le supporte émet une ou deux ramifications tubuleuses dont les extrémités s'isolent et constituent autant d'organes mâles ou *anthéridies*. Ces dernières vont appliquer leur extrémité contre l'oogone, dont la paroi se détruit au niveau du point de contact. La paroi des anthéridies se rompant également, le protoplasma qu'elles contiennent et qui représente l'élément mâle pénètre dans l'oogone et va se fusionner avec celui des oosphères ou cellules femelles ; celles-ci, après la fécondation, s'entourent d'une membrane, sont mises en liberté par la destruction complète de la paroi de l'oogone et donnent, en germant, une plante nouvelle.

Dans un autre type de Saprolégnés, les *Monoblepharis*, l'oogone se forme comme dans les *Achlya*, mais les anthéridies se comportent différemment. Leur protoplasma se divise en un grand nombre de petites cellules mâles ou anthérozoïdes, munies d'un long cil raide ; après leur mise en liberté, elles montent en glissant le long de l'oogone, y pénètrent par un orifice de la paroi, et vont se fusionner avec les cellules femelles, pour les féconder.

Comme exemple d'Algues Siphonées, nous pouvons prendre le *Vaucheria sessilis* (voir fig. 7, p. 8.), qu'on trouve très fréquemment sur la terre humide des serres. La plante est formée, ainsi que nous l'avons exposé dans la première partie de cet ouvrage, par une seule cellule cylindrique, ramifiée au-dessus de son sommet et pouvant atteindre jusqu'à 20 et même 30 centimètres de long. Elle est fixée au sol par une de ses extrémités, qui produit des appendices radiciformes, incolores ; dans tout le reste de son étendue, son protoplasma est coloré en vert par la chlorophylle. Pour la reproduction sexuée, il se forme, sur un point de la cellule végétative, un renflement ovoïde qui s'isole, après avoir atteint une certaine taille, à l'aide d'une cloison. C'est l'*oogone* ou organe femelle. Son protoplasma se condense en une seule cellule femelle ; puis son extrémité se perce d'un orifice qui donnera passage aux cellules mâles. Tandis que l'oogone se forme, un autre renflement se produit à son côté ; mais celui-ci est plus étroit et son protoplasma ne contient que peu de chlorophylle ; en s'allongeant, il prend la forme d'un tube recourbé en crochet sur lui-même. La portion terminale du tube se sépare ensuite de la portion basilaire par une cloison transversale et devient une anthéridie dont le protoplasma se

divise en un grand nombre de petits anthérozoïdes, munis de deux cils dirigés l'un en avant, l'autre en arrière. Ces petites cellules mâles se portent vers l'oogone, y pénètrent par l'orifice dont il est muni, et vont se fondre dans la cellule femelle, pour la féconder. La cellule femelle s'entoure ensuite d'une membrane, puis, après un certain temps de repos, elle produit, en s'allongeant, une plante nouvelle.

Dans les Algues les plus élevées en organisation, celles du groupe des Fucacées, les organes reproducteurs sexués sont un peu plus compliqués dans leur structure que dans les groupes précédents.

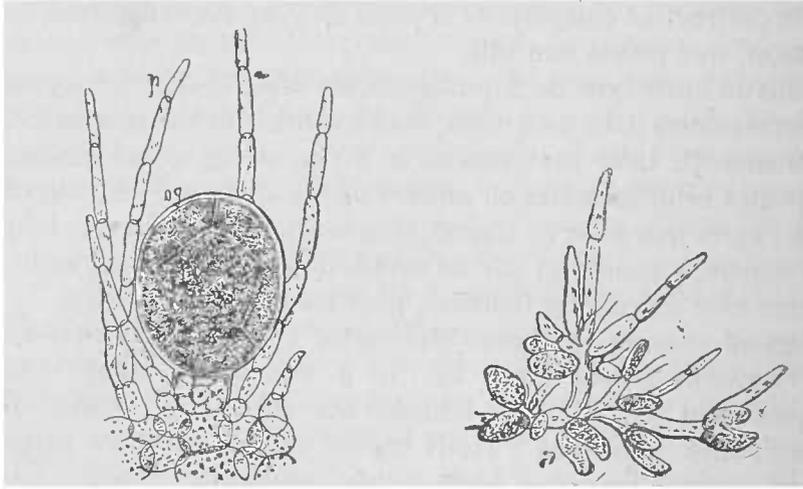


Fig. 90. Oogone de *Fucus vesiculosus*, entouré de paraphyses, *p* ; dans l'oogone le protoplasma est déjà segmenté et les oosphères sont formées. (Thuret.)

Fig. 91. *Fucus vesiculosus*.
Anthéridies.

Dans les Champignons supérieurs, les Basidiomycètes, nous ne connaissons pas les organes reproducteurs. Comme type des Fucacées, on peut prendre le *Fucus vesiculosus*, dont nous avons déjà parlé (p. 15). Les organes reproducteurs sont situés à l'extrémité renflée des rameaux, et ils sont logés dans des cavités désignées sous le nom de *conceptacles*. Les conceptacles sont très profonds et ne communiquent avec l'extérieur que par un orifice étroit, mais ils sont tapissés par un épiderme qui n'est que la continuation de l'épiderme qui recouvre le reste de la plante. Ce sont ces cellules épidermiques qui donnent naissance aux organes reproducteurs sexués, lesquels sont isolés dans des conceptacles portés par des pieds différents. Les organes mâles ou *anthéridies*

se présentent sous la forme de petits sacs ovoïdes, représentant des branches renflées de poils ramifiés. Le protoplasma de chaque anthéridie se divise en un grand nombre d'anthérozoïdes elliptiques, avec une extrémité très pointue et deux cils vibratiles, l'un en avant, l'autre en arrière. Les organes reproducteurs femelles ou *oogones* représentent aussi des poils modifiés. Chaque oogone est formé d'un pédicule court, unicellulaire, et d'une très vaste cellule sphérique, dont le protoplasma se divise en huit cellules femelles ou *oosphères*. La membrane de l'oogone est manifestement dédoublée en deux couches : l'une externe, peu élastique, se déchire après la formation des oosphères ; l'autre interne, très élastique, se détache après l'ouverture de la précédente et persiste autour des oosphères après leur mise en liberté. Plus tard, cependant, cette membrane se déchire à son tour, les oosphères se dispersent, et les anthérozoïdes, qui les rencontrent dans l'eau, s'appliquent en grand nombre à leur surface et les font tourner pendant quelques instants, puis se fusionnent avec elles. Les oosphères fécondées produisent, en germant, une plante nouvelle.

Dans les Characées, les organes de la reproduction sexuée sont fort intéressants à étudier, mais ils rappellent beaucoup ce que nous venons de trouver dans les Algues.

Le *Chara fragilis*, que l'on peut prendre comme exemple de ce petit groupe dans lequel entrent seulement les deux genres *Chara* et *Nitella*, est une plante abondante dans les eaux douces de notre pays, où elle vit fixée sur le fond et complètement submergée. Sa tige est formée d'une seule rangée de cellules cylindriques, très allongées, dis-

sposées bout à bout. Au niveau des points d'union de ces cellules naissent des verticilles de feuilles unicellulaires en forme de baguettes pointues. Au niveau de chaque verticille foliaire il naît un seul rameau dans l'aisselle de la feuille la plus âgée. Les organes reproducteurs mâles et femelles sont produits au niveau de

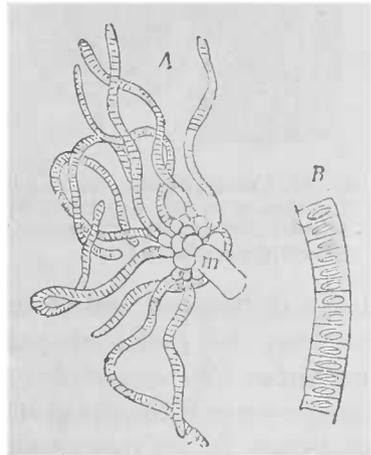


Fig. 92. *Chara fragilis*. A, un manubrium, *m*, avec ses têtes et ses fouets; B, un fragment de fouet grossi, pour montrer qu'il est formé de cellules juxtaposées dans lesquelles se forment les anthérozoïdes.

chaque verticille par la même branche foliaire. L'organe femelle, *oogemme*, est elliptique et porté par un pied court, unicellulaire. Sa paroi est formée par cinq cellules tubuleuses, enroulées en spirale autour d'un axe qui est représenté par six cellules superposées.

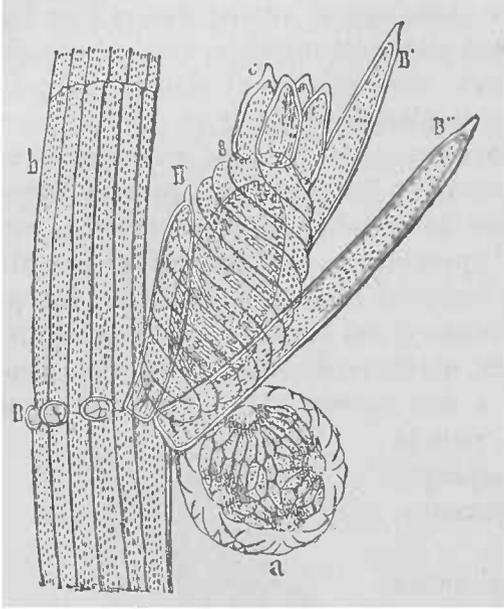


Fig. 93. *Chara fragilis*. Nœud portant une anthéridie, a, et une oogemme. S; b, tige; B, folioles stériles; B', B'', autres folioles bien développées. (Sachs.)

C'est la cellule terminale de ce petit axe qui représente l'élément femelle ou *oosphère*. Les organes mâles ou *anthéridies* se présentent sous l'aspect de petits corps arrondis, rouges. La paroi de chaque anthéridie est formée par huit cellules aplaties connues sous le nom d'*écussons*, à membranes formant des plis rayonnés qui donnent aux cellules un aspect lobé. Chaque écusson porte sur sa face interne une cellule cylindrique qui s'enfonce dans la cavité de l'anthéridie, et qui a reçu le nom de *manubrium*. L'extrémité in-

terne de chaque manubrium porte une petite cellule arrondie nommée *tête*; celle-ci porte six cellules également arrondies, nommées *têtes secondaires*; enfin chaque tête secondaire porte quatre longs filaments grêles ou *fouets*, enroulés sur eux-mêmes et divisés en un très grand nombre de petites cellules discoïdes qui produisent chacune un *anthérozoïde* ou cellule mâle. Les anthérozoïdes sont mis en liberté par la rupture des parois de leurs cellules mères; ils sont allongés et terminés, au niveau de leur petite extrémité, par deux longs cils vibratiles; ils vont à la rencontre de la cellule femelle et la fécondent en se fondant avec elle. La cellule femelle donne naissance non pas à une plante semblable à celle qui l'a produite, comme nous avons vu que cela se passe dans les groupes précédents, mais à une petite plante rudimentaire ou *protonéma*, formée de quelques cellules disposées bout à bout et destinée à produire elle-même la plante sexuée

dont les caractères ont été exposés plus haut. Nous avons là un des faits dits de génération alternante dont nous avons parlé plus haut et que nous retrouverons désormais, sous une forme ou sous une autre, dans tous les groupes de Cryptogames qu'il me reste à passer en revue.

Dans les Hépatiques, comme dans les Characées, la plante feuillée produit directement les organes de la reproduction sexuée. Dans le *Marchantia polymorpha* que nous pouvons étudier comme exemple du groupe, les organes végétatifs sont représentés par une lame verte, lobée, portant à sa face inférieure des poils radiculaires et des feuilles rudimentaires et sur sa face supérieure les organes mâles et femelles distribués sur des pieds différents et portés par des sortes de rameaux hauts d'environ un centimètre, désignés sous le nom de *réceptacles*. Les réceptacles sont formés d'un pédicule cylindrique terminé par un plateau qui contient les organes reproducteurs. Les organes mâles sont représentés par de petits sacs elliptiques ou *anthéridies*, contenant un grand nombre de cellules arrondies, dans chacune desquelles se forme un *anthérozoïde*. Au moment de la fécondation, la paroi de l'anthéridie se rompt, les cellules mères des anthérozoïdes sortent, puis leur membrane se déchire et les anthérozoïdes mis en liberté tournoient dans l'eau à l'aide des deux longs cils vibratiles dont ils sont munis. Les organes femelles ou *archégonies* sont de petits sacs, contenant chacun une seule cellule femelle ou *oospore* qui, après avoir été fécondée, germe sur place et donne ainsi naissance à une sorte de sac pédiculé ou *sporogone* dans lequel se développent sans fécondation préalable des *spores asexuées*. Celles-ci tombent sur le sol, et en y germant produisent d'abord une sorte de protonéma sur lequel se développe une nouvelle plante feuillée. La plante feuillée porte donc d'abord les organes de la reproduction sexuée, puis les organes de la reproduction asexuée, auxquels donnent naissance les cellules femelles.

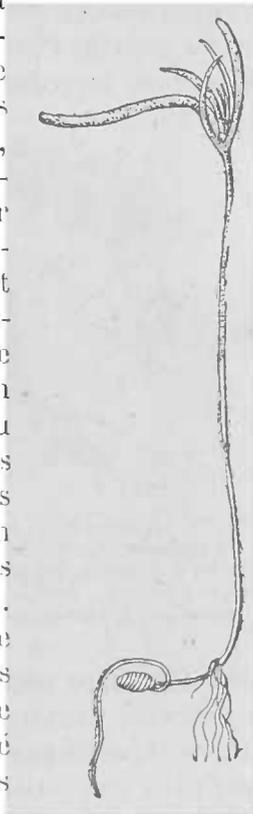


Fig. 94. *Chara fragilis*.
Protonéma émettant
une plante feuillée.
(Pringsheim.)

Dans les Mousses, dont nous connaissons déjà les organes végétatifs et les organes de la reproduction asexuée, les phénomènes de la reproduction sexuée sont à peu près les mêmes que dans les Hépatiques. Les organes de la reproduction sexuée se développent toujours au sommet de la tige ou des rameaux, au centre d'un petit bouquet de feuilles légèrement modifiées et formant une sorte d'enveloppe protectrice assez analogue à celle que nous décrirons dans les Phanérogames sous le nom de *périanthe*. Tantôt les organes reproducteurs mâle et femelle sont réunis dans la

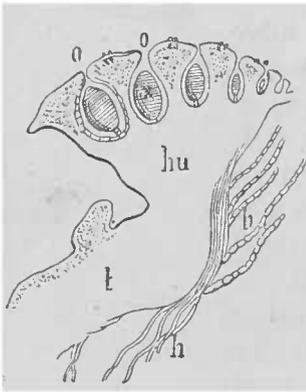


Fig. 95. Chapeau mâle de *Marchantia polymorpha*. Coupe longitudinale. *t*, branche qui porte le chapeau; *hu*; *b*, feuille; *h*, poils radicaux; *a*, anthéridies. (Sachs.)

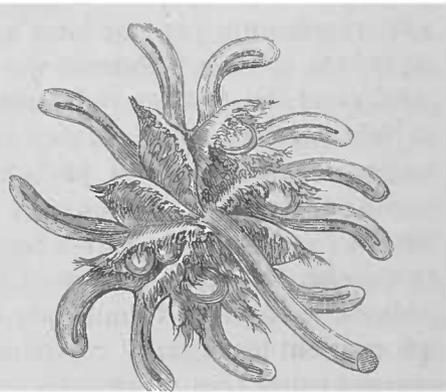


Fig. 96. Chapeau femelle du *Marchantia polymorpha*, vu par dessous.

même enveloppe protectrice qui a reçu, dans ces plantes, le nom de *périchète*, tantôt et plus fréquemment les organes des deux sexes sont portés par des pieds différents. C'est ce cas qui se présente dans une petite Mousse très abondante sur les murs et sur les bords des chemins, le *Funaria hygrometrica*. Les organes mâles ou *anthéridies* sont des sacs allongés, à paroi formée d'une seule couche de cellules. Lorsque l'anthéridie est parvenue à maturité, sa cavité contient un très grand nombre de cellules arrondies (*cellules mères des anthérozoïdes*) dans chacune desquelles se produit, par condensation du protoplasma, une seule cellule mâle ou *anthérozoïde*. L'anthérozoïde offre une tête ovoïde, atténuée, au niveau de la petite extrémité, en une longue queue grêle que terminent deux cils vibratiles. Lorsque l'anthéridie est mûre, elle se déchire au niveau de son sommet, les cellules mères sortent en masse, et, si elles trouvent un milieu suffisamment humide, une

goutte d'eau tombée sur la Mousse, elles se déchirent et mettent en liberté les anthérozoïdes, qui se meuvent très rapidement dans le liquide et peuvent être transportés au contact des archégoines.

Les organes femelles ou *archégoines* ont la forme d'une petite bouteille ventrue, terminée par un col. Le ventre de cette petite bouteille contient la cellule femelle ou *oosphère*, qui sera fécondée par la fusion d'un anthérozoïde avec son protoplasma. Après sa fécondation, la cellule femelle s'enveloppe d'une membrane, puis elle se segmente pour donner naissance à un organe nommé *sporogone*, considéré comme une génération asexuée, développée, comme dans les Hépatiques, sur la génération sexuée. Complètement développé, le sporogone est formé d'un pédicule cylindrique, grêle, terminé par un sac elliptique, dans lequel naissent, par simple différenciation de certaines cellules, des *spores* asexuées. Celles-ci, tombées sur le sol humide, donnent naissance à une plante filamenteuse, ramifiée, nommée *protoména*, sur laquelle se développe, par bourgeonnement, la plante feuillée qui porte les organes de la reproduction sexuée.

Les Equisétacées offrent aussi des organes de reproduction sexuée et un mode de développement différents de ceux des Mousses et analogues à ceux des Cryptogames plus élevées. Prenons comme exemple l'*Equisetum arvense*, plante abondante dans nos champs. Elle se compose d'un rhizome souterrain, rampant horizontalement et émettant deux sortes de tiges aériennes : les unes qui portent les organes de la reproduction asexuée et qui se développent les premières ; les autres stériles, venant plus tard. Les tiges fertiles ont de 40 à 20 centimètres de hauteur ; elles sont colorées en brun rougeâtre, cylindriques, cannelées ; elles sont munies au niveau des nœuds de gaines tubuleuses, mais ne portent aucun rameau ; elles se terminent par un épi d'organes reproducteurs asexués. L'axe de cet épi porte un grand nombre

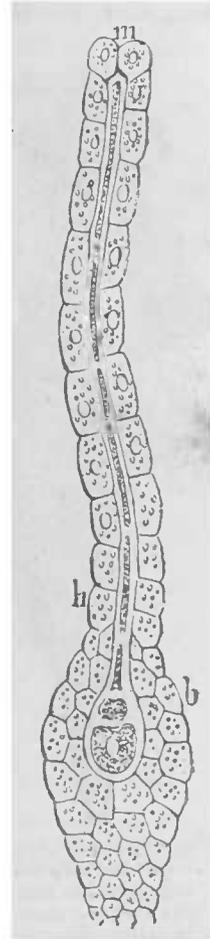


Fig. 97. *Funaria hygrometrica*. *b*, archégoine contenant la cellule centrale; *h*, col; *m*, orifice du col encore fermé. (Sachs.)

d'écailles pédicellées, peltées, anguleuses à la circonférence, disposées en verticille. Chaque écaille offre sur sa face inférieure six petits sacs ou *sporangés*, membraneux, s'ouvrant, au niveau de leur face interne, par une fente longitudinale. Chaque sporange



Fig. 98. *Funaria hygrometrica*. Anthéridie laissant échapper les anthérozoïdes encore enfermés dans la cellule mère *b* ; *c*, anthérozoïde libre de *Polytrichum*. (Sachs.)

contient un grand nombre de *spores* développées sans fécondation préalable, par simple différenciation de certaines cellules du sporange. Lorsque ces spores tombent sur le sol humide, elles donnent naissance à deux espèces de *prothalles*, les uns ne produisant que des organes mâles ou *anthéridies*, les autres que des organes femelles ou *archégonés*. Les prothalles représentent la génération sexuée, ils sont donc dioïques. Les uns et les autres sont de petites lames vertes, très découpées ou pour mieux dire ramifiées, fixées au sol par des poils radiculaires. Les anthéridies et les archégonés sont de petits sacs produisant : les premières, des cellules mâles ou anthérozoïdes ; les seconds, une seule cellule femelle ou *oospore*. Après la fécondation, l'oospore produit, par des segmentations répétées, un embryon qui graduellement acquiert les caractères de la plante asexuée.

Dans le groupe des Fougères, la plante feuillée produit, ainsi que nous l'avons vu plus haut, sur les lobes des feuilles, des *sporangés*, ou organes reproducteurs asexués, dont les *spores* donnent, en germant sur le sol, un prothalle sexué. Le prothalle est une très petite lame verte cordiforme, fixée au sol par des poils radiculaires et portant à la fois des organes mâles ou anthéridies et des organes femelles ou archégonés. L'oospore unique contenue dans chaque archégone devient libre après la fécondation, comme dans les groupes précédemment étudiés, et produit en germant une nouvelle plante feuillée, asexuée, qui se comportera comme nous l'avons dit plus haut.

Dans les groupes supérieurs de Cryptogames vasculaires, on

trouve des organes de la reproduction sexuée et un mode de développement assez analogue à celui des Fougères, c'est-à-dire que la plante feuillée porte des spores asexuées qui, en germant sur le sol, donnent un prothalle sexué ; mais le mode de formation du prothalle offre des particularités qu'il est important de signaler,

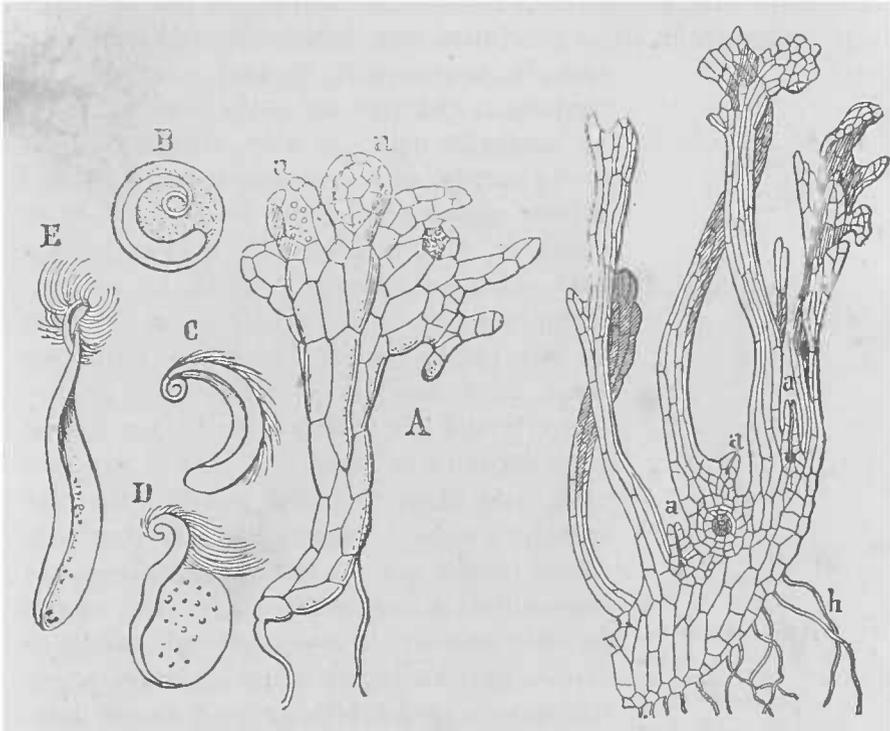


Fig. 99. *Equisetum arvense*. A, prothalle portant *a, a*, anthéridies : B, C, D, E, anthérozoïdes à divers états. (Sachs.)

Fig. 100. *Equisetum arvense*. Prothalle femelle : *h*, rhizoïdes ; *a, a*, archégones. (Hofmeister.)

parce qu'elles se retrouvent dans les Phanérogames inférieures. Comme il est nécessaire d'entrer à cet égard dans quelques détails, nous passerons en revue successivement chaque groupe.

Dans les Rhizocarpées, la plante feuillée, qui représente la génération asexuée, produit des spores de deux sortes : les unes petites et en grand nombre dans le même sporange (*microspores*), les autres plus grosses et en nombre beaucoup moins considérable (*macrospores*). Les microspores donnent en germant un prothalle mâle, ne produisant que des anthéridies ; tandis que les macrospores donnent un prothalle femelle qui produit seulement des archégonés ; mais les anthéridies et les archégonés n'ont pas le même

développement dans toutes les plantes de la famille. Dans les *Salvinia*, les microspores germent dans l'intérieur même des microsporangies, où elles sont noyées dans un mucilage épais. Leur membrane externe se déchire; la membrane interne fait saillie par la déchirure et s'allonge en un tube recourbé au sommet. L'extrémité de ce tube se sépare du reste de la microspore par une cloison transversale, pour constituer une anthéridie rudimentaire,

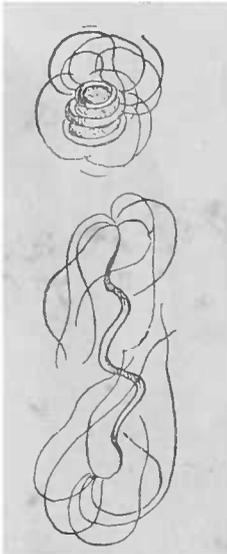


Fig. 101. Anthérozoïdes d'*Isoetes lacustris*: A, à la sortie de la cellule mère; B, en mouvement. (Sachs.)

puis elle se segmente en quatre cellules qui produisent chacune un anthérozoïde; quant au prothalle mâle, il n'est représenté que par la portion de la microspore qui a produit le tube anthéridien. Dans les *Marsilia* et les *Pilularia*, le prothalle mâle et l'anthéridie sont encore davantage réduits. Le contenu protoplasmique de la microspore se condense en une pelote qui va s'appliquer contre un point de la membrane interne de la microspore, tandis que tout le reste de la cavité de cette dernière se remplit d'un suc aqueux; c'est cette dernière partie que M. Millardet considère comme représentant le prothalle mâle, tandis que la pelote protoplasmique représenterait l'anthéridie. Quoi qu'il en soit de cette opinion, la masse protoplasmique se divise, par des bipartitions successives, en trente-deux petites cellules qui donnent naissance chacune à un anthérozoïde.

Le développement du prothalle femelle des Rhizocarpées offre également des particularités intéressantes. Dans les *Salvinia*, le prothalle femelle se développe, dans l'intérieur même de la macrospore, par segmentation d'une portion du protoplasma de cette dernière. La macrospore des *Salvinia* est munie d'une papille conique, plus riche en protoplasma que le reste de la cellule; c'est le protoplasma de cette papille qui se divise pour produire un corps conique, pluricellulaire, qui est le prothalle. Ce dernier se nourrit à l'aide de l'amidon, de la graisse, etc., accumulés dans le reste de la cavité de la macrospore. Lorsque le prothalle a atteint une certaine taille, il détermine la rupture des membranes de la macrospore, au niveau de la papille dans laquelle il s'est formé, et il fait saillie au dehors, puis produit des archéogones

ou organes femelles assez analogues à ceux des Fougères, mais plus rudimentaires, ne contenant chacun qu'une seule cellule femelle ou oospore. Celle-ci, après avoir été fécondée par fusion avec une cellule mâle, germe sur place et produit un embryon qui se développe directement en une plante feuillée. Dans les *Marsilia* et les *Pilularia*, le développement du prothalle femelle est semblable, mais ses dimensions sont beaucoup moins considérables.

Dans les Lycopodiacées, la plante feuillée produit des spores asexuées de deux sortes : des microspores qui donnent un prothalle mâle et des macrospores qui donnent un prothalle femelle; dans les Lycopodes cependant on ne connaît qu'une seule espèce de spores analogues aux microspores des autres Lycopodiacées. Le développement n'a été bien étudié que dans les *Selaginella* et les *Isoetes*. Dans ces deux genres le prothalle mâle est très rudimentaire. La microspore se divise d'abord en deux cellules inégales : l'une très petite, qui désormais ne se modifiera plus, est considérée par M. Millardet comme représentant le prothalle mâle; l'autre grande, considérée comme l'anthéridie, se segmente en un certain nombre de petites cellules qui produisent chacune un anthérozoïde. Quant au prothalle femelle, il se développe un peu différemment dans les *Isoetes* et dans les *Selaginella*. Dans les *Isoetes*, quelque temps après que la macrospore est tombée sur le sol, son protoplasma se divise en un grand nombre de cellules qui représentent le prothalle; plus tard, les membranes de la macrospore, qui est tétraédrique, se déchirent au niveau des angles et le prothalle donne naissance à un très petit archégone contenant une seule cellule femelle.

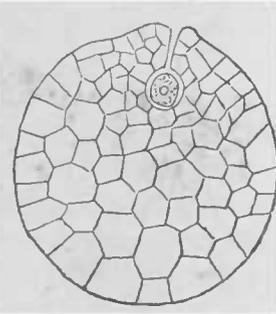


Fig. 102. *Isoetes lacustris*, quatre semaines après le semis. Dans le haut se voit l'archégone. (Hofmeister.)

Dans les *Selaginella*, le protoplasma qui occupe le sommet de la macrospore se divise en de nombreuses petites cellules, tandis que le reste de la masse protoplasmique reste en repos. Le petit corps cellulaire ainsi formé représente le prothalle; celui-ci sera mis à jour par la déchirure des membranes de la macrospore et donnera des archégonies; mais, pendant ce temps, il se produit dans la cavité de la macrospore, au-dessous du prothalle, de grandes cellules riches en amidon et en graisse qui seront consommés pendant

le développement de l'embryon; on a donné au tissu formé par ces grandes cellules le nom d'*endosperme*, par analogie avec le tissu qu'on trouve dans les graines d'un grand nombre de Phanérogames et qui sert à la nutrition de l'embryon pendant les premières phases de son développement. Dans toutes les Lycopodiacées, la cellule femelle contenue dans l'archégone donne, après avoir été fécondée, un embryon rudimentaire, sur lequel se développe, par simple bourgeonnement, comme dans les Mousses, la plante feuillée.

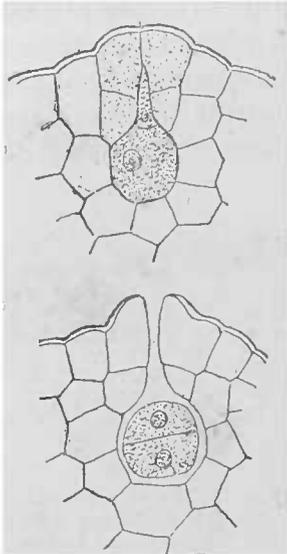


Fig. 103. *Selaginella Martensii*. A, jeune archégone; B, archégone fécondé avec l'oospore divisée en deux cellules (d'après Pfeffer).

Les Phanérogames, dont il nous reste à étudier les organes de la reproduction sexuée, ont été, d'après ces organes, divisés en deux grands groupes: les *Archispermés*, comprenant seulement les Conifères et les Cycadées, et les *Métaspermés*, dans lesquelles entrent toutes les autres Phanérogames.

Les organes proprement dits de la reproduction sexuée des Archispermés ont une grande analogie de structure et de développement avec ceux des Cryptogames vasculaires supérieures et particulièrement des Lycopodiacées. A cet égard, comme à beaucoup d'autres encore, les Archispermés servent d'intermédiaires entre les Cryptogames et les Phanérogames; mais, dans les Archispermés, les parties enveloppantes, protectrices des organes de la reproduction, affectent des caractères analogues à ceux qu'elles présentent dans les autres Phanérogames où elles constituent ce que l'on a nommé des *fleurs*.

Ce qui varie surtout dans les fleurs des Phanérogames, ce sont les organes reproducteurs, et ces variations sont telles, que, pour mettre de l'ordre dans les considérations auxquelles elles peuvent donner lieu, nous devons étudier successivement les diverses parties qui entrent dans la composition des fleurs, en indiquant aussi sommairement que possible les modifications de forme et de structure qu'elles sont susceptibles de présenter.

On peut distinguer dans une fleur, aussi complète que possible, de Métasperme, les parties suivantes: 1° la portion de l'axe qui

porte les organes floraux et qui a reçu le nom de *réceptacle*; 2° les parties protectrices des organes reproducteurs proprement dits, constituant par leur ensemble le *péricorolle*; 3° les organes mâles; 4° les organes femelles, tantôt réunis, dans la même fleur, aux organes mâles, tantôt isolés dans des fleurs différentes ou même sur des pieds distincts.

1° *Réceptacle*. — La forme du réceptacle, ou portion de l'axe qui porte les organes floraux, varie à l'infini, depuis celle d'un cône plus ou moins allongé, sur lequel sont étagés le péricorolle, les organes mâles et les organes femelles, jusqu'à celle d'une coupe plus ou moins profonde.

Quand le réceptacle est convexe, il porte de bas en haut, d'abord le péricorolle, puis les organes mâles, et enfin, sur son sommet, les organes femelles. Quand il est plat, le péricorolle est en dehors, l'androcée en dedans de lui, et au centre se trouve le gynécée; le centre est donc bien ici la partie qui correspond au sommet organique du réceptacle. Quand ce dernier est concave, il porte sur ses bords le péricorolle et l'androcée et sur les parois de sa cavité les organes femelles; dans ce cas, c'est le fond de la coupe qui représente le sommet organique du réceptacle. Il est facile de s'en assurer en suivant pas à pas le développement d'un réceptacle concave quelconque. Dans la Rose, par exemple, au moment où le réceptacle produit les folioles les plus externes du péricorolle, il est nettement convexe, et ces folioles naissent sur le pourtour de sa base, qui est fortement élargie et un peu relevée; plus tard, à mesure que les folioles internes du péricorolle se développent, le centre du réceptacle paraît se déprimer, mais, en réalité, ce sont les bords qui, se développant plus rapidement que le sommet organique, dépassent peu à peu ce dernier. Sur les bords naissent ensuite les organes mâles, et, plus tard encore, sur les parois de la coupe réceptaculaire déjà profonde, apparaissent les organes femelles.

2° *Péricorolle*. — Le péricorolle est l'ensemble des folioles qui servent d'enveloppe protectrice aux organes reproducteurs. Ces folioles sont toujours, comme l'a indiqué le premier Gœthe, des feuilles modifiées. Elles naissent, comme les feuilles, par des mamelons indépendants les uns des autres; mais, dans de nombreuses fleurs, le tissu qui les sépare se soulève après leur naissance et elles paraissent, à l'état adulte, être soudées les unes aux autres dans une partie plus ou moins considérable de leur hauteur. Dans les Archispermées, le pé-

rianthe manque complètement ; dans un grand nombre d'autres Phanérogames, il est très réduit. Tantôt toutes les folioles du périanthe se ressemblent et l'on dit que le périanthe est simple ; tantôt, au contraire, elles peuvent être assez nettement divisées en deux groupes qui ont reçu les noms de *calice* et de *corolle*.

Le calice, dans ces cas, est habituellement vert et la forme de ses folioles rappelle encore celle des feuilles, tandis que la corolle offre une coloration particulière. Les folioles du calice sont connues sous le nom de *sépales*, celles de la corolle sous celui de *pétales*.

Pour donner au lecteur une idée des diverses dispositions que peut affecter le périanthe et des relations qui existent, d'une part, entre ses diverses folioles, et, d'autre part, entre celles-ci et les feuilles ou les bractées en dehors et l'androcée en dedans, il est nécessaire d'étudier successivement un certain nombre de types.

Examinons d'abord une fleur de Pivoine. Aux feuilles qui sont profondément découpées, succèdent des bractées insérées dans le même ordre que les feuilles et plus ou moins déchiquetées, puis des sépales verts qui continuent la spirale des bractées. Le sépale le plus extérieur est même encore découpé comme les bractées, les suivants tendent davantage à s'arrondir, et, enfin, les plus élevés ont des bords tout à fait entiers. Entre ces derniers et les pétales qui leur succèdent, il existe aussi des formes intermédiaires, de sorte que les limites du calice ne sont guère que théoriques. Il sera même tout à fait impossible de distinguer le calice des bractées et de la corolle, si l'on examine la fleur peu de temps après la formation de ces parties, alors que bractées, sépales et pétales n'ont encore aucune coloration ; entièrement semblables pendant tout leur premier âge, ces folioles ne commencent à acquérir des caractères différentiels que peu de temps avant l'épanouissement de la fleur.

Dans les *Magnolia*, on trouve à l'état adulte toutes les transitions de forme et de coloration entre les sépales verts extérieurs et les beaux pétales blancs ou rouges situés plus haut sur le réceptacle. Dans le *Magnolia grandiflora*, le périanthe est formé de trois verticilles d'appendices, qui pendant le jeune âge sont tous colorés en vert tendre. Plus tard, les plus extérieurs restent d'ordinaire verdâtres, tandis que les plus intérieurs prennent une belle coloration blanche.

Dans les *Berberis*, il est encore plus difficile d'établir une limite

entre le calice et la corolle, la forme des diverses folioles étant la même, et les pétales offrant toutes les teintes intermédiaires entre le vert jaunâtre du verticille inférieur et le jaune brillant du verticille supérieur du périanthe.

Souvent impossible à distinguer extérieurement des bractées qui ne sont elles-mêmes que des feuilles plus ou moins modifiées, le périanthe est encore, très souvent, difficile à délimiter, du côté de l'androcée, qui est situé en dedans ou au-dessus de lui. Dans le Nénuphar blanc, par exemple, on passe graduellement des grands pétales blancs extérieurs aux nombreuses étamines, en forme de languettes allongées et étroites, qui composent l'androcée ; les pétales se montrant d'autant plus étroits qu'ils sont plus intérieurs.

Nous trouvons ici un exemple manifeste de l'impossibilité dans laquelle se trouve le morphologiste de grouper les organes végétaux dans des catégories nettement délimitées.

Dans le plus grand nombre des plantes cependant, le périanthe se distingue facilement, à la fois, des bractées situées en dehors de lui et de l'androcée situé en dedans. Les folioles qui le composent affectent d'ordinaire une disposition différente de celle des feuilles et des bractées, et leurs formes sont souvent aussi distinctes. Au point de vue de la disposition, les folioles du périanthe se distinguent habituellement des feuilles et des bractées en ce qu'elles forment des verticilles réguliers, alors même que les feuilles sont alternes. Au point de vue de la forme, elles se distinguent par une taille plus réduite et des bords moins découpés, ou souvent même tout à fait entiers. Dans la plupart des fleurs, il est également facile de distinguer le calice de la corolle. Les folioles du calice sont habituellement vertes comme les feuilles, tandis que les folioles de la corolle sont pourvues de couleurs plus ou moins brillantes. Le mode de développement des deux ordres de folioles diffère aussi, dans beaucoup de cas, et établit entre le calice et la corolle une différence importante. Il est rare que les folioles du calice naissent toutes en même temps ; ce cas ne se présente guère que lorsqu'elles sont au nombre de deux. Lorsqu'il y a quatre folioles au calice, elles naissent souvent deux par deux, sur deux verticilles concentriques et alternes. Dans le *Cochlearia* par exemple, dont le calice se compose de quatre sépales, on en voit d'abord apparaître deux, dont l'un est antérieur et l'autre postérieur ; puis les deux autres se forment ensemble, à droite et

à gauche et un peu au-dessus des deux précédents. Dans la Giroflée, qui possède également quatre sépales, les choses se passent autrement, le sépale antérieur naît le premier, puis se montrent les deux sépales latéraux, et ensuite le sépale postérieur. Quand les sépales sont en nombre impair, il y en a ordinairement trois ou cinq, et ils se développent les uns après les autres, suivant une ligne spirale. Quand il y a trois sépales, il y en a ordinairement deux en avant et un en arrière ; l'un des antérieurs naît d'abord, puis vient le postérieur et ensuite l'autre antérieur. Quand il y a cinq sépales, ce qui est le cas le plus fréquent dans les Phanérogames Dicotylédones, il y a deux sépales antérieurs, deux latéraux et un postérieur ; l'un des sépales antérieurs naît ordinairement le premier ; le sépale postérieur apparaît le second, et l'autre sépale antérieur, le troisième ; le sépale latéral le plus rapproché du sépale 1, naît le quatrième, et enfin apparaît l'autre sépale latéral.

Les folioles de la corolle, ou pétales, naissent au contraire simultanément, toutes les fois qu'elles sont disposées en un seul verticille ; s'il y a plusieurs verticilles, les folioles de chacun d'eux naissent en même temps. Si, par exemple, il y a quatre pétales sur deux verticilles, comme dans les Crucifères, il en naît d'abord deux ensemble ; puis apparaissent, ensemble aussi, les deux autres, en alternance avec les premiers. Lorsqu'il y a trois ou cinq pétales, ils naissent tous en même temps sur la même zone circulaire.

Dans beaucoup de plantes, les folioles qui composent soit le calice, soit la corolle, restent indépendantes pendant toute la durée de leur existence, comme la plupart des feuilles ; on dit alors que le calice est *polysépale* ou mieux *dialysépale*. Mais nous savons que les feuilles opposées ou verticillées peuvent se montrer unies par la base dans une étendue plus ou moins considérable. Tout le monde connaît, par exemple, les feuilles dites *connées* du Chardon à foulon, dont l'union dans une étendue assez considérable détermine la production autour de la tige d'une sorte de godet, dans lequel s'accumule l'eau de la pluie. Les folioles du calice ou de la corolle peuvent offrir une disposition semblable ; on dit alors du calice qu'il est *monosépale* ou mieux *gamosépale*, et de la corolle, qu'elle est *monopétale* ou *gamopétale*. Quelle que soit, à l'état adulte, l'étendue de l'union des sépales ou des pétales, les folioles d'un même verticille naissent toujours isolément, comme les bractées et les feuilles ; leur union ultérieure n'est déterminée

que par le soulèvement, postérieur à leur apparition, des portions du tissu de l'axe situées entre elles. Si le soulèvement du tissu intermédiaire aux folioles commence à se produire alors que celles-ci n'ont encore qu'une petite taille, et si l'accroissement terminal des folioles s'arrête de bonne heure, la partie libre de ces dernières sera très courte à l'âge adulte ; elle sera, au contraire, d'autant plus longue que le soulèvement du tissu de l'axe sera plus tardif ou que l'accroissement terminal des folioles sera plus considérable. Au point de vue morphologique, tout calice gamosépale et toute corolle gamopétale sont donc formés de deux parties distinctes : des folioles d'abord indépendantes, qui resteront libres pendant toute leur existence dans la portion qui était libre dans le jeune âge, et qui reçoit le nom de *limbe*, et un tube plus ou moins long, formé par le soulèvement du tissu de l'axe situé entre les folioles. Toujours constitués au début par des lames aplaties, les pétales ou sépales peuvent ensuite, ou bien se développer également dans toutes leurs parties, ou bien au contraire offrir,

dans un point déterminé de leur surface, un accroissement plus rapide ^a ou un arrêt de développement. C'est par suite de ces inégalités de développement que se produisent les formes souvent très bizarres offertes par les folioles du périanthie. Tout le monde connaît les longs éperons tubuleux des pétales de l'Anchoolie, le casque du calice de l'Aconit, les appendices lamelleux des sépales de la Violette, la couronne brillamment colorée des Narcisses, etc.

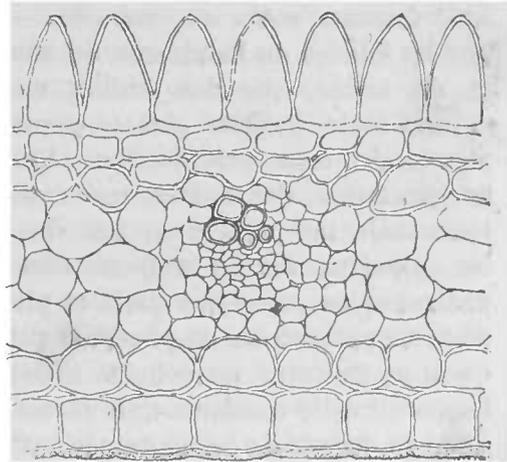


Fig. 104. Coupe transversale d'un pétale de Rose. *a*, épiderme supérieur; *b*, épiderme inférieur; *c*, parenchyme contenant un faisceau.

Nous ne parlerons pas ici des irrégularités de formes que peuvent affecter le calice ou la corolle, ni des dispositions très variables que leurs folioles affectent dans la fleur, avant ou après l'épanouissement, et qui ont reçu le nom de *préfloraison*. Ce sont là des caractères d'une grande utilité pour les classifications, mais d'un ordre trop technique pour qu'ils puissent intéresser nos lecteurs.

La structure des folioles du périanthe est tout à fait analogue à celle des feuilles. Les folioles du calice surtout offrent la plus grande analogie de structure avec les feuilles ; elles contiennent habituellement de la chlorophylle et portent souvent des poils et des stomates, comme les feuilles. D'une façon générale, les pétales et les sépales présentent, entre deux couches épidermiques, un tissu parenchymateux à grandes cellules irrégulières, laissant entre elles de vastes méats. Les cellules épidermiques de la corolle sont souvent prolongées extérieurement en poils coniques, courts, qui donnent à la surface du pétale un aspect velouté. Dans d'autres plantes, la cuticule des pétales est épaisse et munie de stries saillantes qui donnent à l'organe des reflets métalliques. La forme et la coloration du périanthe, ainsi que les organes glanduleux qu'il porte très fréquemment, ont une importance considérable au point de vue de la fécondation, mais nous renvoyons le lecteur au chapitre relatif à la reproduction pour les détails qui se rapportent à ces questions.

3° *Organes mâles ou androcée.* — Nous avons dit plus haut que les folioles de l'androcée ne sont, comme celles de la corolle et du calice, que des feuilles modifiées. Le Nénuphar blanc et une foule d'autres plantes permettent de suivre toutes les phases de cette modification. Mais, d'habitude, la forme et l'organisation des folioles qui constituent l'appareil reproducteur mâle ne permettent pas de confondre ces folioles avec les autres parties de la fleur. Chaque foliole se compose d'un pédicule plus ou moins grêle et plus ou moins allongé, nommé *filet*, supportant un ou plusieurs petits sacs (*anthères*), dans lesquels se trouvent les cellules mâles (*pollen*). Chaque foliole de l'appareil mâle constitue une *étamine*. Ces folioles naissent toujours en dedans de celles du périanthe, par des mamelons isolés ; mais elles peuvent, à l'état adulte, se montrer unies soit seulement entre elles, soit avec les folioles du périanthe ou avec celles du gynécée. Cette union résulte de phénomènes tout à fait semblables à ceux que nous avons décrits à propos du périanthe, nous n'y reviendrons pas. Nous ne voulons pas non plus entrer dans les considérations tout à fait techniques qui se rapportent aux divers modes d'union que peuvent présenter les étamines ; bornons-nous à dire que, dans la majorité des cas où la corolle est gamopétale, les étamines sont, en même temps, connées au tube de la corolle.

Les étamines sont disposées comme les folioles du périanthe,

tantôt en spirale, tantôt et plus fréquemment en verticilles, et, dans ce dernier cas, s'il n'y a qu'un seul verticille, le nombre des étamines qui le composent est fréquemment le même que celui des pétales, chaque étamine étant située au-dessus et entre deux pétales. Dans un certain nombre de plantes, cependant, le nombre des étamines est supérieur à celui des pétales, comme si chaque étamine était remplacée par deux ou trois ; dans d'autres plantes, le nombre des étamines est, au contraire, inférieur à celui des pétales, comme si quelques-unes avaient avorté ; mais ce sont des considérations qui seraient déplacées dans un ouvrage du genre de celui-ci. Bornons-nous à dire que les fleurs ne possédant que des organes femelles semblent devoir ce caractère à un avortement des étamines ; on trouve, en effet, souvent, dans un même genre de plantes, des espèces dont les fleurs ont à la fois des organes mâles et des organes femelles, à côté d'espèces dont les fleurs sont unisexuées, et d'autres dont les fleurs ont des étamines stériles ou *staminodes* ; d'autre part, dans une espèce à fleurs normalement unisexuées, il n'est pas rare de rencontrer des fleurs qui offrent accidentellement des étamines.

La seule partie de l'étamine qui nous offre un intérêt sérieux est l'*anthère*, petit sac qui, comme nous l'avons dit plus haut, contient les cellules mâles. L'anthère offre tantôt une seule cavité et elle est dite *uniloculaire*, tantôt deux cavités (*biloculaire*). Lorsque les cellules mâles, ou *cellules polliniques*, sont parvenues à maturité, les loges de l'anthère s'ouvrent, pour les laisser sortir, soit à l'aide de fentes longitudinales, soit à l'aide de pores, de petites valves, etc. Nous verrons que le moment où cette déhiscence s'effectue est très important au point de vue de la fécondation.

L'anthère est la partie de l'étamine qui se montre la première. Après la naissance successive des folioles du calice et de la corolle, on voit apparaître, à la surface du réceptacle, les mamelons cellulaires qui représentent les anthères. Ces mamelons augmentent rapidement de volume et leur taille dépasse bientôt celle des pétales, qui cependant sont nés avant eux. Lorsque les mamelons anthériques ont atteint un certain développement, ils s'aplatissent de dehors en dedans, par suite d'un accroissement moindre des faces internes et externes que des faces latérales ; puis, l'accroissement cessant de se faire au niveau de la ligne médiane, un sillon se montre sur chacune des deux faces interne et externe, tandis que les portions latérales continuent à s'accroître pour for-

mer les loges. L'anthère est alors soulevée plus ou moins par l'allongement intercalaire de sa base qui est étroite et formera le *filet*. Les loges offrent à ce moment l'aspect de deux cylindres pleins, celluloux, réunis par une portion très mince, qui a reçu le nom de *connectif*. Plus tard, un sillon longitudinal se forme sur l'une des faces de chacun de ces cylindres; ceux-ci se trouvent

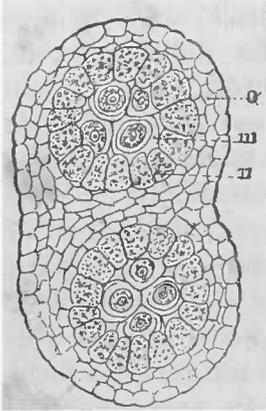


Fig. 105. Coupe transversale de l'anthère à deux logettes de l'*Althæa*. a, paroi de l'anthère; n, endothèque; m, cellules mères du pollen. (Sachs.)

divisés extérieurement en deux demi-cylindres juxtaposés; chacun de ces derniers représentant une future logette, nous avons alors quatre logettes à l'anthère, si, à l'état adulte, celle-ci doit avoir deux loges; si, au contraire, il ne doit y avoir à l'état adulte qu'une seule loge (Guimauve), il n'y a d'abord que deux logettes. Pendant ce temps, le tissu, d'abord homogène, de l'anthère, se différencie. Les cellules qui occupent le centre de chaque logette augmentent rapidement de volume, et se distinguent bientôt, par leur forme arrondie et leur dimension, des cellules polygonales qui les entourent et qui forment les parois des logettes. Chaque logette offre bientôt une file longitudinale de cellules centrales, nommées *cellules mères*

primordiales du pollen. Chacune de ces cellules se divise ensuite en deux, puis en quatre, etc., cellules irrégulièrement polygonales, qui ont reçu le nom de *cellules mères du pollen*, parce qu'elles donnent, à leur tour, naissance à des cellules connues sous le nom de *grains de pollen*. Les cellules qui forment les parois de la logette anthérique se sont, pendant ce temps, différenciées de façon à former trois couches concentriques ayant des caractères distincts: l'une interne, qui disparaît rapidement; l'autre externe, qui prend assez bien les caractères d'un épiderme; et une troisième, moyenne, dont les membranes s'épaississent, suivant des lignes anastomosées. Cette couche devient très élastique et joue un rôle important dans la déhiscence des loges anthériques.

Les *grains de pollen*, une fois formés, sont tantôt libres dans les sacs anthériques et se dispersent après la déhiscence des anthères sous la forme d'une fine poussière jaune, tantôt réunis en masses plus ou moins volumineuses, formées parfois de tous

les grains d'une même loge et connues sous le nom de *pollinies* (Orchidées, Asclépiadacées). Les grains de pollen sont habituellement arrondis ou ellipsoïdes ; dans les *Zostera* cependant, il ont la forme de longues baguettes cylindriques, enroulées en spirale les unes autour des autres. Les grains de pollen sont, au début, unicellulaires ; ils sont formés d'un protoplasma granuleux et de deux enveloppes concentriques : l'une externe, très épaisse et peu extensible, l'autre interne, mince et très extensible. Au moment de la fécondation, la membrane externe se déchire, soit d'une façon irrégulière, soit, plus habituellement, en des points déterminés à l'avance et affectant l'aspect de pores arrondis, de fentes, etc. Les grains de pollen des Citrouilles sont très remarquables, parce que la membrane externe se détache en certains points sous forme de petits couvercles arrondis. La membrane externe fait bientôt saillie par les orifices ou les fentes pratiquées dans la membrane externe et s'allonge en un long boyau (*boyau pollinique*) qui s'enfonce dans l'intérieur de l'organe femelle à la rencontre de la cellule femelle pour la féconder.

Avant que le boyau pollinique se forme, il se passe dans les grains de pollen des phénomènes récemment étudiés par M. Strasburger, qui doivent modifier l'opinion admise jusqu'ici relativement à la signification morphologique de ces cellules. Nous avons vu que dans les Lycopodiacées la spore mâle ou microspore se segmente pour produire : d'une part, une cellule considérée comme représentant un prothalle mâle, qui reste enfermée dans la membrane de la microspore, et, d'autre part, une grande cellule qui doit être considérée comme une anthéridie, car son protoplasma se segmente pour produire les anthérozoïdes. Des faits analogues se passent dans les grains de pollen des Archispermes et des Métaspermes. Dans les Archispermes, la cellule pollinique se divise, avant la fécondation, en deux cellules d'inégale grandeur, pourvues chacune d'un noyau et séparées l'une de l'autre par une cloison de cellulose en forme de verre de montre. La petite cellule représente le prothalle mâle des Lycopodiacées ; elle reste absolument inactive, tandis que la grande cellule, qui représente l'anthéridie, fournit le boyau pollinique. M. Strasburger a constaté récemment, dans les grains de pollen des Métaspermes, des phénomènes analogues. Hartig avait déjà signalé, dans certains grains de pollen, la présence de deux noyaux ; M. Strasburger a montré qu'en outre la cellule pollinique se divise, dans certaines plantes,

en deux cellules contenant chacune un noyau. L'une de ces cellules est petite ; elle est séparée de l'autre, qui est beaucoup plus grande, par une membrane protoplasmique, en forme de verre de montre ; elle représente bien le prothalle mâle des Archispermes et des Lycopodiacées. La grosse cellule répond à l'anthéridie des Archispermes et fournit seule le boyau pollinique. Dans les Métaspermes, M. Strasburger a vu le noyau de la grosse cellule pénétrer d'abord dans le tube pollinique, puis le noyau de la petite cellule le suivre après disparition de la membrane de séparation des deux cellules. Les deux noyaux pénètrent ainsi jusque dans le sommet du tube pollinique ; nous verrons ce qui se passe au moment de la fécondation quand nous étudierons le sac embryonnaire.

4° *Organes femelles ou gynécée.* — L'organe femelle se compose dans toutes les Phanérogames d'une ou de plusieurs feuilles modifiées, désignées sous le nom de *carpelles* ou *feuilles carpellaires* ; elles servent à protéger des corps pluricellulaires, nommés *ovules*, parce qu'on croyait à tort, autrefois, qu'ils représentaient l'analogie de l'œuf des animaux. Les ovules sont produits soit par les feuilles carpellaires, soit par la partie axile qui porte les carpelles ; on a beaucoup discuté à cet égard, et les différents auteurs sont arrivés à des conclusions différentes suivant qu'ils ont employé telle ou telle méthode d'observation. En étudiant le développement de ces organes, on peut, à notre avis, se convaincre qu'ils sont, sinon toujours, du moins dans la grande majorité des cas, des productions axiles. Pour donner au lecteur une idée exacte de l'organisation du gynécée des Métaspermes, nous passerons successivement en revue un certain nombre de cas, en prenant pour base de notre étude des espèces de plantes déterminées.

Dans les cas les plus simples, par exemple dans le Cerisier, l'Épine-vinette, etc., il n'existe qu'une seule feuille carpellaire, située au centre de la fleur et développée autour du sommet de l'axe floral ou réceptacle. Cette feuille apparaît sur le réceptacle sous la forme d'un croissant, dont la partie médiane s'élève plus rapidement que les extrémités. Ces dernières, qui répondent aux deux cornes du croissant, se rapprochent et finissent par se confondre, tandis que la feuille entière s'élève de plus en plus et, après avoir acquis une certaine dimension, se ferme au sommet, de façon à constituer une sorte de sac qui a reçu le nom d'*ovaire*. Dans la cavité de ce sac se voit une saillie qui a reçu le nom de

placenta et qui est formée par un soulèvement du tissu jeune de l'axe floral. Sur cette saillie se développent ensuite des mamelons d'abord arrondis, puis coniques, qui deviendront autant d'*ovules*. Quant à la partie supérieure du sac ovarien, elle s'élève de plus en plus et forme une sorte de petite colonne qui a reçu le nom de *style*.

Son extrémité s'étale ensuite en un plateau nommé *stigmate*, dont les cellules épidermiques se soulèvent en poils glanduleux qui sécrètent un liquide visqueux à l'aide duquel les grains de pollen sont fixés et qui, pénétrant à travers les enveloppes du grain, détermine la rupture de la membrane externe et l'allongement de la membrane interne en boyau pollinique. Ce dernier s'enfonce ensuite entre les cellules du stigmate, puis entre celles du style, et pénètre ainsi dans la cavité de l'ovaire pour aller à la rencontre de l'ovule dont nous étudierons plus tard la structure. Dans tout gynécée nous aurons à étudier les diverses parties dont nous venons de parler.

Dans d'autres plantes, par exemple dans les Renoncules et les Roses, les feuilles carpellaires sont plus ou moins nombreuses, mais elles restent distinctes les unes des autres, et donnent lieu, par un développement analogue à celui qui a été décrit plus haut, à autant d'ovaires indépendants.

Dans certaines plantes, les feuilles carpellaires apparaissent en nombre variable, — il y en a cinq par exemple dans les Primevères, — en un verticille régulier, autour du sommet du réceptacle. Les mamelons, en forme de croissants, qui représentent les carpelles, s'unissent par les extrémités de leurs cornes aux croissants voisins et bientôt l'ensemble forme, autour du centre de la fleur, une couronne à cinq dents qui s'élève et se ferme par son sommet; ce dernier s'allonge en un style unique, cylindrique, terminé par une surface stigmatique glanduleuse, plus ou moins renflée, simple, ou divisée en autant de mamelons qu'il y a de feuilles carpellaires. L'ovaire ainsi formé est simple, uniloculaire. Les ovules se développent sur le sommet du réceptacle qui fait saillie au centre de l'ovaire et qui constitue le placenta. Ce dernier est ici bien manifestement indépendant des feuilles carpellaires.

Dans les *Glaucium*, les carpelles naissent au nombre de deux, autour du sommet du réceptacle, sous la forme de petits mamelons courbés en croissant, d'abord indépendants; ces derniers s'unissent plus tard pour former une cavité unique; mais, au

lieu de s'unir par leurs extrémités mêmes, ils replient leurs pointes en dedans et s'unissent par la face externe de ces pointes dans une étendue plus ou moins considérable. Plus tard, à mesure que les feuilles carpellaires s'allongent, le tissu de la portion de l'axe qui les supporte s'élève, au niveau des points par lesquels les bords des feuilles se touchent, et, lorsque l'ovaire est parvenu à l'état adulte, sa cavité se trouve divisée par deux saillies verticales qui s'avancent l'une vers l'autre, mais sans se rejoindre au centre. Ces saillies représentent les placentas; c'est sur elles que se développent les ovules. L'ovaire est dit *uniloculaire* et les placentas sont dits *pariétaux*. Dans les Pavots, les choses se passent de la même façon, mais le nombre des carpelles est de dix à douze; ils sont accompagnés d'autant de placentas pariétaux répondant à leurs bords, qui sont recourbés en dedans et eonnés.

Dans d'autres plantes, dans les Solanées et les Scrofulariacées par exemple, les feuilles carpellaires naissent encore isolément autour du sommet du réceptacle et s'unissent par les faces externes de leurs bords recourbés en dedans, comme dans les Pavots; mais ces bords se prolongent jusqu'au centre de l'ovaire, point dans lequel l'axe se soulève entre eux en une colonne centrale qui porte les ovules et qui constitue un placenta dit *axile*. L'ovaire se trouve divisé en autant de loges complètement fermées qu'il y a de carpelles et chaque loge offre, dans son angle interne, une saillie placentaire qui porte les ovules.

Dans tous les cas précédents, le réceptacle est convexe et l'ovaire est dit *supère*, parce que sa cavité se trouve sur un plan plus élevé que le point d'insertion des étamines.

Dans d'autres cas, le réceptacle est, au contraire, plus ou moins concave. Voyons par exemple ce qui se passe dans une Saxifrage. Les carpelles apparaissent sur le réceptacle alors qu'il est encore à peu près plan; ils s'unissent par leurs bords repliés en dedans dans une petite étendue. Le sommet organique du réceptacle restant stationnaire, tandis que ses bords, qui portent les feuilles carpellaires, s'élèvent beaucoup, il se produit entre les carpelles une cupule plus ou moins profonde, et, finalement, la cavité de l'ovaire se trouve située en grande partie au-dessous du point d'insertion des étamines; elle est limitée, dans sa portion inférieure, par la cupule réceptaculaire, et, dans sa partie supérieure, par les feuilles carpellaires unies en forme de toit; elle offre deux gros placentas pariétaux chargés de nombreux ovules et formés

par le soulèvement de la portion de l'axe qui répond aux bords des carpelles.

Dans la Garance, les deux carpelles s'unissent encore par leurs bords; pendant qu'ils se développent, le réceptacle se creuse en cupule, comme dans le cas précédent, mais sa partie centrale s'élève entre les bords repliés des carpelles et, finalement, on a un ovaire infère, c'est-à-dire dont la cavité est située entièrement au-dessous du point d'insertion des étamines; cette cavité est divisée en deux loges à placentas axiles. En résumé, nous voyons que l'ovaire est supère ou infère, suivant que le réceptacle est convexe ou concave; quand il est supère, on dit que les étamines sont *hypogynes*, c'est-à-dire insérées au-dessous du gynécée; quand il est infère, on dit que les étamines sont *épigynes* ou insérées au-dessus du gynécée; quand il est concave, sans être tout à fait infère, on dit que les étamines sont *périgynes*, c'est-à-dire insérées autour du gynécée. L'ovaire peut en outre être *unicarpellé* ou *pluricarpellé*, c'est-à-dire formé d'un ou de plusieurs carpelles. Les carpelles eux-mêmes peuvent être *indépendants* ou *connés*. S'ils sont connés, ils peuvent l'être seulement par leurs bords non repliés ou par la face externe de ces bords incomplètement repliés en dedans; dans les deux cas, l'ovaire est *uniloculaire*. Les carpelles peuvent encore être connés par une étendue considérable de leurs bords suffisamment repliés en dedans pour qu'ils se mettent en contact, au centre de l'ovaire, les uns avec les autres, et l'ovaire est *pluriloculaire*. Quant au placenta, il peut être : *central* et *libre*, lorsqu'il est situé au centre de l'ovaire et n'a aucun rapport avec les carpelles; *pariétal*, lorsque l'ovaire est uniloculaire et que les bords des carpelles sont repliés en dedans sans se toucher au centre, ou lorsqu'il n'y a qu'un seul carpelle; *axile*, lorsque des carpelles en nombre variable s'unissent au centre d'un ovaire pluriloculaire. Dans tous les cas, certains botanistes considèrent les placentas comme des expansions de l'axe floral. Cette opinion n'est pas douteuse en ce qui concerne le placenta central et libre, car ce dernier est manifestement constitué par le sommet du réceptacle; elle est beaucoup plus facile à discuter pour les placentas pariétaux et axiles, que beaucoup de botanistes regardent comme formés par les bords mêmes des feuilles carpellaires. Cependant, Payer admet que dans ces cas l'axe floral est soulevé entre les bords repliés des carpelles; l'organogénie paraît donner raison à cette manière de voir.

La partie la plus importante du gynécée des Phanérogames est celle qui a reçu le nom d'*ovule*. Nous avons vu que les ovules se développent sur les placentas. A l'état de développement parfait, un ovule aussi complexe que possible offre une portion centrale, parenchymateuse, qui a reçu le nom de *nucelle*. Dans certaines Archispermes, par exemple dans les Pins et les Sapins, le nucelle représente seul l'ovule et se montre nu, au centre d'un sac ovoïde, sur la nature duquel on a beaucoup discuté. M. Baillon a montré que ce sac est un ovaire formé par deux carpelles unis au niveau de la tranche de leurs bords.

Un grand nombre de botanistes considèrent, au contraire, les Archispermes comme dépourvues d'ovaire et leur donnent pour ce motif le nom de *Gymnospermes*, tandis qu'ils réunissent toutes les autres Phanérogames sous la dénomination d'*Angiospermes*. Pour ces botanistes, le sac qui entoure le nucelle des Archispermes serait une des enveloppes dont nous allons parler.

Dans la grande majorité des Métaspermes, le nucelle est d'ordinaire enveloppé d'une ou de deux membranes nommées, l'extérieure *primine*, l'intérieure *secondine*. Ces enveloppes sont pourvues, au niveau du sommet du nucelle, d'un orifice qui a reçu le nom d'*exostome* pour la primine, d'*endostome* pour la secondine; comme ces deux orifices sont superposés, ils forment un canal qui conduit au sommet du nucelle et qui a reçu le nom de *micropyle*. C'est par ce canal que les boyaux polliniques pénètrent jusqu'au nucelle, au moment de la fécondation.

Le nucelle est formé, dans la majorité des plantes, d'une rangée longitudinale et centrale de cellules, entourée d'une ou de plusieurs couches de cellules plus petites. La cellule de la file centrale, la plus voisine du sommet du nucelle, acquiert rapidement une grande dimension et prend le nom de *sac embryonnaire*. Nous reviendrons plus tard sur le rôle qu'elle joue.

Quant aux enveloppes du nucelle, elles sont formées chacune d'une seule ou d'un petit nombre de couches de cellules à parois minces. Elles sont en outre parcourues par des faisceaux.

L'ovule adulte se rattache au placenta par un cordon plus ou moins allongé qui a reçu le nom de *funicule*. On nomme *hile* le point d'attache de ce cordon sur l'ovule. On nomme *chalaze* le point au niveau duquel les enveloppes du nucelle adhèrent avec ce dernier. La position relative du hile, de la chalaze et du micropyle est variable et entraîne trois formes différentes d'ovules. On

dit que l'ovule est *orthotrope*, lorsque le hile est diamétralement opposé au micropyle, la chalaze et le hile se confondant. On dit qu'il est *anatrophe*, lorsque le hile et le micropyle sont situés dans le voisinage l'un de l'autre, au niveau de l'une des extrémités de l'ovule, la chalaze étant située à l'extrémité opposée; entre la chalaze et le hile s'étend alors un cordon vasculaire, nommé *raphé*, qui représente le prolongement du funicule. Enfin, on dit que l'ovule est *campylotrope* ou *campulitrope*, lorsque le hile et le micropyle sont situés dans le voisinage l'un de l'autre au niveau du bord concave de l'ovule qui est uniforme, le hile et la chalaze se confondant.

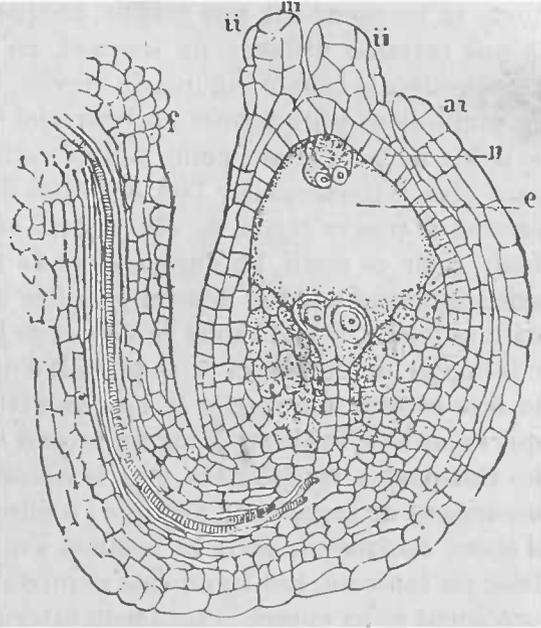


Fig. 106. Ovule anatrophe d'*Ornithogalum nitans* (d'après Strasburger). *f*, funicule; *n*, couche cellulaire du nucelle enveloppant le sac embryonnaire *e*; *ii*, tégument interne; *ai*, tégument externe.

Le mode de développement du nucelle et de ses membranes varie suivant que l'ovule est orthotrope ou anatrophe; quant à l'ovule campylotrope, il peut être considéré comme un ovule orthotrope qui ne se serait accru que par l'une de ses faces. Lorsque l'ovule est orthotrope et central, comme dans les Polygonées, le sommet du réceptacle s'allonge au centre de l'ovaire en une masse cellulaire conique qui représente le nucelle; puis les cellules de la base de ce dernier se multiplient pour produire une sorte d'anneau qui s'accroît rapidement en hauteur et finit par envelopper le nucelle; le premier tégument ou primine est alors formé; pendant qu'il se développe, un deuxième anneau apparaît au-dessous de sa base et, en s'élevant, recouvre la primine. Quant aux ovules anatropes, ils peuvent, d'après Cramer, se former de deux façons. Dans un premier cas, offert par les Orchidées et un certain nombre d'autres familles, le nucelle, représenté par le sommet du funicule, est

d'abord droit ou à peine arqué. Dans l'*Orchis militaris*, il est représenté par une rangée centrale de cellules x , dont la terminale, e , est le sac embryonnaire; cette rangée centrale est enveloppée dans toute sa longueur par une couche unique de cellules plus petites. A une certaine distance du sommet, en un point qui désormais représentera la base organique du nucelle, les cellules périphériques se multiplient pour former un bourrelet circulaire qui représente le début de la primine; cette multiplication cellulaire se produisant plus activement sur l'un des côtés du nucelle, le sommet de celui-ci se trouve rejeté du côté opposé et sa courbure ira désormais, pour ce motif, en s'accroissant de plus en plus, jusqu'à ce que son grand axe soit devenu parallèle à celui du funicule. Pendant ce temps, il s'est formé en dehors de la primine une deuxième enveloppe, mais celle-ci ne se produit d'ordinaire qu'au niveau de la face externe du nucelle et non au niveau de celle de ses faces qui regarde le funicule. Dans un second cas, qui se présente dans les Composées, les Solanées, etc., le nucelle se forme latéralement au-dessous du sommet du funicule; il offre l'aspect d'un petit cône d'abord horizontal, dont le sommet s'incline rapidement vers la base du funicule. Les téguments se produisent comme dans le cas précédent et ici encore le tégument externe ne recouvre pas la face du nucelle qui regarde le funicule.

Dans un grand nombre de plantes, le tégument externe du nucelle, ou le funicule, donnent naissance à des productions désignées sous le nom d'*arilles*, dont les dimensions et le siège peuvent être très variables et qui parfois enveloppent le nucelle en grande partie ou même en totalité et forment sur l'ovule, parvenu à maturité et devenu la *graine*, des appendices d'aspect très variable.

Revenons maintenant au sac embryonnaire. En ce qui concerne les phénomènes dont il est le siège, les Archispermes se distinguent très nettement des Métaspermes. Dans les Archispermes, lorsque le sac embryonnaire a acquis une certaine dimension, son noyau disparaît par résorption; puis il se produit, par formation libre, dans l'intérieur du sac et aux dépens de son protoplasma, un certain nombre de cellules appliquées contre les parois. Ces cellules se multiplient ensuite, par segmentation, pour produire un albumen volumineux qui, avant la fécondation, remplit tout le sac. Quelques-unes seulement des cellules primitives ne se divisent pas de la sorte et conservent des dimensions relativement considérables. On donne à ces dernières le nom de *cellules mères de l'archégone*,

tandis que toutes les autres forment par leur ensemble un prothalle femelle. D'après Hofmeister, lorsque les graines des Archispermes ne mûrissent qu'en deux ans, les cellules du prothalle résorbent, au bout de la première année, leurs membranes, et leur protoplasma se fond en une masse unique qui, la seconde année, produit encore, par formation libre, un nombre plus considérable de cellules que la première fois. Quant aux cellules mères de l'archégone, il en existe fréquemment deux ou trois, appliquées contre la paroi du sac embryonnaire, et distinctes du prothalle par une saillie considérable. Chacune de ces cellules se divise ensuite en deux : l'une petite, superficielle, pouvant rester simple, mais se subdivisant d'habitude en plusieurs cellules superposées qui prennent le nom de *cellules du col*; l'autre plus grande, située au-dessous des précédentes, est la *cellule embryonnaire*. Peu de temps avant la fécondation, elle se divise en une petite cellule qui prend le nom de *cellule du canal*, et une grande qui représente l'œuf véritable et qui est l'analogue de la *cellule centrale* ou oosphère des Cryptogames supérieures. Après la fécondation, cette cellule donnera naissance à l'embryon, par le même procédé que nous étudierons tout à l'heure dans les Métaspermes.

Les phénomènes qui se passent dans le sac embryonnaire des Métaspermes ont été bien étudiés par M. Strasburger. Dans l'*Orchis pallens*, qu'il a pris pour type principal, le sac embryonnaire est produit par la cellule terminale de la rangée centrale du nucelle. Cette cellule se divise en deux : une inférieure, qui grandit rapidement et devient le *sac embryonnaire* ; l'autre supérieure, qui se divise à son tour en deux cellules superposées. Le sac embryonnaire, en augmentant de taille, comprime ces deux dernières cellules et détermine leur destruction. Pendant ce temps, son noyau se divise en deux autres noyaux, qui se portent chacun vers l'une des deux extrémités du sac. Puis chacun de ces noyaux se divise à son tour en deux autres, qui se segmentent également, de sorte qu'à un moment donné il se trouve, dans cha-

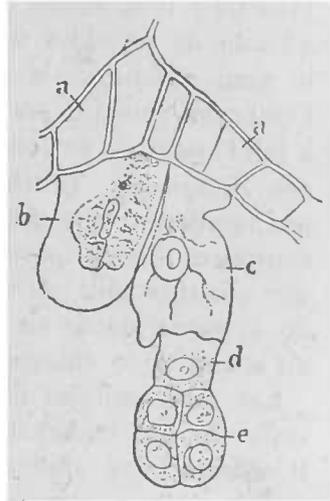


Fig. 107. Sommet du sac embryonnaire de l'*Ornithogalum nutans*. a, a, nucelle ; b, vésicule synergique ; c, d, proembryon ; e, embryon (d'après Strasburger).

que le sac embryonnaire se trouve, dans cha-

cune des extrémités du sac embryonnaire, quatre noyaux entourés de protoplasma. Dans chaque extrémité du sac, trois de ces noyaux deviennent le centre de formation de trois cellules ; le quatrième noyau reste libre. Il y a ainsi bientôt : trois cellules et un noyau libre dans le sommet du sac ; trois cellules et un noyau libre dans le fond du sac. Les trois cellules de l'extrémité supérieure portent le nom de *cellules* ou *vésicules embryonnaires* ; elles peuvent être considérées comme répondant à l'archégone des Archispermes ; les trois cellules de l'extrémité inférieure sont désignées sous le nom de *cellules* ou *vésicules antipodes* ; elles correspondent au prothalle des Archispermes ; elles se résorbent de bonne heure. Quant aux deux noyaux restés libres, ils ne tardent pas à aller au-devant l'un de l'autre ; ils se rejoignent vers le milieu du sac embryonnaire et se fondent l'un dans l'autre en un noyau unique. Plus tard il se forme dans cette portion du sac embryonnaire, à l'aide de procédés très variables, un tissu celluleux qui prend le nom d'*endosperme* ou *albumen*, et qui sert à la nutrition de l'embryon pendant ses premiers développements. Ce tissu est tout à fait l'analogue de l'endosperme des Lycopodiacées et notamment des *Selaginella*. Tantôt cet albumen est entièrement consommé par l'embryon et la graine ne contient que ce dernier ; tantôt, au contraire, il n'est consommé qu'en partie, et la graine en contient une quantité plus ou moins considérable, qui sert à la nutrition de la jeune plante au moment de la germination, avant qu'elle ait acquis de la chlorophylle.

Les trois cellules embryonnaires sont situées, deux sur la voûte du sac embryonnaire et une au-dessous des deux autres. M. Strasburger nomme les deux cellules supérieures *vésicules embryonnaires secondaires* ou *vésicules synergiques* ; elles représentent les cellules du col des Archispermes. Dans certaines plantes, comme le *Santalum album*, elles s'allongent beaucoup par en haut, déterminent la déchirure du sommet du sac et font saillie en dehors de lui. On leur donne souvent le nom d'*appareil filamenteux*. La cellule inférieure est l'*œuf* véritable, elle est l'analogue de la cellule centrale des Archispermes et des Cryptogames vasculaires. C'est l'œuf qui après la fécondation donne naissance à l'embryon.

Dans les Archispermes et les Métaspermes, lorsque le tube pollinique est parvenu au contact de l'ovule, il s'enfonce dans le micropyle et va se mettre en contact avec le sommet du nucelle ; les cellules qui couvrent en ce point le sac embryonnaire s'étant

détruites, rien ne sépare plus le tube pollinique du sac. Le noyau qui est dans l'extrémité du tube se dissout alors, en même temps que disparaissent les noyaux des cellules synergiques. Le sac embryonnaire se rompt quelquefois, mais le tube reste toujours intact, de sorte que la substance fécondante doit nécessairement traverser par exosmose la membrane du tube pour parvenir à l'œuf. Les vésicules synergiques, ou du moins l'une d'entre elles, paraissent servir toujours d'intermédiaire entre le tube pollinique et l'œuf. Dans le *Monotropa*, après avoir reçu la substance pollinique, le protoplasma de l'une des vésicules synergiques, qui est dépourvue de membrane, se répand à la surface de l'œuf. Peu de temps après le contact du tube pollinique avec le sommet du sac embryonnaire, l'œuf présente deux noyaux de volume inégal. Le tube pollinique étant intact, on ne peut pas supposer que l'un de ces noyaux en provienne directement, mais M. Strasburger tend à penser que la substance du noyau du tube, ou noyau mâle, s'est dissoute, a traversé les membranes et est venue reprendre sa forme primitive de noyau dans la cellule femelle. Quoi qu'il en soit, les deux noyaux ne tardent pas à se fondre l'un dans l'autre; puis l'œuf s'entoure d'une membrane de cellulose, tandis que les vésicules synergiques disparaissent. Après la fusion de ses noyaux, l'œuf s'allonge rapidement, puis il se divise par des cloisons transversales, une ou plusieurs fois, pour former une sorte de filament cellulaire fixé au sommet du sac embryonnaire et connu sous le nom de *suspenseur* ou *proembryon*. C'est la cellule la plus profondément située de ce filament qui, par des segmentations répétées, produit l'embryon.

Pour cela, cette cellule se divise d'abord en deux cellules superposées: 1 et 2; la cellule 2 se divise ensuite par deux cloisons en croix, en quatre cellules: *a*, *b*, *c*, *d*, disposées comme les quartiers d'une pomme. Ces quatre cellules donneront naissance à la tige et aux cotylédons. Nous y reviendrons tout à l'heure. Quant à la cellule 1, nommée *hypophyse*, elle se divise transversalement en deux cellules superposées, dont la supérieure fournira un dermatogène, tandis que l'inférieure forme la première coiffe de la racine. Si l'on considère la cellule, d'abord simple, de l'hypophyse, comme une cellule dermatique, on voit que la première coiffe de la racine est produite par le dermatogène. D'après certains auteurs, il en serait de même à tous les âges; le sommet de la racine serait recouvert, comme celui de la tige, dans les Phanérogames, par

une couche dermatogène produisant la coiffe qui, ainsi que nous le savons, se desquame sans cesse à la périphérie. Cette opinion paraît ne pouvoir pas être généralisée. Dans beaucoup de plantes, en effet, le sommet de la racine de l'embryon adulte n'offre pas d'épiderme distinct ; un groupe de cellules dites *initiales* produit, par des segmentations répétées, d'une part, le parenchyme cortical, d'autre part, l'épiderme.

L'embryon tout formé offre : une radicule, tournée vers le micropyle ; une tigelle qui continue la radicule et une ou deux feuilles primaires connues sous le nom de *cotylédons*. D'après le nombre des cotylédons, on a divisé les Phanérogames en deux grands groupes : *Monocotylédones*, à embryon pourvu d'un seul cotylédon ; *Dicotylédones*, à embryon pourvu de deux cotylédons.

Pendant que l'embryon se forme, la membrane de l'ovule et le tissu du nucelle subissent des modifications profondes et l'ovule se transforme en *graine*. Celle-ci est formée d'enveloppes plus ou moins résistantes et d'un contenu représenté par l'embryon accompagné ou non d'endosperme.

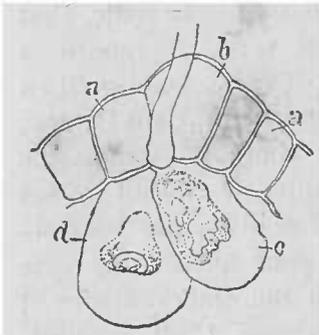


Fig. 108. Sommet du sac embryonnaire de l'*Ornithogalum nutans* au moment de la fécondation. *a, a, b*, cellules du nucelle ; *c*, vésicule synergique ; *d*, œuf (d'après Strasburger).

Dans un grand nombre de plantes, la graine offre plusieurs embryons. On croyait autrefois que ces embryons provenaient de plusieurs œufs simultanément fécondés. D'après M. Strasburger, cette opinion serait erronée ; toutes les cellules du nucelle pourraient, après la fécondation de l'œuf, se diviser pour donner naissance à des embryons qu'il nomme *adventifs*. Il semble donc que l'action de la cellule mâle s'exerce non seulement sur la cellule femelle, mais encore sur toutes les cellules voisines.

Pendant que la graine se développe, les parois de l'ovaire se modifient et l'ovaire se transforme en *fruit*.

Nous n'entrerons pas ici dans l'étude détaillée des fruits, ce serait sortir du cadre de cet ouvrage. Lorsque la graine et le fruit sont mûrs, le fruit se détache, il s'ouvre ou se détruit, et la graine, mise en liberté, se développe en une plante nouvelle.

ORGANES SÉCRÉTEURS.

Nous réservons le nom d'*organes sécréteurs* à certaines cellules ou groupes de cellules fabriquant en abondance des produits qui ne se trouvent pas dans les autres cellules de la plante. Prenant pour base de la division de ces organes leur structure et leur disposition, en même temps que la présence, l'absence et la nature des réservoirs destinés à recueillir les produits sécrétés, nous étudierons successivement : 1° les organes sécréteurs qui versent leurs produits à la surface de l'épiderme ; 2° ceux dont les produits de sécrétion s'accumulent au-dessous de la cuticule ; 3° ceux dont les produits s'accumulent dans l'épaisseur des cloisons cellulaires ; 4° les organes uni ou pluri-cellulaires, dans lesquels les cellules sécrétantes servent elles-mêmes de réservoirs pour les produits sécrétés ; 5° les organes sécréteurs à réservoirs formés par la destruction d'une partie des cellules sécrétantes ; 6° ceux dont les réservoirs sont constitués par des espaces intercellulaires.

1° *Organes sécréteurs versant leurs produits à la surface de l'épiderme.* — Ces organes sont extrêmement nombreux et sécrètent des produits très différents les uns des autres par leur nature et leur rôle. Dans un grand nombre de plantes, les cellules épidermiques de certains organes sécrètent une grande quantité de matière cireuse, qui s'accumule à la surface de l'organe en couches uniformes, comme membrancuses, ou bien en grains plus ou moins irréguliers ou en bâtonnets. C'est cette cire qui constitue la *pruine* qui donne à certains fruits, comme les prunes et les raisins, un aspect blanchâtre et comme efflorescent. Dans certaines plantes, la cire ainsi produite est assez abondante pour qu'on puisse l'utiliser. Tel est le cas des Palmiers à cire des Andes, *Klappstockia*, *Ceroxylon*, etc., où la cire forme à la surface des feuilles des couches membraneuses très épaisses.

Dans d'autres plantes, les cellules épidermiques sécrètent et excrètent des dépôts cristallins de carbonate de chaux. Dans beaucoup de plantes, le carbonate de chaux excrété par les cellules ne se dépose qu'au niveau de l'extrémité des faisceaux fibro-vasculaires. Dans d'autres, par exemple dans certaines Plombaginées, le carbonate de chaux forme des écailles sur des points déterminés, à la surface de groupes cellulaires épidermiques spéciaux. Ailleurs, le carbonate de chaux se dépose seulement au niveau des sto-

mates ; il en est ainsi par exemple dans le *Potamogeton natans*.

Dans les Algues du groupe des Coralliées, toutes les cellules qui sont très grandes sont recouvertes d'une couche très épaisse de carbonate de chaux.

Parmi les organes sécréteurs qui versent leurs produits à la surface de l'épiderme, il faut citer encore les nectaires qu'on trouve dans les fleurs d'un grand nombre de plantes et certains poils glanduleux. Les nectaires sont des amas cellulaires plus ou moins volumineux, souvent situés sur la face interne de la base des pétales ou autour de l'androcée et formant alors une couronne continue ou interrompue. Ces organes sécrètent un liquide qui est versé au dehors, souvent en très grande quantité, et s'accumule dans le fond des fleurs, où les insectes viennent le chercher. Nous verrons que les nectaires jouent ainsi un rôle très important dans la fécondation par les insectes.

Parmi les poils glanduleux qui versent leurs produits au dehors, nous citerons en premier lieu les poils capités, dits *pulvérulents*, qui se recouvrent d'une substance blanche ou jaune et donnent un aspect particulier à certaines Primulacées et à quelques Fougères. Ces poils sont formés d'un pédicule à une ou deux cellules et d'une tête unicellulaire, qui sécrète la substance cristalline jaune ou blanche.

A ce groupe appartiennent aussi les *glandes digestives* d'un grand nombre de plantes (*Nepenthes*, *Drosera*, etc.); elles sont formées par des poils plus ou moins allongés, contenant parfois un faisceau de trachées (*Drosera*), et terminés par une tête plus ou moins renflée, dont les cellules sécrètent un liquide visqueux, qui jouit de propriétés digestives très marquées à l'égard des matières albuminoïdes. Ce liquide, versé au dehors par les cellules sécrétantes, séjourne à la surface de la glande et englobe les petits insectes qu'il est destiné à digérer.

Au même groupe de glandes appartiennent encore les papilles qui recouvrent les stigmates de toutes les Phanérogames; le liquide visqueux qu'elles sécrètent s'accumule sur le stigmate, où il retient les grains de pollen et les fait gonfler.

2° *Organes sécréteurs versant leurs produits au-dessous de la cuticule.* — Les cellules sécrétantes sont : ou bien des cellules épidermiques, ou bien des cellules d'origine épidermique, par exemple les cellules constituant les poils. Dans les deux cas, le produit formé par les cellules sécrétantes traverse la

membrane propre de ces dernières et va s'accumuler au-dessous de la cuticule, qu'il soulève sous forme de vésicule. Plus tard, la cuticule qui forme la paroi de la vésicule se rompt, et le liquide est mis en liberté. On trouve des glandes de cet ordre dans le Houblon et dans un grand nombre de Labiées, où elles sécrètent des huiles essentielles qui font rechercher ces plantes pour la fabrication des parfums.

3° *Organes sécréteurs versant leurs produits dans l'épaisseur des membranes cellulaires.* — Dans ce groupe, les cellules sécrétantes sont encore toujours épidermiques ou d'origine épidermique ; le produit qu'elles sécrètent sort de la cavité cellulaire pour s'accumuler entre les membranes propres de deux cellules voisines. Les cellules sécrétantes sont toujours disposées en groupes affectant des formes qui permettent de les reconnaître parfaitement. C'est à un produit de poils glanduleux se comportant de la sorte que le *Ledum palustre* doit l'odeur spéciale qu'il possède et qui le fait employer pour parfumer le cuir de Russie.

4° *Organes sécréteurs versant leurs produits dans des méats intercellulaires.* — On donne d'habitude à ces organes le nom de *canaux sécréteurs*. On les trouve dans un grand nombre de familles de plantes où ils ont souvent été décrits à tort sous le nom de *laticifères* ; bornons-nous à citer les Conifères, les Ombellifères, les Guttifères, les Térébinthacées, etc. Ils peuvent exister dans tous les organes et tous les tissus, mais leur siège et leur distribution restent assez constants dans une même espèce et quelquefois dans tout un genre ou une famille. Les canaux sécréteurs se forment de la façon suivante : tandis que les tissus sont encore très jeunes, trois ou quatre cellules collatérales commencent à sécréter un produit qui traverse par exosmose leurs parois et va s'accumuler dans l'espace intercellulaire situé entre les cellules sécrétantes ; cet espace se dilate, et, comme le même phénomène

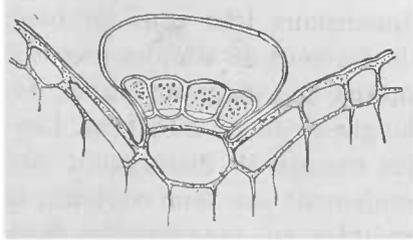


Fig. 109. Poil glanduleux de Houblon (d'après de Bary).

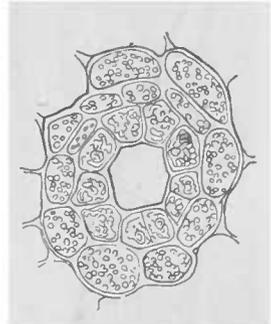


Fig. 110. Canaux sécréteurs du *Picea vulgaris* à un seul cercle de cellules sécrétantes. Coupe transversale. Les cellules sécrétantes sont en voie de segmentation radiale.

se produit dans un grand nombre de cellules superposées, il se forme un véritable canal intercellulaire, entouré sur toute sa longueur de cellules sécrétantes et rempli du produit de sécrétion de ces dernières. Les canaux sécréteurs peuvent ainsi atteindre des dimensions très considérables. Dans les feuilles des Conifères, ils forment de simples sacs elliptiques; dans les tiges et les rameaux des mêmes plantes, ils peuvent être suivis dans toute la longueur de ces membres. Les cellules sécrétantes qui entourent les canaux se distinguent nettement des cellules voisines, non seulement par leur contenu, mais encore par les segmentations radiales ou tangentielles dont elles sont le siège, de telle sorte que les trois ou quatre cellules qui, au début, entouraient le canal, augmentent rapidement de nombre et que même, dans certains cas, on peut trouver dans l'organe adulte trois ou quatre cercles

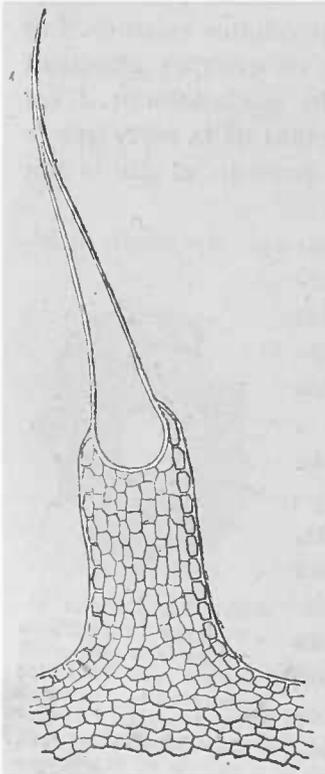


Fig. III. Poil d'Ortie.
Coupe longitudinale.

concentriques de cellules sécrétantes autour de chaque canal intercellulaire. Dans le plus grand nombre des végétaux, les canaux sécréteurs ne communiquent pas avec l'extérieur. Dans quelques cas il en est autrement; dans le *Tagetes erecta* par exemple, les cellules de bordure des réservoirs les plus voisins de l'épiderme se détruisent, les cellules épidermiques correspondantes en font autant et le contenu du sac est déversé à l'extérieur.

Les canaux sécréteurs marchent d'habitude parallèlement les uns aux autres en restant indépendants; il n'est pas rare cependant de les voir s'anastomoser à l'aide de canaux transversaux qui se développent particulièrement au niveau des nœuds de la tige et du point d'insertion des feuilles; dans les racines ces anastomoses sont très rares. Les canaux sécréteurs communiquent aussi fréquemment avec les vaisseaux rayés, ponctués, spiralés, etc. Ils sécrètent d'habitude des résines ou des gommés-résines.

5° *Organes sécréteurs dans lesquels les cellules sécrétantes servent de réservoirs.* — Les plus simples des organes de ce groupe sont

ceux qui sont formés d'une seule cellule, qui joue à la fois le rôle d'organe de sécrétion et celui de réservoir. Nous nous bornerons à citer les cellules à huile essentielle de l'écorce des Lauracées, des Magnoliacées, etc. Ces cellules se distinguent de leurs voisines par des dimensions beaucoup plus considérables, des parois minces et la nature de leur contenu. Dans certaines espèces, elles remplacent les canaux sécréteurs qui existent dans des espèces voisines ; dans la racine du *Xanthochymus pictorius*, on trouve des glandes unicellulaires, tandis que la tige et les feuilles de la plante possèdent des canaux sécréteurs intercellulaires.

Au même groupe d'organes sécréteurs appartiennent certains poils unicellulaires comme ceux de l'Ortie. Dans cette plante, certaines cellules épidermiques s'allongent en poils coniques, terminés par une pointe aiguë ; la cellule unique qui constitue le poil urticant sécrète un liquide très irritant, qui bientôt remplit toute la cellule et pénètre dans la peau lorsque la pointe du poil s'y brise.

Un certain nombre de cellules glanduleuses, analogues aux précédentes, peuvent exister côte à côte et former des organes sécréteurs pluricellulaires, à cellules indépendantes, mais toutes sécrétantes. D'habitude, les cellules sont disposées bout à bout, en files souvent très longues et qui ont reçu le nom de *vaisseaux utriculeux*. On peut facilement observer ces organes dans les écailles du bulbe de l'Oignon, dans les feuilles des Aloès, etc.

Au groupe d'organes sécréteurs dont nous parlons, appartiennent encore les vaisseaux qui ont reçu le nom de *latifères*. Ces organes existent dans un grand nombre de plantes, parmi lesquelles nous nous bornerons à citer les Pavots, la Chélidoine, les Euphorbes, les Figuiers, etc. Au point de vue du mode de développement et de l'organisation, ils se divisent naturel-

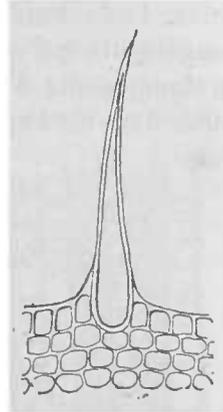


Fig. 112. Poil jeune d'Ortie.

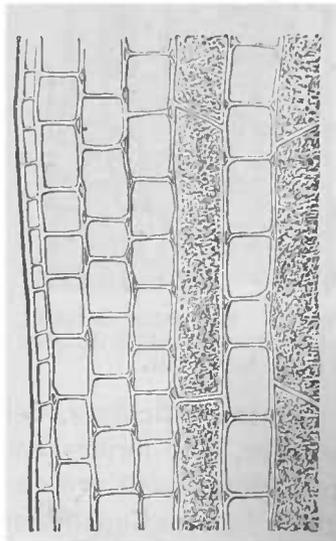


Fig. 113. *Allium Cepa*.
Vaisseaux utriculeux.

ment en deux groupes. Les uns ont reçu le nom de *laticifères articulés* ; ils sont formés par des cellules sécrétantes disposées bout à bout, comme celles des vaisseaux utriculeux, mais communiquant entre elles par suite de la destruction des parois transversales. Les cellules peuvent ainsi produire latéralement des prolongements qui vont se mettre en rapport et se fusionner avec des prolongements d'autres vaisseaux. On trouve des laticifères articulés dans les Papavéracées, les Chicoracées, les Papayacées, etc.

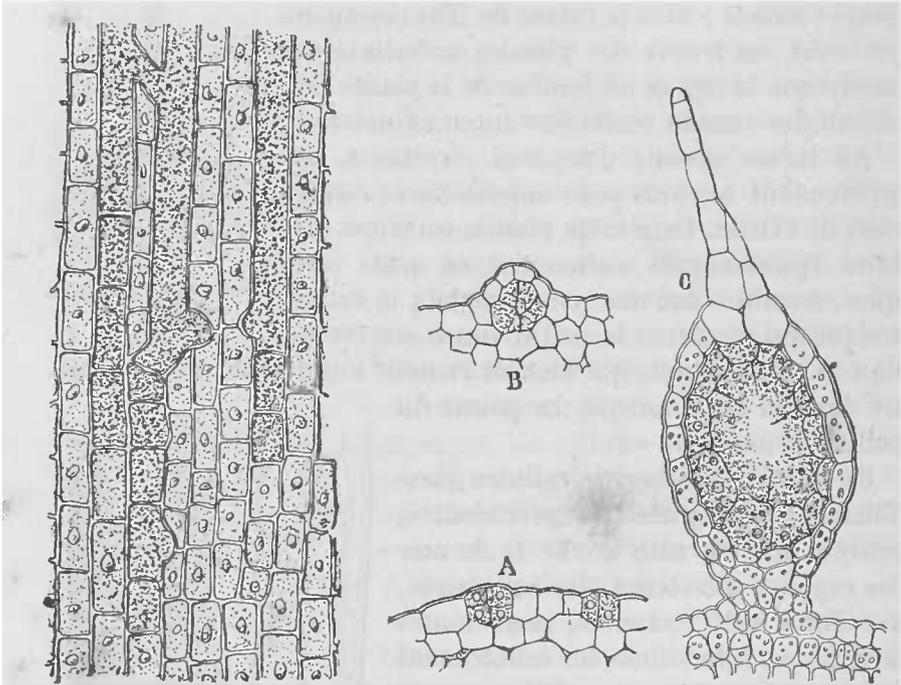


Fig. 114. Formation de laticifères dans la feuille du *Scolymus hispanicus*.

Fig. 115. Développement d'une glande externe de *Fraxinella* (d'après Rauter).

D'autres laticifères, désignés sous le nom de *laticifères non articulés*, sont formés par des cellules qui se ramifient et s'allongent énormément avec les organes qui les contiennent. On les trouve dans les Euphorbiacées, les Urticacées, les Apocynacées, etc.

6° *Organes sécréteurs à réservoirs formés par destruction d'une partie des cellules sécrétantes.* — On trouve surtout ces organes dans les Rutacées, les Aurantiacées, les Myrtacées, etc. Ils peuvent être logés dans des poils épidermiques, au-dessous de l'épiderme ou dans la profondeur des tissus. L'écorce des oranges et des citrons en offre un excellent exemple. Les glandes de ces

fruits offrent, sur une coupe transversale, un vaste réservoir plein d'huile essentielle, entouré de plusieurs couches concentriques de cellules sécrétantes également riches en gouttelettes d'huile. Il est facile de constater qu'au début, la glande n'offre pas de réservoir, qu'elle est formée uniquement par un amas de cellules sécrétantes ; puis les cellules du centre de la glande se détruisent et un réservoir se trouve formé.

Nous ne voulons pas insister davantage sur les organes sécréteurs des plantes ; nous risquerions d'entrer dans des détails techniques qui seraient déplacés dans un ouvrage du genre de celui-ci. Ce que nous avons dit suffira pour donner au lecteur une idée du mode de formation et de la structure de ces organes.

LIVRE II.

ANATOMIE CELLULAIRE ET PHYSIOLOGIE DES VÉGÉTAUX.

Le lecteur sait déjà que tout végétal, si développé en taille et si complexe dans sa structure qu'il soit, est formé uniquement par des cellules juxtaposées, provenant toutes d'une seule cellule primitive ; il sait que toute cellule est formée d'une substance vivante, le protoplasma et le noyau, et d'une enveloppe, la membrane cellulosique ; il a appris comment les cellules peuvent se modifier dans leurs formes et s'agencer pour constituer des tissus, des organes et des membres ; il a pu suivre l'évolution graduelle à l'aide de laquelle des organes ou des membres, à peine distincts les uns des autres dans les végétaux inférieurs, parviennent à acquérir, dans les plantes les plus élevées, des caractères de structure qui ne permettent plus de les confondre ; mais nous n'avons parlé jusqu'ici ni de la structure intime, ni des propriétés des diverses parties de la cellule végétale, ni des différentes substances qui peuvent se rencontrer dans sa cavité à côté de son protoplasma, ni de la manière dont la cellule se comporte sous l'influence des agents extérieurs, ni enfin des fonctions biologiques des différents organes et membres des végétaux.

Ces questions constitueront l'objet du deuxième livre de cet ouvrage. Nous étudierons d'abord l'organisation intime et les propriétés des diverses parties de la cellule : protoplasma, noyau et membrane ; puis nous passerons en revue, sous le nom de *produits cellulaires*, les diverses substances qu'on peut trouver dans les cellules et qui sont des produits de la vie cellulaire ; nous terminerons par l'étude des fonctions physiologiques des végétaux. Dans un dernier chapitre, nous exposerons brièvement l'évolution et la classification des végétaux. Toutes les fonctions physiologi-

ques des végétaux peuvent être groupées sous un petit nombre de chefs principaux : Le végétal, d'abord réduit à une seule cellule de petite dimension, acquiert rapidement une taille qui peut devenir extrêmement considérable et qui est due d'abord à ce qu'il emprunte au milieu dans lequel il vit des matériaux qui viennent s'ajouter à sa propre substance et augmenter son poids et ses dimensions. Ce premier phénomène, essentiellement caractérisé par l'augmentation de masse de l'être vivant, est connu sous le nom de *nutrition*. La conséquence de la nutrition est la multiplication des cellules qui entrent dans sa composition. Ce deuxième phénomène constitue l'*accroissement*.

Mais, tandis que le végétal se nourrit, il se détruit lentement, sous l'influence des oxydations et des dédoublements que détermine, dans ses principes immédiats, l'oxygène. C'est là ce qui constitue la *respiration*, dont la conséquence est la production d'une certaine quantité de *chaleur*, en même temps que la formation d'un grand nombre de principes que l'on peut classer sous la dénomination commune de produits cellulaires ou de sécrétion. La chaleur produite par la respiration se transforme en partie en *mouvements moléculaires* ou en *mouvements d'ensemble* du végétal. Enfin, la direction de ces mouvements est déterminée par des excitations extérieures à la partie qui se meut, laquelle pour ce motif est dite *sensible*.

On voit que, pour faire une étude complète des phénomènes biologiques des végétaux, il faut successivement étudier : 1° la nutrition ; 2° l'accroissement et la multiplication ou reproduction qui n'est qu'une de ses formes ; 3° la respiration et les phénomènes qui en sont la conséquence directe : production de chaleur, de lumière, sécrétions, etc. ; 4° les mouvements qui résultent de la transformation de la chaleur et les excitations qui les déterminent.

On remarquera que dans cette énumération nous ne prononçons pas le mot « sensibilité » ; c'est qu'en réalité, la sensibilité ne constitue pas un phénomène indépendant du mouvement. Ce que les physiologistes nomment la sensibilité, n'est que la propriété commune à toutes les formes de la matière de se mouvoir sous l'influence d'excitations extérieures.

Nous ne devons pas non plus oublier qu'il n'existe pas de propriétés biologiques proprement dites, c'est-à-dire de propriétés spéciales aux êtres vivants, possédées exclusivement par ces êtres.

La nutritivité, l'évolutivité, la motilité et la sensibilité, c'est-à-dire la faculté que possèdent les êtres vivants de se nourrir, de s'accroître et de se multiplier, de se mouvoir et de sentir, ne sont pas des propriétés spéciales à ces êtres, mais des formes particulières d'un phénomène toujours et partout identique à lui-même, malgré les aspects innombrables qu'il peut présenter, le mouvement, éternellement offert par l'éternelle matière.

CHAPITRE I

ORGANISATION ET FORMATION DES CELLULES VÉGÉTALES.

On a beaucoup discuté relativement à la signification qu'il importe d'accorder au mot « cellule ». D'après M. Hæckel, on ne devrait considérer comme de véritables cellules que les masses protoplasmiques pourvues d'un noyau. Nous pensons qu'on peut étendre davantage le sens du mot et qu'il faut considérer comme une cellule véritable toute masse protoplasmique, pourvue ou non d'un noyau, entourée ou non d'une membrane d'enveloppe, jouissant d'une individualité propre, c'est-à-dire susceptible de se nourrir, de s'accroître, de se reproduire. En restreignant le sens du mot cellule aux masses protoplasmiques pourvues d'un noyau, on serait, en effet, obligé de considérer comme n'étant pas des cellules véritables certains organismes inférieurs, qui non seulement offrent une individualisation très manifeste, mais qui encore constituent de véritables espèces animales ou végétales. Nous avons vu par exemple que les individus unicellulaires du groupe des Bactériens, de celui des Champignons de Levures, etc., n'offrent pas de noyau suffisamment distinct pour qu'on puisse admettre qu'ils en sont pourvus.

Mais si nous admettons que les cellules puissent être dépourvues d'un noyau et d'une membrane d'enveloppe, nous pouvons distinguer plusieurs sortes de cellules, offrant une organisation de plus en plus complexe, par suite de la différenciation de certaines parties du protoplasma.

La forme cellulaire la plus élémentaire est constituée uniquement par une masse de substance vivante ou *protoplasma*, homogène dans toutes ses parties. C'est cette forme que M. Hæckel a proposé de désigner sous le nom de *plastide*.

Dans une forme plus élevée, il existe au centre de la masse protoplasmique un noyau ou corpuscule formé de protoplasma, sans doute un peu différent par sa composition chimique du protoplasma qui forme le corps de la cellule, car ses propriétés sont différentes. M. Hæckel a proposé pour ces cellules le nom de *gym-*

nocytodes, qui indique bien leur nature. Les cellules nues sont rares parmi les végétaux. Les organes reproducteurs des végétaux inférieurs ou des états passagers de quelques organismes se montrent seuls formés de cellules nues. Les spermatozoïdes des Cryptogames n'ont pas de membranes d'enveloppe ; les zoospores des mêmes végétaux sont également nues pendant leur période de mobilité ; mais, dès qu'elles entrent en repos, elles s'entourent d'une membrane. Dans les cellules nues, le protoplasma qui compose le corps de la cellule n'est pas absolument homogène dans toutes ses parties. Sa surface offre presque toujours des caractères particuliers ; elle est moins granuleuse, plus elaire, et paraît d'ordinaire être un peu plus dense ; mais ses réactions chimiques sont les mêmes que celles des portions sous-jacentes, ce qui ne permet pas d'admettre qu'elle en diffère par sa composition. C'est donc simplement une différenciation physique qui s'est produite, sans doute sous l'influence du milieu avec lequel la cellule se trouve en contact.

La troisième forme de cellules possède à la fois un noyau et une membrane d'enveloppe. M. Hæckel lui a donné le nom de *lépocytode*. Presque toutes les cellules végétales appartiennent à cette forme. Leur membrane est toujours formée chez les végétaux, du moins au début, par une substance ternaire, la *cellulose*, tandis que dans les animaux la membrane cellulaire est habituellement azotée.

§ 1. Protoplasma.

M. Huxley a donné avec beaucoup de raison au protoplasma le nom de *base de la vie*. C'est, en effet, cette substance qui dans tous les êtres vivants représente la seule partie véritablement vivante de l'organisme.

Propriétés physiques. — Le protoplasma étudié dans les cellules encore jeunes et incolores, c'est-à-dire au moment où il jouit au plus haut degré de toutes ses propriétés biologiques, est une substance molle, un peu gélatineuse, à demi fluide, hyaline, incolore, parsemée d'un nombre plus ou moins considérable de très petites granulations grisâtres.

La densité varie beaucoup avec la quantité d'eau qu'il renferme. Il jouit, en effet, de propriétés endosmotiques très prononcées

et se laisse facilement imprégner par l'eau, dans laquelle cependant il ne se dissout pas. Si l'on place au contact de l'eau de jeunes cellules dont le protoplasma remplit la membrane d'enveloppe, l'eau traverse rapidement la membrane et va s'accumuler dans la masse protoplasmique, en y déterminant la production de petites cavités ou *vacuoles*, qu'elle remplit; ces cavités se réunissent ensuite les unes aux autres en vacuoles plus grandes et refoulent le protoplasma contre la face interne de la membrane cellulaire.

A l'état normal, la densité et la richesse en eau du protoplasma paraissent ne pas être les mêmes dans les divers points de sa masse. La portion centrale est, d'ordinaire, moins dense que la périphérie, parce que c'est dans cette partie que l'eau d'imbibition s'accumule de préférence.

Tant qu'il est vivant, le protoplasma ne se laisse d'habitude pas imprégner par la matière colorante des solutions colorées qu'on met en contact avec lui; l'eau des solutions pénètre seule dans la masse protoplasmique. Ce caractère est l'un de ceux qui ont le plus attiré l'attention des observateurs, et cependant il n'est probablement pas aussi constant qu'on paraît l'admettre. Il est vrai que, quand on place au contact de cellules vivantes une solution de matière colorante dans laquelle ces cellules n'ont pas l'habitude de vivre, la matière colorante ne pénètre pas dans les cellules; si par exemple on plonge les racines intactes et vivantes d'une Jacinthe dans une solution de suc de *Phytolacca decandra*, les racines absorbent seulement l'eau de la solution et leurs cellules ne se colorent pas. Mais quand un végétal a l'habitude de vivre dans certains liquides colorés, il paraît être susceptible d'en absorber et d'en condenser même le principe colorant. M. de Seynes a constaté qu'une Moisissure très commune, le *Penicillium glaucum*, développé sur de l'urine, absorbe sa matière colorante avec beaucoup d'intensité. MM. Cornu et Mer ont montré récemment que le protoplasma des cellules des racines peut absorber certaines couleurs d'aniline très diluées; et M. Certes a fait absorber du bleu de guinoléine par des Infusoires.

Le protoplasma vivant retient avec une très grande énergie les matières colorantes qui l'imprègnent naturellement. Des feuilles vertes, des pétales jaunes ou bleus, des Algues rouges, n'abandonnent jamais à l'eau leurs matières colorantes tant que les cellules colorées sont vivantes; après la mort, au contraire, le pigment

rouge des Algues se dissout rapidement dans l'eau ; la chlorophylle et le pigment jaunes sont insolubles dans ce liquide, mais ils sont rapidement enlevés par l'alcool.

Après la mort, le protoplasma absorbe rapidement et accumule même dans sa masse les matières colorantes. Une cellule morte placée dans une solution de carmin ne tarde pas à offrir une coloration plus foncée que celle de la solution. Le noyau se distingue à cet égard du protoplasma ; il accumule encore davantage que ce dernier les matières colorantes.

Le protoplasma jouit d'une élasticité très manifeste, qu'il est important de distinguer de la contractilité. Quand on place des cellules intactes dans un réactif indifférent, mais avide d'eau, comme la glycérine ou le sirop de sucre, il s'établit entre les liquides de la cellule et le réactif un échange endosmo-exosmotique dans lequel, l'exosmose prenant le dessus, les liquides de la cellule sortent pour se mélanger à la glycérine, qui, comme on le sait, est très avide d'eau. La couche protoplasmique qui tapisse la face interne de la membrane cellulaire, étant vidée du liquide qu'elle enveloppait, abandonne la face interne de la cellule et se contracte au centre de la cavité cellulaire. Si alors on ajoute de l'eau, celle-ci pénètre au centre de la vésicule protoplasmique contractée, qui peu à peu se dilate et finit par reprendre ses dimensions primitives. L'élasticité du protoplasma est, comme nous le verrons plus tard, une des conditions nécessaires des mouvements qu'il effectue. Après s'être raccourci en vertu de sa contractilité, si la substance contractile ne jouissait pas d'une très grande élasticité, elle conserverait indéfiniment la position acquise ; grâce au contraire à son élasticité, elle reprend, après la contraction, les dimensions qu'elle possédait auparavant.

Composition et propriétés chimiques. — La composition chimique du protoplasma ne nous est que fort peu connue. Nous savons seulement qu'il est formé par un mélange de principes immédiats albuminoïdes et de principes immédiats inorganiques, parmi lesquels l'eau, les sels de potassium, de calcium et de fer, occupent le premier rang. Il est important de distinguer l'eau de constitution du protoplasma, celle qui entre dans la composition de sa molécule chimique, de celle qui peut, par imbibition, pénétrer dans sa masse et qu'on en peut chasser par la congélation ou en la faisant absorber, comme nous l'avons vu plus haut, par un liquide avide d'eau, comme la glycérine, les solutions sucrées épaisses, le

scl marin, etc. Les granulations grisâtres qui existent toujours dans le protoplasma en quantité plus ou moins considérable sont considérées généralement comme formées de matières grasses, mais il est très probable que leur nature est très variable et qu'on pourrait trouver parmi elles des éléments de tous les principes que nous étudierons plus tard sous le nom de *produits cellulaires*.

Quelques réactions caractéristiques permettent de distinguer le protoplasma de tous les autres corps qui peuvent coexister avec lui dans les cellules.

Traité par l'acide nitrique chaud ou froid, lavé ensuite soigneusement, puis plongé dans l'ammoniacque ou la potasse, il prend la couleur jaune caractéristique de la xantho-proéctine.

Traité par le sulfate de cuivre en solution concentrée, puis lavé à l'eau et mis en contact avec la potasse, il prend une belle teinte violette.

L'acide chlorhydrique le colore par l'ébullition en rose ou en violet.

Traité par l'acide sulfurique, puis par une solution de sucre, il se colore en violet. Cette réaction est celle qu'on emploie le plus fréquemment dans les recherches microscopiques.

Le réactif de Millon (dissolution acide de nitrate de mercure) le colore, avec l'aide de la chaleur, en rouge foncé.

L'acide sulfurique le colore en rose rougeâtre ou en brun, puis le dissout assez rapidement.

La potasse en solution concentrée agit énergiquement sur le protoplasma; elle lui fait subir, au bout d'un temps fort court, une transformation qui le rend soluble dans l'eau. Ce réactif peut, à cause de cette propriété, rendre des services d'autant plus importants dans l'étude des tissus végétaux, qu'il agit en même temps sur les membranes celluloses, auxquelles il donne une grande transparence, surtout quand les cellules sont encore à l'état jeune.

D'après M. Sachs, lorsqu'on laisse séjourner dans une dissolution concentrée de potasse des cellules dont le protoplasma est doué d'une forme caractéristique, cette forme se conserve pendant des semaines.

L'acide acétique rend d'abord le protoplasma transparent, puis le dissout; mais, en même temps, il rend le noyau et le nucléole plus visibles.

L'alcool coagule le protoplasma végétal; quand il est étendu d'eau, il le fait contracter et le rend dur et résistant. On l'emploie

avec avantage pour rendre visible l'utricule azotée, qui, dans certaines cellules, est tellement amincie qu'on ne peut pas reconnaître sa présence par l'observation simple.

L'alcool absolu agit différemment sur le protoplasma. Il le coagule sans le faire contracter. Il le fixe au contraire dans la forme et dans l'état où il se trouve au moment où l'on fait agir le réactif. Cette propriété particulière de l'alcool absolu a été utilisée par M. Strasburger dans ses remarquables études sur la division cellulaire, dont nous aurons à parler plus tard.

L'acide osmique agit de la même façon, en même temps qu'il donne une grande transparence à la membrane cellulosique et à l'utricule azotée. Ce réactif a été utilisé par M. Strasburger, qui l'emploie de la façon suivante : il place les cellules à étudier dans une solution sucrée, à 1 de sucre pour 500 d'eau ; puis il ajoute une goutte d'acide osmique à 1 pour 100 d'eau. Le protoplasma ne subit aucune contraction ; il est fixé momentanément dans l'état où il se trouve ; mais, au bout de quelques heures et souvent même moins, il est dissous en partie.

Les acides minéraux agissent sur le protoplasma de la même façon que l'alcool non absolu, c'est-à-dire qu'ils le coagulent, le font contracter et le durcissent.

La teinture alcoolique d'iode, après avoir coagulé le protoplasma et déterminé sa contraction par l'alcool qu'elle contient, le colore en jaune plus ou moins foncé.

La chaleur détermine toujours la coagulation du protoplasma. Le protoplasma animal obéit aux mêmes réactifs que le protoplasma végétal et peut être considéré comme formé de principes immédiats, sinon identiques, du moins analogues. On peut admettre qu'il n'existe pas plus de différence entre le protoplasma végétal, envisagé dans la généralité des végétaux, et le protoplasma animal, considéré également dans l'ensemble du règne animal, qu'il n'en existe entre le protoplasma de deux êtres déterminés pris dans un même règne, ou même entre le protoplasma de deux éléments anatomiques appartenant à deux tissus différents du même individu. Au point de vue des caractères d'ordre chimique, nous ne pouvons donc, pas plus qu'à celui des caractères d'ordre physique, distinguer deux espèces de protoplasma.

Structure moléculaire du protoplasma. — L'opinion la plus généralement admise aujourd'hui relativement à la structure moléculaire du protoplasma est celle qui a été formulée par Hofmeister.

D'après cette manière de voir, le protoplasma serait formé de particules solides séparées les unes des autres par un liquide. Ces molécules seraient nécessairement anguleuses et à forme plus ou moins cristalline, sans quoi la variation incessante de forme que présente le protoplasma ne serait pas compréhensible. Ces particules solides seraient d'ailleurs impénétrables à l'eau, tout en ayant pour elle une affinité extrêmement prononcée, de telle sorte que l'attraction exercée par les molécules solides les unes sur les autres est diminuée de la quantité d'attraction qu'elles exercent sur les molécules aqueuses. La cohésion des particules solides ne serait ainsi jamais très grande. M. Sachs pense aussi « qu'à cause des attractions qu'elles exercent les unes sur les autres, les molécules cherchent toujours à se placer de telle sorte que leurs petits diamètres se rencontrent, parce que c'est dans cette position que leurs centres de gravité sont le plus rapprochés; mais cette tendance ne peut pas se réaliser complètement à cause des couches d'eau qui les séparent. » M. Sachs admet encore que les particules solides du protoplasma « sont polarisées, c'est-à-dire animées de forces qui tendent toujours à les faire se rencontrer par leurs grands diamètres. Ces diverses attractions, indépendantes les unes des autres, peuvent se combiner de telle façon que, les molécules étant en équilibre, une certaine quantité de force reste à l'état passif dans les tissus; cela étant, le plus petit ébranlement pourra rompre l'équilibre et se communiquera aux molécules voisines, de telle sorte que le mouvement se propagera de place en place. » C'est par ces propriétés que pourront être expliqués les mouvements que nous étudierons plus bas dans le protoplasma des cellules. La théorie d'Hofmeister a cela de très important qu'en même temps qu'elle permet d'expliquer tous les mouvements dont le protoplasma est le siège, elle établit un rapprochement entre la matière vivante et la matière non vivante, au point de vue de la forme des molécules constituantes.

Relation du protoplasma avec les autres parties de la cellule. — Dans les cellules jeunes, le protoplasma remplit complètement son enveloppe cellulosique. Il est facile de constater ce fait sur les poils staminaux jeunes du *Tradescantia virginica*, qui sont formés d'une seule rangée de cellules disposées bout à bout (fig. 116). On voit que dans la cellule terminale *a* le protoplasma, pourvu à son centre d'un gros noyau sphérique, remplit toute la cavité cellulaire. Plus tard, ainsi que le montre la cellule *b*, qui est plus

âgée que la précédente, de petites cavités se creusent dans le protoplasma; ces cavités, connues sous la dénomination erronée de *vacuoles*, se remplissent d'un liquide beaucoup moins dense que le protoplasma. Ce liquide est connu sous le nom de *suc cellulaire*; il est formé en grande partie d'eau tenant en dissolution des substances très diverses; nous reviendrons plus tard sur sa composition et son rôle dans la vie de la cellule.

A mesure que la cellule grandit, les vacuoles deviennent plus nombreuses et augmentent de dimension, ainsi qu'il est facile de le voir en *c*. Plus tard, elles se réunissent les unes aux autres et repoussent le protoplasma contre la face interne de la membrane cellulosique. Finalement, comme on le voit dans la figure 117, le protoplasma ne forme plus qu'une couche plus ou moins épaisse, appliquée contre la membrane; certains points de cette couche peuvent être réunis par des brides protoplasmiques qui traversent la vaste cavité creusée au centre de la masse protoplasmique et remplie par le suc cellulaire dont la quantité a beaucoup augmenté. Le noyau est toujours situé dans la couche protoplasmique ou dans les brides qui traversent la cavité. On a donné à la couche protoplasmique qui tapisse la membrane de cellulose le nom d'*utricule azotée*.

Le protoplasma qui dans la cellule adulte forme l'*utricule azotée* est granuleux comme celui qui remplissait la cellule jeune, mais sa densité paraît avoir augmenté au niveau de sa face extérieure, qui est incolore et tout à fait dépourvue de granulations. On a donné à cette portion incolore et non granuleuse de l'*utricule azotée* le nom de *couche membraneuse*.

En avançant en âge, certaines cellules perdent peu à peu leur *utricule azotée* et ne peuvent bientôt être considérées que comme des cellules mortes, quoique cependant leur membrane cellulosique puisse, ainsi que nous le verrons plus tard, continuer à augmenter d'épaisseur.

Propriétés biologiques du protoplasma. — Le protoplasma représentant, ainsi que nous l'avons dit plus haut, la seule partie

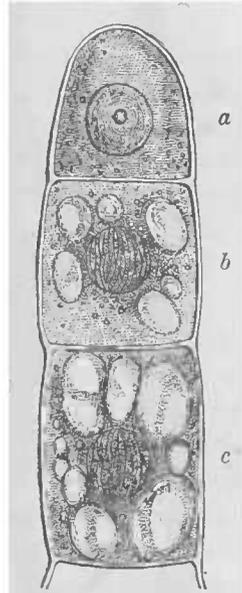


Fig. 116. Extrémité d'un poil staminal de *Teadescantia virginica*.

vivante des cellules tant animales que végétales, étudier toutes ses propriétés biologiques, ce serait faire l'étude complète de la

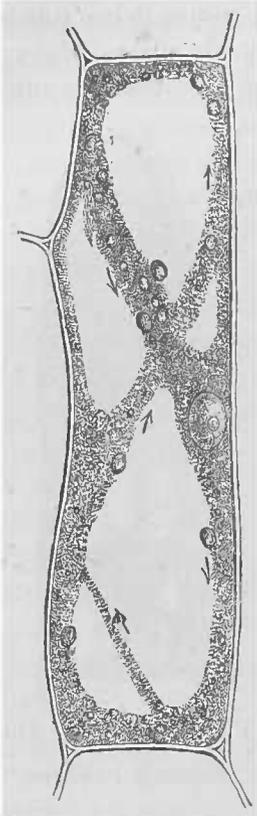


Fig. 117. Cellule adulte.

sur *Le Transformisme*, dans lequel nous avons exprimé avec tous les détails nécessaires notre manière de voir à cet égard.

physiologie générale des végétaux, étude qui trouvera mieux sa place dans une autre partie de cet ouvrage. Dans l'animal comme dans la plante pluricellulaire, c'est le protoplasma qui se nourrit, c'est le protoplasma qui respire, c'est le protoplasma qui se meut et sent; en un mot, c'est le protoplasma qui vit. Nous devrions donc étudier, à propos du protoplasma : la nutrition, la respiration, les mouvements des plantes, tous sujets qui demandent à être étudiés isolément et en tenant compte de toutes les conditions dans lesquelles est susceptible de se présenter le protoplasma.

Nous devrions aussi, pour être complet, envisager la question des propriétés biologiques du protoplasma, d'un point de vue plus élevé, et nous demander quelles sont les différences et les analogies qui existent entre la matière vivante et la matière non vivante; mais l'espace nous manque pour entrer dans ces considérations. Nous devons nous borner à renvoyer le lecteur à notre ouvrage

§ 2. Le noyau.

Nous savons déjà que l'on a donné le nom de *noyau* à un corps arrondi, logé dans le protoplasma de la cellule et formé, comme le protoplasma, de matières albuminoïdes. Nous devons ajouter que le noyau est, comme le protoplasma, formé de substance jouissant de toutes les propriétés de la vie; on peut même dire que le noyau n'est qu'une portion légèrement différenciée du protoplasma, aussi verrons-nous qu'il en possède toutes les propriétés.

Le noyau se distingue du protoplasma par une teinte plus claire,

surtout au niveau de sa surface, qui est limitée par une ligne foncée. Il contient habituellement un ou plusieurs petits corpuscules arrondis, qui ont reçu le nom de *nucléoles*. Le noyau est d'abord à peu près homogène, mais ensuite il devient plus dense à la périphérie, et il finit par posséder une véritable membrane d'enveloppe azotée, plus résistante que son contenu.

Traité par l'acide nitrique, chaud ou froid, puis par l'ammoniaque ou la potasse, le noyau se colore, comme le protoplasma, en jaune ; l'acide sulfurique le colore d'abord en rose roussâtre, puis le dissout ; le réactif de Millon le colore en rouge foncé ; traité par l'acide sulfurique, puis par une solution de sucre, il se colore en violet. Toutes ces réactions lui sont communes avec le protoplasma, et indiquent bien qu'il est composé de matières albuminoïdes.

Certaines autres réactions permettent de le distinguer du protoplasma. Quand on traite une cellule par l'acide acétique, le protoplasma devient tout à fait transparent, puis se dissout, tandis que le noyau devient très visible, brillant et n'est pas détruit. Les matières colorantes sont absorbées et condensées par le noyau avec beaucoup plus d'énergie que par le protoplasma ; de sorte que quand on traite une cellule par une solution de carmin, de picocarminate d'ammoniaque, d'aniline, etc., le noyau offre une coloration beaucoup plus foncée que celle du protoplasma. Ces deux réactifs sont chaque jour employés par les histologistes pour mettre le noyau en évidence.

Le noyau est toujours logé dans l'épaisseur du protoplasma, mais son volume relatif et son importance varient beaucoup avec les différents âges de la cellule. Tant que cette dernière est en voie de développement, le noyau présente un volume relativement très considérable. Il est alors logé au centre du protoplasma. Plus tard, à mesure que la cellule grandit, les dimensions du noyau restant les mêmes, le noyau paraît relativement beaucoup moins volumineux, il est logé dans l'épaisseur de l'utricule azotée ou dans les brides protoplasmiques qui traversent la cavité cellulaire. Mais à mesure que la cellule vieillit, son importance paraît devenir de moins en moins grande, et souvent même il est résorbé longtemps avant que le protoplasma lui-même disparaisse, de sorte que des cellules pourvues d'un noyau à l'état jeune n'en présentent plus à l'état adulte.

La forme du noyau est d'abord sphérique ; lorsqu'il est logé

dans l'épaisseur de l'utricule azotée, il est d'habitude elliptique; mais sa forme peut subir une foule de modifications par suite des tiraillements qu'exerce à sa surface le protoplasma environnant pendant qu'il est refoulé par le suc cellulaire à la périphérie de la cellule. Il est fréquent de le voir tiré dans des directions opposées par les filaments protoplasmiques, prendre une forme anguleuse et devenir à peu près rectangulaire.

Dans les cellules jeunes, le noyau est toujours solitaire; on a cru pendant longtemps qu'il était toujours également unique dans les cellules adultes; mais des observations nombreuses ont montré que cette opinion est erronée et que fréquemment les cellules adultes possèdent deux ou plusieurs noyaux.

La présence de deux noyaux dans une même cellule résulte, d'après les observations que j'ai faites sur les poils des *Tradescantia*, de ce que le noyau de la cellule s'est segmenté sans que sa disparition soit suivie de la division de la cellule. Ce fait montre que, s'il est vrai que la segmentation du noyau et celle du protoplasma cellulaire soient des phénomènes habituellement concomitants, il n'en est pas moins vrai que ces deux portions de la cellule jouissent d'une indépendance que la plupart des biologistes tendent encore à leur refuser.

§ 3. La membrane cellulaire.

Toutes les cellules des végétaux pluricellulaires sont pourvues d'une membrane d'enveloppe non azotée, constituée au début par de la cellulose, $C^6H^{10}O^5$, qui peut ensuite subir diverses modifications. La nature non azotée de la membrane des cellules végétales est un caractère tellement fixe qu'il permet de distinguer les végétaux des animaux. Dans ces derniers, en effet, les membranes cellulaires sont presque toujours azotées.

Le mode de formation des membranes celluloses n'est que fort peu connu. Il est seulement permis d'affirmer que la cellulose qui les constitue est un produit de désassimilation des substances albuminoïdes qui composent le protoplasma. Dans le protoplasma des cellules jeunes et nues, on ne trouve en effet aucune substance semblable à la cellulose; celle-ci n'apparaît que plus tard, et, comme elle ne vient pas toute formée du milieu dans lequel la cellule vit, nous sommes bien obligés d'admettre qu'elle se pro-

duit sous l'influence des phénomènes d'oxydation dont le protoplasma est le siège.

On peut assez bien saisir, sur certaines cellules, le moment de la production de la membrane cellulosique. Les spores des Cryptogames sont pour cela particulièrement favorables. Tant que la spore est nue, on distingue à la surface de la masse protoplasmique une couche hyaline, incolore, dépourvue de granulations, dense et résistante ; c'est la *couche membraneuse* que nous avons trouvée à la surface de l'utricule azotée dans les cellules adultes, réunies en tissu. A cette époque, la cellule tout entière offre les réactions chimiques qui caractérisent le protoplasma. Plus tard, la surface de la spore offre des réactions différentes de celles du reste de sa masse et caractéristiques de la cellulose. La membrane cellulaire est alors formée et va s'épaissir rapidement.

Nous tendons à croire que les molécules de cellulose s'accumulent dans l'épaisseur de la « couche membraneuse » ; nous verrons, en effet, en étudiant la multiplication des cellules par segmentation, que la cloison cellulosique, destinée à séparer les deux cellules nouvelles, se produit dans l'épaisseur même du protoplasma de la cellule mère.

On admet généralement qu'une fois formée la membrane cellulosique n'a plus avec le protoplasma de la cellule que des rapports de simple contact ; cette manière de voir nous paraît inadmissible, à cause des changements considérables de formes que subissent les cellules encore jeunes ; il nous semble plus simple d'admettre qu'au moins à l'état jeune et peut-être même tant que la cellule renferme du protoplasma, ce dernier imprègne plus ou moins la membrane cellulaire.

Après son apparition, la membrane cellulaire s'épaissit graduellement et finit dans certains cas par acquérir une épaisseur et une consistance extrêmement considérables, mais dans ce dernier cas il est habituel de voir sa constitution chimique se modifier. On a beaucoup discuté relativement à la façon dont s'épaississent

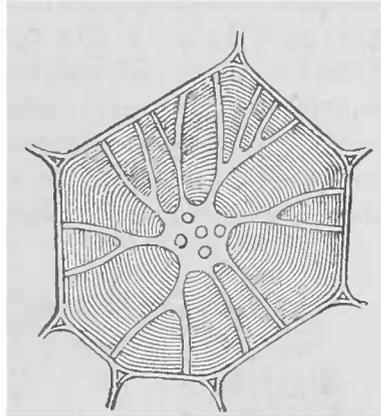


Fig. 118. Cellule scléreuse très épaisse et munie de ponctuations ramifiées offrant la forme de canaux.

les membranes cellulaires. On a admis pendant fort longtemps que la cellulose se déposait couche par couche, soit de dehors en dedans, soit de dedans en dehors, et l'on expliquait ainsi les zones concentriques alternativement claires et grises que présentent les membranes cellulaires un peu épaisses. Aujourd'hui, on admet généralement que les membranes cellulaires s'accroissent comme le protoplasma, par intussusception, c'est-à-dire par le dépôt simultané dans tous les points de leur épaisseur de molécules celluloses nouvelles qui s'interposent aux molécules préexistantes. Ceci nous amène à dire quelques mots de la structure moléculaire des membranes celluloses. On admet que les membranes sont formées, comme le protoplasma, de molécules solides, plus ou moins anguleuses, baignées de toute part par un liquide qui les sépare les unes des autres, et dans lequel se déposent sans cesse de nouvelles molécules solides. L'observation confirme assez bien

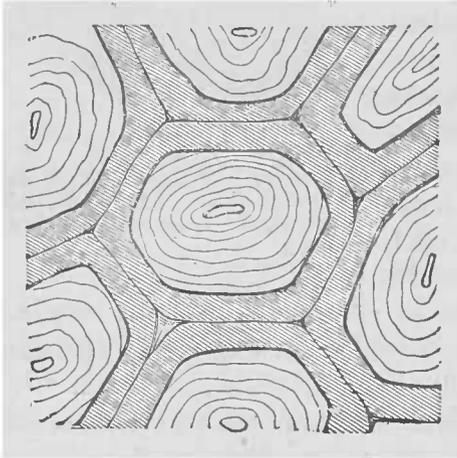


Fig. 119. Coupe transversale de fibres licériennes de la racine de Réglisse, vue à un très fort grossissement.

cette manière de voir. Il est facile de constater, à l'aide de coupes microscopiques, que toutes les membranes un peu épaisses se décomposent en couches concentriques, les unes grisâtres, riches en eau, les autres blanches et claires, moins riches en eau et plus denses. En poussant plus loin l'observation, on constate, sur un grand nombre de cellules vues de face, des stries plus ou moins obliques par rapport au grand axe de la cellule, stries dirigées de

façon à se couper suivant des angles plus ou moins ouverts et à limiter des losanges plus clairs et plus denses que les lignes qui sont grisâtres et répondent à des couches plus aqueuses. En se servant de grossissements de plus en plus forts, on constate souvent plusieurs ordres de ces lignes. Les plus épaisses et les plus sombres limitent de grands losanges; entre elles on voit une deuxième série de lignes plus fines, puis une troisième, etc., limitant des losanges de plus en plus petits. La membrane

cellulosique peut donc être comparée avec raison à un cristal divisible, par des plans de clivage de plus en plus rapprochés, ou un nombre pour ainsi dire indéfini de petits cristaux.

Un grand nombre de membranes cellulaires subissent, après avoir acquis une certaine épaisseur des différenciations, qui souvent déterminent un dédoublement véritable. Les différentes couches qui les composent ayant des caractères physiques et chimiques différents. Sur une coupe transversale, les fibres ligneuses du Pin sylvestre se montrent composées de trois couches concentriques : l'une extérieure, qui paraît commune à plusieurs fibres voisines ; une moyenne, plus épaisse, et une interne, plus mince. Quand on fait bouillir les coupes dans une solution de bleu d'aniline dans l'acide acétique, les deux zones externes se colorent inégalement en bleu, tandis que la zone interne reste tout à fait incolore.

Les grosses fibres libériennes de la racine du Dictamnne blanc se montrent formées sur la coupe transversale de plusieurs couches concentriques qui se colorent inégalement dans la solution bouillante d'aniline et se séparent avec la plus grande facilité. Dans les membranes dont nous venons de parler, les couches qui se colorent en bleu dans l'aniline, ne sont plus formées de cellulose pure ; on dit qu'elles sont lignifiées et certains chimistes ont donné le nom de *ligneur* à la substance qui les constitue. C'est, en réalité, de la cellulose modifiée. Les grains de pollen, les spores des Cryptogames, etc., subissent très fréquemment une différenciation analogue ; il en est de même des cellules épidermiques d'un grand nombre de plantes. Ces dernières subissent souvent, au niveau de leur face externe, une sorte de dédoublement en deux couches concentriques : l'une externe, se colorant en bleu dans l'aniline, a reçu le nom de *cuticule* ; elle forme comme un vernis imperméable à la surface de l'épiderme ; l'autre interne, plus mince, ne se colorant pas par l'aniline ; elle est formée de cellulose pure, tandis que la première a subi une transformation chimique désignée sous le nom de *cuticularisation*.

Toutes ces différenciations étaient autrefois attribuées à des dépôts successifs de substances primitivement différentes, mais l'observation montre qu'elles ne se produisent que tardivement et ne résultent que de modifications physiques et chimiques, se produisant après l'épaississement de la membrane cellulosique.

A la suite de ces différenciations, il arrive fréquemment que la

couche interne continue à s'accroître, tandis que les couches externes sont arrêtées dans leur développement. Dans ce cas, la couche susceptible d'accroissement presse contre la couche externe et détermine la rupture. Il est facile de constater ce fait sur les grains de pollen ou cellules mâles des végétaux phanérogames. Après avoir déterminé la rupture de la couche externe ou *exine* qui est cuticularisée, dure, épaisse et inextensible, la couche interne ou *intine*, qui est au contraire molle, mince et très extensible, fait saillie au dehors et s'allonge rapidement à la façon d'une spore qui germe.

On peut déduire avec quelque raison de ces derniers faits que le protoplasma reste étranger aux phénomènes qui se produisent dans les enveloppes cellulaires cuticularisées ou lignifiées, et que l'épaississement de ces enveloppes n'est dû qu'au dépôt de particules tenues en suspension dans l'eau qui les pénètre, tandis que les enveloppes qui s'accroissent en longueur et en largeur sont imprégnées de protoplasma. Si ce dernier ne les pénétrait pas molécule à molécule, il serait impossible en effet de comprendre leur accroissement en surface en même temps que s'agrandit la cavité qu'elles forment.

Les cellules des végétaux doivent, à la forme que prend leur membrane pendant l'accroissement, la forme qu'elles affectent elles-mêmes. Ces formes sont variables à l'infini. Lorsque les cellules vivent à l'état libre, comme certaines Algues et Champignons inférieurs unicellulaires, les cellules ont toujours des formes arrondies; elles sont sphériques ou ovoïdes. Dans les végétaux filamenteux, elles ont la forme de cylindres plus ou moins longs, simples ou ramifiés; dans les Champignons, elles sont d'habitude allongées et cylindriques, souvent claviformes et munies de pointes ou de prolongements très divers. Dans les Cryptogames vasculaires et dans les Phanérogames, on trouve toujours à la fois des cellules polyédriques, ayant des diamètres à peu près égaux dans tous les sens, et des cellules allongées, cylindriques, souvent terminées en pointe aux deux extrémités. Les premières sont réunies sous le nom de *cellules parenchymateuses*, les secondes sous celui de *cellules prosenchymateuses*. On donne souvent le nom particulier de *fibres* aux cellules prosenchymateuses fusiformes dont les parois sont épaissies, tandis qu'on nomme *vaisseaux* des éléments allongés, superposés, mis en communication les uns avec les autres par la destruction des cloisons transversales qui, à l'état jeune,

séparaient leurs extrémités contiguës. On donne le nom de *cellules scléreuses* à celles dont les membranes ont acquis un grand épaisseur et sont lignifiées, quelle que soit d'ailleurs la forme qu'elles aient prise.

Toutes ces considérations n'offrent pas un intérêt général suffisant pour que nous y insistions ; nous aurons l'occasion d'y revenir quand nous étudierons la structure des différents membres et organes des végétaux.

CHAPITRE II.

GENÈSE ET ACCROISSEMENT DES CELLULES VÉGÉTALES.

Nous avons dans le chapitre précédent exposé l'opinion qui nous paraît la plus admissible relativement à la genèse de la matière vivante ou, autrement dit, du protoplasma; nous n'y reviendrons pas ici. Mais nous avons à nous demander par quelle suite de phénomènes ont pu se former les cellules véritables, notamment celles qui sont pourvues d'une membrane d'enveloppe, et par quels phénomènes aussi elles s'accroissent et prennent des formes variables presque à l'infini.

L'état de la science sur ces deux questions est fort peu avancé. Les faits actuellement connus sont cependant susceptibles de nous faire entrevoir de quelle façon les phénomènes se produisent et nous permettent d'affirmer que la genèse et l'accroissement des formes cellulaires animales ou végétales sont des faits purement physiques et chimiques.

Les observations les mieux faites, parmi celles qui ont été tentées en vue de résoudre ce problème de la genèse et de l'accroissement des cellules végétales, sont celles de Traube. Nos lecteurs nous sauront certainement gré de les exposer ici avec quelque soin.

M. Traube est parvenu à fabriquer des cellules artificielles qui, à certains égards, se comportent exactement comme les cellules vivantes. Il enlève à la gélatine la propriété qu'elle possède de se coaguler par le refroidissement, en la faisant bouillir pendant trente-six heures consécutives. Il en prend alors une goutte un peu grosse avec une baguette de verre, la laisse dessécher à l'air pendant quelques heures, puis la plonge dans un vase contenant une solution aqueuse de tannin. Au bout de peu de temps, la gélatine de la surface de la goutte s'unit à la solution de tannin pour former une couche de tannate de gélatine qui enveloppe comme une membrane le reste de la goutte de gélatine. Cette couche membraneuse est d'abord épaisse, mais l'eau de la solution tannique la traverse pour pénétrer jusqu'à la gélatine qu'elle dilate en augmen-

tant son volume; la membrane se trouve par suite dilatée et amincie dans une certaine mesure. Ensuite cet amincissement cesse et cependant le diamètre de la membrane peut continuer à s'accroître. Il faut donc admettre que de nouvelles molécules de tannate de gélatine se déposent dans l'intervalle de celles qui entrent déjà dans la constitution de la membrane. Cette dernière subit un véritable accroissement par intussusception, semblable à celui que nous avons indiqué en parlant du protoplasma et de la membrane des cellules végétales vivantes. Cette manière de voir est bien démontrée par le fait que, quand on remplace la solution de tannin dans laquelle flotte la cellule par de l'eau pure, celle-ci continue à pénétrer dans la cellule par endosmose, mais la membrane cesse de s'accroître et ne tarde pas à se rompre sous l'influence de la pression qu'elle subit de dedans en dehors.

On pourrait croire que de pareilles cellules, suspendues dans un liquide, doivent rester sphériques; il n'en est rien cependant. M. Traube leur a vu prendre des formes très irrégulières.

M. Traube a donné aux cellules produites ainsi artificiellement le nom de « cellules inorganiques ». Il a pu en produire non seulement avec la gélatine et le tannin, mais encore avec une foule d'autres substances solubles qui, mises en présence dans des conditions analogues, c'est-à-dire une goutte de l'une des solutions introduite dans l'autre solution, produisent de véritables cellules capables de s'accroître et munies d'une membrane produite par la combinaison des deux substances en un corps nouveau, insoluble. Les membranes des cellules inorganiques se constituent donc par un véritable précipité d'un corps chimique insoluble à la surface de la goutte qui représente le corps de la cellule inorganique, d'où le nom de « membranes précipitées » que Traube donne à ces membranes.

Ces faits nous permettent de concevoir comment peuvent se former dans les cellules végétales vivantes les membranes cellulodiques. Nous verrons plus tard et nous avons indiqué déjà à propos du protoplasma que l'un des actes les plus importants et les plus indispensables de la vie est l'oxydation, qui a reçu chez les êtres vivants le nom de *respiration*. L'un des produits les plus importants de l'oxydation incessante dont le protoplasma est le siège, est précisément celui qui compose les membranes cellulaires végétales, c'est-à-dire la cellulose.

L'oxydation du protoplasma s'effectuant à l'aide de l'oxygène

que la cellule puise dans l'air, on peut comparer la masse protoplasmique de la cellule plongée dans l'atmosphère à la goutte de gélatine plongée dans une solution de tannin dont nous avons parlé plus haut. L'oxygène de l'air, en oxydant le protoplasma, donne lieu à la production d'un corps insoluble, la cellulose, qui se précipite à la surface de la masse protoplasmique, comme, dans les cellules inorganiques de M. Traube, le tannate insoluble de gélatine se précipite à la surface de la goutte de gélatine qui a servi à le produire. Une fois la première couche de cellulose produite à la surface de la masse protoplasmique, elle n'a plus qu'à s'accroître, comme s'accroît, dans les cellules inorganiques, la couche de tannate de gélatine qui s'est précipitée à leur surface, c'est-à-dire par intussusception.

En résumé, dans les cellules végétales vivantes comme dans les cellules inorganiques, la membrane cellulaire résulte sans nul doute de la combinaison de deux corps différents, mis en présence : le protoplasma et l'oxygène de l'air ; le corps ainsi formé, la cellulose, étant insoluble, se précipite à la surface de la masse protoplasmique.

Il nous reste maintenant à étudier avec quelques détails la façon dont s'effectue l'accroissement du protoplasma et de la membrane cellulaire.

Nous envisagerons d'abord le cas des cellules complètement closes et à parois minces. Le premier phénomène dont l'accomplissement est nécessaire à l'accroissement, soit du protoplasma, soit de la membrane cellulaire, est l'imbibition de ces parties à la fois par l'oxygène atmosphérique et par de l'eau tenant en dissolution des principes immédiats dissous et précipitables. Nous avons dit, en parlant de la structure moléculaire du protoplasma et de la membrane cellulaire, que ces deux parties sont constituées par des particules solides, séparées les unes des autres par de minces couches liquides. Les liquides, venus du dehors, en pénétrant dans le protoplasma et dans la membrane cellulaire, se mélangent à celui qui entre dans la constitution de ces parties et, par suite, déterminent un écartement plus ou moins considérable des molécules solides. La membrane cellulaire reçoit aussi les liquides qui peuvent lui venir de la cavité cellulaire et dont la composition est différente de ceux qui viennent du dehors, mais dont la marche obéit aux mêmes lois physiques. La première conséquence de l'imbibition du protoplasma et de la membrane cellulaire par l'eau

venue du dehors, ou, en ce qui concerne la membrane, par les liquides venus de la cavité cellulaire, est une dilatation, une augmentation de volume de ces parties. Si l'eau qu'elles ont ainsi absorbée en sortait plus tard en quantité égale à celle qui est entrée et avec la même composition chimique qu'elle avait au moment de son entrée, les parties de la cellule reviendraient sur elles-mêmes; il n'y aurait pas accroissement véritable, mais simple extension momentanée. Ce n'est pas ainsi que les choses se passent; les liquides qui ont pénétré dans l'intérieur du protoplasma ou de la membrane cellulaire y déposent, à l'état solide, par un phénomène de précipitation véritable, un certain nombre de particules qui s'interposent entre celles qui constituent le protoplasma ou la membrane cellulaire, et les parties se trouvent réellement accrues, à la fois en volume et en masse.

En ce qui concerne les phénomènes consécutifs à l'imbibition qui précède l'accroissement véritable, il est important de distinguer les cellules dont la cavité est entièrement remplie par le protoplasma, de celles qui ne renferment plus, en dedans de la membrane, qu'une utricule azotée, remplie de suc cellulaire. Dans le premier cas, le liquide nutritif venu du dehors, après avoir traversé par endosmose la membrane cellulosique, se répand dans la masse du protoplasma et la gonfle fortement. Le protoplasma, ainsi augmenté de volume, presse de dedans en dehors contre la membrane qui se dilate autant que le lui permet son élasticité; mais, en vertu de cette élasticité même, elle comprime en même temps le protoplasma de dehors en dedans. L'état particulier dans lequel se trouve alors la cellule a reçu le nom de *turgescence*. Il est la condition première de l'accroissement de la membrane. Lorsqu'en effet celle-ci se dilate, ses molécules solides, sans que leurs rapports réciproques soient changés, s'écartent les unes des autres, ce qui facilite l'imbibition de la membrane par le liquide dont regorge le protoplasma, et le dépôt de nouvelles particules solides entre celles qui constituent la membrane. Le protoplasma, privé ainsi d'une partie de l'eau dont il était saturé, devient susceptible d'en emprunter une nouvelle quantité au milieu extérieur. L'eau contenue dans ce dernier pénètre, en effet, par endosmose, à travers la membrane, et détermine un nouveau gonflement du protoplasma, auquel elle abandonne de nouvelles molécules solides; la membrane, de son côté, ayant acquis une masse plus grande, est susceptible de subir une nouvelle dilatation; la cellule devient

de nouveau turgescente, et les phénomènes que nous venons de décrire se reproduisent.

Lorsque le protoplasma ne forme plus dans la cellule qu'une utricule azotée plus ou moins épaisse, tapissant la face interne de la membrane cellulosique, le liquide venu du dehors traverse, par endosmose, les deux membranes et va se joindre au suc cellulaire qui remplit l'utricule azotée, en déterminant la dilatation des deux membranes et une turgescence semblable à celle du cas précédent. L'utricule azotée et la membrane cellulosique, en se dilatant, subissent un écartement de leurs molécules solides, qui facilite leur imbibition par le suc qui remplit la cellule, celui-ci dépose dans leur épaisseur des particules solides qui, en augmentant leur masse, les rend susceptibles d'une nouvelle dilatation; une nouvelle quantité d'eau pénètre dans la cellule pour remplacer le suc cellulaire qui a été absorbé par les membranes, et la turgescence se produit de nouveau avec les phénomènes d'accroissement dont elle entraîne la production.

Dans tous les cas dont il vient d'être question, l'accroissement est précédé d'une turgescence des cellules, déterminée par l'introduction du liquide de l'extérieur dans la cavité même des éléments; il ne peut plus en être ainsi pour les *cellules dont les membranes sont épaisses et peu extensibles* et dont les cavités sont étroites. L'accroissement de ces éléments et la tension des membranes cellulaires qui précède leur accroissement sont directement déterminés par leur imbibition. Le liquide nutritif venu du dehors pénètre dans l'épaisseur de la membrane, en écartant les molécules solides qui la constituent, et par suite en déterminant l'extension de la membrane; puis il dépose, dans l'intervalle des molécules solides pré-existantes, de nouvelles molécules. La membrane, ainsi accrue dans sa masse en même temps que dans son volume, devient susceptible d'une nouvelle extension et absorbe une nouvelle quantité d'eau, qui détermine les mêmes phénomènes. C'est ainsi que s'accroissent les fibres libériennes et ligneuses à parois épaisses, les cellules collenchymateuses et scléreuses, etc. Cet accroissement peut même se produire après la disparition du protoplasma et la lignification des membranes, mais alors il ne se fait plus que dans le sens de l'épaisseur.

Dans les *cellules à parois munies de ponctuations ouvertes*, la turgescence n'est pas non plus possible, parce que l'eau sort librement à travers les pores, et l'accroissement s'effectue uniquement

par le procédé que nous venons de décrire, c'est-à-dire par imbibition directe des membranes et du protoplasma, sans turgescence proprement dite, mais avec production de tension dans la membrane cellulaire.

Lorsque les membranes cellulaires sont épaisses et formées de couches concentriques différentes, l'accroissement ne se produisant pas dans toutes les couches avec la même intensité, celles qui acquièrent le plus grand développement exercent sur les autres une tension qui favorise leur accroissement, en même temps que la résistance opposée par les dernières exerce sur les premières une tension en sens inverse, également favorable à leur accroissement.

Dans ce que nous venons de dire, nous avons laissé de côté la question de savoir si toutes les parties de la membrane cellulaire ou du protoplasma d'une cellule s'imbibent d'eau dans les mêmes proportions, puis se dilatent et s'accroissent d'une façon uniforme dans tous les points de leur étendue. S'il en était ainsi, les cellules isolées seraient toujours uniformément rondes; nous savons qu'il n'en pas ainsi, et que non seulement les cellules disposées en tissus, mais encore les cellules libres, comme celles des végétaux inférieurs unicellulaires, peuvent affecter toutes sortes de formes. Ces variations sont dues à ce que l'extensibilité de la membrane cellulosique ou de l'utricule azotée n'est pas la même dans toutes les parties de l'étendue de ces membranes; certaines parties de la membrane se dilatent plus que d'autres; les particules solides destinées à accroître la membrane se déposant en plus grande quantité dans les points les plus dilatés, ces points subissent un accroissement plus considérable. C'est dans cette inégalité d'extensibilité des membranes cellulaires, entraînant une inégalité d'accroissement de leurs diverses parties, que réside la cause des variétés de formes présentées, d'une façon constante, dans un même végétal, par les cellules des divers tissus; mais nous ignorons complètement à quoi est due cette inégalité d'extensibilité.

En dehors de ces causes inconnues, il en est de constatables qui peuvent déterminer accidentellement une diminution ou une augmentation de l'extensibilité de certaines parties de la cellule et, par suite, entraîner une inégalité plus ou moins considérable dans l'accroissement de ces parties.

Parmi ces causes, nous devons citer, en premier lieu, les *pres-*

sions exercées de dehors en dedans, ou de dedans en dehors, sur les cellules. D'une façon générale, toute pression extérieure et toute flexion exercée sur une cellule turgescence augmentent la turgescence et, par suite, contrarient l'accroissement ; mais il faut distinguer de ce phénomène général les effets produits soit par une pression ou une flexion, soit par une traction localisée à certaines parties seulement de la cellule. Toute traction localisée entraîne une dilatation plus grande de la partie sur laquelle elle porte, et, par suite, un accroissement plus considérable de cette partie ; mais, en même temps, elle diminue la dilatation et l'accroissement des autres parties. Il y aura donc allongement de la partie sur laquelle porte la traction, mais toute cellule qui s'allongera se rétrécira dans les mêmes proportions. En second lieu, toute flexion localisée diminue la turgescence en ce point, et, par suite, la dilatation et l'accroissement de la face opposée de la cellule. Toute cellule soumise à une flexion sur l'une de ses faces tendra donc à devenir concave sur cette face et convexe du côté opposé.

L'effet des pressions localisées de dehors en dedans varie avec l'intensité de la pression et avec les cellules. Dans tous les cas où une cellule subit, en un point limité de son étendue, une pression considérable, elle cesse de s'accroître en ce point ; mais, par contre, si ses autres parties sont libres, elles deviennent le siège d'une turgescence d'autant plus considérable que la pression extérieure localisée est plus forte, et leur accroissement se proportionne à cette turgescence ; en même temps, la partie pressée s'applique étroitement contre le corps qui exerce la pression, se moule sur lui et, si c'est une autre cellule, il peut contracter avec elle une adhérence intime, une véritable soudure. Les conséquences produites par les pressions localisées sont difficiles à observer sur les cellules libres ; il est plus facile de constater ce qui se passe lorsque les cellules habituellement comprimées de toutes parts dans un tissu par les cellules voisines, se trouvent accidentellement libres en un point de leur surface.

Qu'on coupe, par exemple, transversalement un rameau ligneux en voie d'accroissement, et l'on verra les cellules cambiales se gonfler fortement, faire saillie à la surface de la section, sous forme de petites ampoules, et même, après avoir acquis une certaine taille, se multiplier par segmentation. C'est par un procédé analogue que se forment dans les vaisseaux les dilatations de cellules, désignées sous le nom de *tilles*.

Lorsqu'une cellule ligueuse se trouve en contact avec la ponctuation ouverte d'un vaisseau, il arrive fréquemment que, la portion de membrane située en face de la ponctuation, ne subissant à ce niveau aucune pression de dehors en dedans, tandis que la turgescence agit sur elle énergiquement de dedans en dehors, se dilate fortement, et finit par saillir, à travers la ponctuation, sous la forme d'une papille vésiculeuse qui s'élargit rapidement dans la cavité du vaisseau; c'est cette papille qu'on nomme *tille*.

Dans quelques plantes, une pression légère, exercée de dehors en dedans sur les cellules, produit un effet inverse à celui dont nous venons de parler, c'est-à-dire que la turgescence et l'accroissement de la cellule augmentent en ce point plus que dans tous les autres. H. Mohl a le premier fait remarquer que les cellules destinées à constituer les disques adhésifs des vrilles des *Ampelopsis* et les suçoirs des *Cuscutes* et des *Cassytha*, ne prennent d'accroissement que lorsque les tissus auxquels elles appartiennent subissent le contact prolongé d'un corps solide.

Quant au genre d'action exercée sur la cellule par les corps qui la pressent localement et au mécanisme par lequel cette pression empêche ou, au contraire, favorise le développement de l'organe dans le point touché, nous l'ignorons complètement; Hofmeister a seulement constaté qu'une pression, même très légère, exercée sur la membrane d'une cellule, suffit pour arrêter les mouvements du protoplasma et même pour déterminer sa séparation d'avec la membrane; il est donc probable que c'est en agissant sur le protoplasma des cellules et en modifiant ses propriétés, que les pressions exercées de dehors en dedans déterminent les modifications dans l'accroissement dont nous venons de parler.

Parmi les conditions extérieures qui exercent une influence incontestable sur l'accroissement cellulaire, nous devons citer comme suffisamment connues: la chaleur, la lumière et la pesanteur.

En ce qui concerne la chaleur, de nombreuses expériences, sur lesquelles nous aurons à revenir plus bas, ont montré qu'une certaine température est nécessaire à l'allongement des organes pluricellulaires des végétaux; mais nous ne possédons pas d'observations relatives à l'action de cet agent sur des cellules isolées.

Nous pouvons en dire à peu près autant de l'action de la lumière,

qui a été également assez bien étudiée, relativement à son influence sur l'allongement des organes pluricellulaires.

L'action de la pesanteur est plus facile à constater sur certains végétaux unicellulaires, comme les *Vaucheria*. En observant une de ces Algues qui, formées d'une seule cellule tubuleuse et ramifiée, atteignent parfois de très grandes dimensions, il est facile de voir que ces ramifications affectent deux directions tout à fait opposées ; les unes se dirigent toujours vers le ciel, fuient le sol, tandis que les autres se portent vers le centre de la terre. On dit de ces dernières qu'elles sont *positivement géotropiques*, parce qu'elles obéissent à l'action de la pesanteur qui entraîne vers le centre de la terre tous les corps situés à la surface, et des premières, qu'elles sont *négativement géotropiques*, parce qu'au contraire elles semblent se soustraire à l'action de la pesanteur et tendent à fuir le sol. Les parties négativement géotropiques, celles qui se dirigent vers le ciel, pourraient aussi très probablement être considérées comme *positivement héliotropiques*, c'est-à-dire douées de la propriété de tendre vers la lumière, tandis que les parties *positivement géotropiques* doivent très probablement être *négativement héliotropiques*, ou douées de la faculté de fuir la lumière ; mais des recherches positives sont nécessaires pour qu'on puisse affirmer ces faits.

L'accroissement des cellules est également soumis à une périodicité dont il serait fort intéressant d'étudier les causes, et dont nous aurons à parler surtout à propos des tissus et des organes.

CHAPITRE III.

MULTIPLICATION DES CELLULES VÉGÉTALES.

On a admis pendant longtemps que les cellules constituant les animaux pouvaient se multiplier dans l'épaisseur même des tissus qu'elles forment par une genèse véritable, à l'aide d'un *blastème* sorti des cellules et répandu entre elles. La même opinion a été admise pour les végétaux, mais sa durée a été beaucoup moindre.

Aujourd'hui les histologistes sont d'accord pour considérer toutes les cellules qui entrent dans la composition des animaux ou des végétaux comme provenant de cellules préexistantes, et l'on ne croit plus qu'aucune cellule puisse se produire en dehors des cellules du tissu dans lequel elle apparaît. Dans les tissus il ne se produit donc pas de *genèse* véritable de cellules, mais une simple multiplication de cellules préexistantes. Les procédés de multiplication des cellules qui ont été observés dans les végétaux peuvent être rangés sous quatre chefs : le rajeunissement, la formation libre, le bourgeonnement et la segmentation.

On pourrait ajouter à ces modes de multiplication un procédé de formation cellulaire qui joue un grand rôle dans la nature et qui est caractérisé essentiellement par la fusion de deux cellules préalablement distinctes en une seule cellule qui, aussitôt après sa formation, se multiplie très rapidement par des segmentations répétées ; mais nous laisserons de côté pour le moment ces phénomènes, qui trouveront beaucoup mieux leur place quand nous étudierons la *Reproduction des végétaux*. Nous réservons aussi, pour en parler dans le même chapitre, un autre mode de formation des cellules qui a reçu le nom de *rajeunissement* et qui est caractérisé par ce fait que le protoplasma d'une cellule sort de la membrane qui l'entoure, après la rupture de cette dernière ; devenu libre, le protoplasma s'entoure d'une nouvelle membrane et constitue une nouvelle cellule qui bientôt se divise.

Nous nous bornerons à passer ici successivement et rapidement

en revue chacun des trois modes de multiplication indiqués plus haut.

1° *Multiplication intracellulaire des cellules.* — Le caractère de ce procédé de formation de cellules, désigné d'habitude sous le nom de *formation libre*, peut être résumé en deux mots. Dans le protoplasma d'une cellule se forment, par condensation en certains points de la substance protoplasmique, de nouvelles cellules, d'abord très petites, nues, puis augmentant de taille par incorporation dans leur masse du protoplasma de la cellule mère et enfin s'entourant d'une membrane d'enveloppe. Ce mode de multiplication cellulaire est relativement peu répandu dans les végétaux. On l'observe cependant dans le sac embryonnaire de la plupart des végétaux supérieurs, où il a pour résultat la production de l'albumen ; c'est aussi par ce procédé que se forment les cellules reproductrices asexuées d'un assez grand nombre d'Algues et de Champignons. M. Strasburger l'a bien étudié dans le sac embryonnaire du Haricot pendant la formation de l'albumen. Dans certains points du protoplasma du sac embryonnaire, on voit apparaître d'abord une sorte de tache claire, transparente, au centre de laquelle est un point grisâtre. Ce point représente le début d'un noyau, et la tache claire, sphérique, qui l'entoure, constitue le premier état d'une jeune cellule. Le noyau ponctiforme s'accroît peu à peu, en même temps que la zone claire se dilate ; mais, l'accroissement du noyau étant plus rapide que celui de la zone claire, le noyau offre bientôt un diamètre relativement plus considérable. Le protoplasma qui forme la tache claire offre, à ce moment, dans beaucoup de cas, des lignes granuleuses, grisâtres, qui rayonnent à partir du noyau, tandis que ce dernier est homogène et réfracte fortement la lumière.

Lorsque la sphère cellulaire claire a atteint une certaine dimension, sa surface devient plus dense et prend l'aspect d'une couche membraneuse qui, plus tard, se revêt de cellulose ; en même temps, les lignes grisâtres du protoplasma prennent une disposition réticulée. Quant au noyau, il ne tarde pas à offrir un certain nombre de vacuoles remplies d'un liquide légèrement rosé.

2° *Multiplication des cellules par bourgeonnement.* — Sur un point de la surface de la cellule mère, il se produit une saillie arrondie, dans laquelle s'accumule du protoplasma ; puis la cavité de cette saillie se sépare de la cellule mère à l'aide d'une cloison cellulosique qui se forme au niveau de leur point de communica-

tion. C'est par ce procédé que se forment les rameaux des Algues unicellulaires, ceux du mycélium des Champignons, etc. Nägeli admet que le noyau primitif de la cellule mère persiste sans se diviser dans cette cellule et qu'un nouveau noyau se forme dans le protoplasma de la cellule fille. M. Strasburger rejette cette manière de voir; il pense que si la cellule mère possède un noyau, celui-ci se segmente comme dans le cas de division qui nous reste à étudier. Cependant, aucune observation directe n'est encore venue appuyer cette manière de voir.

Dans certaines plantes, par exemple dans le Champignon de la Levure de Bière (*Saccharomyces Cerevisiæ*), lorsque le bourgeon, ou cellule fille, a atteint une certaine dimension, la cloison, d'abord simple, qui se sépare de la cellule mère, se double; les deux cellules se séparent et vont vivre désormais indépendantes, tandis que la cellule mère continue à produire de nouveaux bourgeons.

3° *Multiplication des cellules par segmentation.* — Un premier exemple de multiplication par segmentation nous est offert par le protoplasma des Mycomycètes. Lorsque les conditions de milieu sont défavorables, lorsque par exemple la température est trop élevée ou l'atmosphère trop pauvre en humidité, on voit la masse protoplasmique volumineuse, mobile et à formes sans cesse changeantes, qui constitue ces Champignons pendant leur état plasmodique, se diviser en nombreux fragments de grosseur inégale qui s'arrondissent et sécrètent une membrane d'enveloppe résistante, dans laquelle le protoplasma reste enfermé jusqu'à ce que les conditions extérieures redeviennent favorables.

Un procédé différent de segmentation a été signalé dans les cellules mères des éléments reproducteurs asexués de certains Champignons et particulièrement des *Achlya*. On voit, à un moment donné, le protoplasma granuleux qui remplit le sporange claviforme de l'*Achlya* se diviser tout entier en petites masses polyédriques, extrêmement nombreuses, contiguës les unes aux autres, devenant graduellement plus distinctes, puis s'arrondissant et formant en définitive autant de cellules nouvelles, nues, qui s'échappent de la cavité dans laquelle elles se sont formées. On a donné à ce phénomène le nom de *segmentation endogène*. Elle diffère de la segmentation cellulaire, dont il nous reste à parler, par ce fait que la membrane n'y prend aucune part. Dans certains cas de segmentation de ce genre, on voit se produire,

avant la division du protoplasma, autant de petits noyaux qu'il y aura plus tard de cellules, et, dans ce cas, il est peut-être difficile de dire si l'on a affaire à une segmentation véritable ou à une formation libre de cellules.

Dans les cas les plus fréquents, la segmentation du protoplasma cellulaire est accompagnée de la formation d'une cloison de cellulose, qui divise la cellule en deux cellules nouvelles, d'où le nom de *bipartition* fréquemment donné à cette forme de la segmentation.

C'est par ce procédé que se forment les cellules qui composent tous les tissus des végétaux pluricellulaires ; mais la bipartition est difficile à étudier dans ces tissus, tandis qu'on peut l'observer plus facilement dans les végétaux inférieurs et particulièrement dans les Algues filamenteuses.

Les premiers phénomènes qui se produisent au moment où va s'effectuer la segmentation portent sur le noyau, qui s'allonge, devient elliptique, se divise en filaments protoplasmiques, puis offre trois plaques réunies par ces filaments : une moyenne, au niveau de laquelle se fera la division, les deux autres situées aux deux extrémités et destinées à former les noyaux des deux nouvelles cellules. Dans les cellules des poils staminaux du *Tradescantia*, j'ai vu le noyau se diviser d'abord en courts bâtonnets enchevêtrés les uns dans les autres ; puis ces bâtonnets s'allongent de façon à acquérir une longueur égale à la moitié de celle du noyau ; ils se séparent alors, au niveau de l'équateur du noyau, en deux groupes coniques, puis ceux de chaque groupe se fusionnent pour former les noyaux des deux jeunes cellules.

Pendant que le noyau se prépare à se diviser, la membrane cellulosique produit, sur la face interne et au niveau de la plaque médiane du noyau, un épaississement en forme d'anneau, qui refoule devant lui l'utricule azotée et, par conséquent, la rapproche du noyau. Cet épaississement représente le début de la cloison qui plus tard divisera la cellule. Le protoplasma de l'utricule azotée, de plus en plus refoulé par la cloison, forme bientôt au niveau de la plaque médiane du noyau une sorte de lame épaisse dans l'intérieur de laquelle se déposent des molécules de cellulose. Le centre de l'anneau formé par la jeune cloison se trouve ainsi comblé par de la cellulose, le noyau se divise au niveau de la plaque médiane dont les deux moitiés s'écartent, et, la cloison étant complète, la cellule se trouve divisée en deux cellules filles.

La cloison cellulosique est, d'après M. Strasburger, d'abord manifestement simple, homogène, et en rapport seulement avec la couche la plus interne de la membrane de la cellule mère. Dans la plupart des Algues filamenteuses, la membrane périphérique offre trois couches superposées de dehors en dedans, la plus extérieure étant la plus épaisse. Plus tard, on voit apparaître, au niveau du point de contact de la cloison avec la paroi latérale qui lui a donné naissance, une sorte de triangle d'une substance grisâtre, dont la base se met en rapport avec la couche moyenne de la paroi latérale et dont le sommet s'enfonce graduellement dans l'épaisseur de la cloison. Au bout d'un certain temps, cette dernière offre trois couches : une moyenne et deux latérales ; la moyenne continuant la couche moyenne de la paroi latérale et les deux latérales en continuité avec la couche interne de la paroi latérale.

La segmentation du noyau peut, dans certains cas, n'être pas accompagnée de la bipartition de la cellule. J'ai constaté fréquemment ce fait dans les cellules des poils staminaux du *Tradescantia virginica*, qui fréquemment contiennent, par suite, deux noyaux situés d'habitude chacun à l'une de leurs extrémités.

CHAPITRE IV

LES PRODUITS CELLULAIRES.

Nous n'avons étudié encore que les trois parties constituantes essentielles de la cellule : le protoplasma, le noyau et la membrane cellulaire ; il nous reste à passer en revue un certain nombre de substances qui existent habituellement dans les cellules végétales et qui sont produites, les unes directement par le protoplasma, les autres par transformation des produits directs de cette substance, tandis que d'autres sont constituées à la fois par des produits du protoplasma et par des substances venues du dehors.

Parmi les produits cellulaires, nous n'étudierons ici avec quelque soin que ceux qui jouent un rôle important dans la vie des végétaux, tandis que nous serons très bref en parlant de ceux qui ont une importance biologique moins considérable.

§ 1. Suc cellulaire.

Dans les cellules jeunes on ne peut pas distinguer de suc cellulaire. Le protoplasma, avec son noyau au centre, occupe toute la cavité de la cellule ; mais, à mesure que la cellule avance en âge, il se produit dans le protoplasma, ainsi que nous l'avons dit plus haut (p. 167), des cavités, d'abord nombreuses et de faibles dimensions, qui grandissent rapidement et se réunissent en refoulant le protoplasma contre la face interne de la membrane. Le liquide qui remplit ces cavités est le *suc cellulaire*. Il se compose d'eau venue du dehors, tenant en dissolution à la fois les produits de désassimilation solubles du protoplasma et les substances solubles venues de l'extérieur et destinées à la nutrition du protoplasma ; sa composition chimique est donc très complexe et varie d'un moment à l'autre. On pourrait avec quelque raison comparer le suc cellulaire au plasma sanguin dont il joue à peu près le rôle dans la vie des cellules végétales. D'abord incolore, le suc cellulaire est ensuite fréquemment coloré par des pigments qu'il tient en disso-

lution et dont l'origine n'est que très peu ou même pas du tout connue.

§ 2. Chlorophylle.

De toutes les substances qu'on trouve dans les cellules végétales, la chlorophylle est sans contredit la plus importante par le rôle qu'elle joue dans la vie des plantes. On trouve aussi de la chlorophylle dans quelques animaux, par exemple dans *Euglena viridis*, et l'on peut diviser, au point de vue biologique, tous les êtres vivants en deux grands groupes : ceux qui possèdent de la chlorophylle et ceux qui en sont dépourvus. Sans entrer dans le détail d'une question que nous étudierons longuement au chapitre de la *Nutrition*, nous nous bornerons à dire que les êtres vivants pourvus de chlorophylle sont susceptibles de fabriquer, quand ils sont exposés à la lumière, des matières organiques, à l'aide de principes immédiats purement inorganiques pris dans le sol et dans l'atmosphère, tandis que les êtres vivants dépourvus de chlorophylle, ne jouissant pas de cette propriété, sont obligés d'emprunter les matières organiques nécessaires à leur nutrition soit directement aux êtres chlorophyllés, soit aux êtres qui se sont nourris de ces derniers.

Dans les ouvrages de botanique, on comprend sous une même dénomination, celle de *chlorophylle*, deux principes absolument différents, le *pigment chlorophyllien vert* et le protoplasma qui lui sert de substratum. Ces deux substances sont cependant très faciles à séparer et doivent être soigneusement distinguées. Pour isoler le pigment chlorophyllien, il suffit de faire macérer les cellules vertes dans l'alcool qui dissout le pigment, tandis qu'au contraire il coagule le protoplasma.

Pour bien distinguer les deux parties constituantes de la chlorophylle, nous donnerons le nom de *protoplasma chlorophyllé* à la substance protoplasmique qui sert de substratum au pigment vert ; nous nommerons ce dernier *pigment chlorophyllien*.

Dans certains cas, par exemple dans les Algues les plus inférieures, telles que les Protozoocées, les Palmellacées, les gonidies des Lichens, etc., le pigment chlorophyllien imbibe le protoplasma de la cellule tout entier d'une façon uniforme. Les auteurs disent dans ce cas que la chlorophylle est *amorphe* ; mais c'est là

une dénomination évidemment erronée, car ici le mot *chlorophylle* s'appliquerait à tout le protoplasma cellulaire.

Dans la grande majorité des végétaux verts, le protoplasma cellulaire se divise en deux parties bien distinctes : l'une incolore, formant la portion la plus considérable du corps protoplasmique ; l'autre colorée en vert par du pigment chlorophyllien et affectant des formes déterminées, à peu près constantes dans une même espèce végétale ; nous donnons aux masses protoplasmiques figurées, servant de substratum au pigment vert, le nom de *corpuscules chlorophylliens*. C'est sous ce titre que nous allons étudier leurs formes, leur mode de formation et les autres phénomènes qu'elles peuvent présenter à notre observation.

Corpuscules chlorophylliens. — Dans quelques plantes, les corpuscules chlorophylliens affectent des formes tout à fait spéciales et très caractéristiques. Dans les Desmidiées, ils se présentent sous la forme de croissants ou de bâtonnets plus ou moins allongés. Dans le *Zygnema cruciatum*, ils affectent la forme d'étoiles à branches nombreuses, la même cellule contenant souvent deux grains, dont certaines branches sont anastomosées entre elles, tandis que d'autres se confondent avec le protoplasma pariétal de la cellule. Dans le *Spirogyra*, ce sont des rubans aplatis et très allongés, disposés en spirales. Dans les *Sirogonium*, ce sont des bandelettes renflées en chapelets et disposées en petit nombre parallèlement au grand axe de la cellule, etc.

Ces formes spéciales ne sont que des exceptions. Dans la majeure partie des plantes vertes, les corpuscules chlorophylliens se présentent d'ordinaire en nombre considérable, sous la forme de petites masses vertes, ovoïdes ou irrégulièrement polygonales, logées dans l'épaisseur de l'utricule azotée.

Le protoplasma des jeunes corpuscules est mou ; en avançant en âge, il devient plus dense, surtout au niveau de sa surface, qui est toujours moins riche en eau que le reste de la masse.

Indépendamment du pigment vert qui les imbibe, les corpuscules chlorophylliens contiennent presque toujours soit de l'amidon, soit des gouttelettes de matière grasse, soit simultanément ces deux substances. Quand on place la plante verte dans l'obscurité, les grains d'amidon contenus dans les corpuscules chlorophylliens ne tardent pas à disparaître ; ils se reforment quand on expose de nouveau la plante à la lumière. Le grain d'amidon apparaît dans le corpuscule chlorophyllien sous la forme d'une petite

granulation qui augmente rapidement de volume en refoulant autour d'elle le protoplasma du corpuscule ; dans quelques cas même, particulièrement dans les feuilles jaunies, à l'automne, le protoplasma du corpuscule peut disparaître entièrement, tandis que le grain d'amidon qu'il contient augmente de volume.

Les corpuscules chlorophylliens se forment toujours dans l'épaisseur même du protoplasma des cellules. Tantôt ils paraissent naître par différenciation de certaines parties du protoplasma, tantôt, au contraire, ils semblent résulter d'une véritable segmentation de l'utricule azotée. D'après M. Mikosch, ils pourraient aussi résulter de l'enveloppement d'un grain d'amidon préexistant par du protoplasma, qui ensuite se colore en vert.

Dans beaucoup de plantes, après qu'ils ont atteint une certaine taille, ils se multiplient par segmentation.

Les corpuscules chlorophylliens peuvent se former dans des plantes placées dans l'obscurité la plus complète ; mais, dans ce cas, ils restent jaunâtres, le pigment chlorophyllien ne se produisant, sauf de rares exceptions, que sous l'influence de la lumière. Lorsqu'une plante déjà verte est placée dans l'obscurité, les corpuscules chlorophylliens commencent par se décolorer, puis ils se détruisent. La privation absolue de fer, le froid, une chaleur trop intense et quelques autres conditions, déterminent aussi leur destruction.

La lumière produit sur les corpuscules chlorophylliens intacts et verts un effet remarquable. Quand on expose une plante verte aux rayons directs du soleil, les parties directement frappées par les rayons lumineux pâlissent, d'une façon sensible, non seulement parce que le pigment est modifié, ainsi que nous le verrons plus bas, mais aussi parce que les corpuscules chlorophylliens changent de position et deviennent moins visibles.

Tant que la partie verte ne reçoit que de la lumière diffuse, les corpuscules chlorophylliens sont appliqués contre les parois des cellules parallèles à la surface de l'organe ; dès que les rayons lumineux tombent directement sur les cellules, les corpuscules se portent sur les parois latérales et, par conséquent, deviennent moins visibles pour l'observateur qui a sous les yeux les faces horizontales des cellules. Dans l'obscurité, surtout lorsqu'elle est prolongée, les corpuscules chlorophylliens gagnent aussi les parois latérales, mais le mouvement est beaucoup plus lent que celui qui se produit sous l'influence des rayons directs du soleil. M. Franck

a aussi remarqué que les corpuscules chlorophylliens ont une tendance manifeste à se porter sur les points des cellules les mieux éclairés par la lumière diffuse.

Le même botaniste a montré que la disposition des corpuscules chlorophylliens peut être influencée par d'autres agents que la lumière, et il admet que ce ne sont pas seulement les corpuscules chlorophylliens qui se déplacent, mais le protoplasma même dans l'épaisseur duquel ils sont logés ; une blessure, un abaissement de la température au-dessous de zéro, font émigrer les corpuscules contre les parois latérales ; lorsque les cellules vieillissent, les corpuscules prennent également, d'après Franck, cette position.

Pigment chlorophyllien. — Le pigment chlorophyllien ne se trouve pas, comme on le croyait autrefois, disséminé à l'état de fines granulations dans le corpuscule protoplasmique qui lui sert de substratum ; les recherches spectroscopiques de M. Kraus ont montré qu'il est à l'état de dissolution véritable dans la substance protoplasmique.

Pour séparer le pigment chlorophyllien du protoplasma dans lequel il est dissous, il suffit de faire macérer des fragments de tissus verts dans l'alcool, le chloroforme, une huile fixe ou une essence ; toutes ces substances dissolvent le pigment, tandis qu'elles n'attaquent pas le protoplasma ou déterminent sa coagulation. L'alcool est de tous ces corps celui qu'on emploie le plus habituellement. Il dissout le pigment chlorophyllien avec une grande rapidité, et forme avec lui des solutions d'un beau vert.

M. Fremy a montré que quand on ajoute à une solution alcoolique de pigment chlorophyllien un mélange de 2 parties d'éther et de 1 partie d'acide chlorhydrique, on voit la liqueur, d'abord agitée, puis abandonnée au repos, se séparer en deux couches superposées : l'une supérieure, formée par l'éther, colorée en jaune ; l'autre inférieure, formée par l'acide, colorée en bleu. Quand on ajoute de nouveau de l'alcool au mélange, les deux couches se confondent et la solution redevient uniformément verte. M. Fremy conclut de cette expérience que le pigment chlorophyllien est constitué par le mélange de deux matières colorantes distinctes : l'une, soluble dans l'éther et jaune, qu'il nomme *phylloxanthine* ; l'autre, soluble dans l'acide chlorhydrique, bleue, nommée par lui *cyanine*. D'après M. Fremy, la première seule existerait dans les corpuscules chlorophylliens jaunes des feuilles formées dans l'obscurité ou étiolées.

M. Kraus est arrivé à des conclusions semblables à l'aide d'une méthode expérimentale un peu différente. Il ajoute simplement de l'essence de térébenthine à une solution alcoolique de pigment chlorophyllien et laisse reposer le mélange après l'avoir agité. La liqueur se dédouble en deux couches : l'une, supérieure, formée par la benzine, colorée en bleu verdâtre ; l'autre formée par l'alcool, colorée en beau jaune. M. Kraus admet, comme M. Fremy, que le pigment chlorophyllien n'est pas un principe immédiat simple, mais qu'il est composé par le mélange de deux principes différents, l'un jaune et l'autre bleu. Pour corroborer cette opinion, M. Kraus invoque l'analyse spectrale, qui révèle la coexistence, dans le spectre de la chlorophylle, des deux spectres combinés de la cyanophylle et de la xanthophylle.

Malgré ces faits, nous sommes peu disposé à admettre l'opinion de MM. Fremy et Kraus. Nous pensons qu'il est difficile de traiter une matière aussi peu stable que le pigment chlorophyllien, et en général tous les pigments des végétaux, par l'alcool, par la térébenthine et surtout par un acide, sans modifier sa composition chimique. Nous n'insisterons d'ailleurs pas ici sur toutes les opinions qui ont été émises au sujet de la composition chimique de la chlorophylle (voir notre article *Chlorophylle*, dans le *Dictionnaire de Botanique* de H. Baillon) ; nous nous bornerons à dire qu'à nos yeux, le pigment chlorophyllien est, sans aucun doute, un principe immédiat simple, ainsi que Verdeil l'a soutenu le premier et ainsi que M. Gautier l'a récemment montré en obtenant ce corps à l'état cristallin ; mais, comme toutes les matières colorantes, le pigment chlorophyllien est susceptible de se modifier, sous l'influence des agents chimiques, avec la plus grande facilité, et il est probable qu'un grand nombre de matières colorantes diverses qu'on trouve dans les fleurs, dans les feuilles automnales, dans les fruits des végétaux, etc., ne sont que des produits d'oxydation ou de dédoublement du pigment chlorophyllien.

L'oxydation du pigment chlorophyllien est bien mise en évidence par l'expérience suivante. Les solutions alcooliques de pigment chlorophyllien perdent rapidement la coloration verte intense qui les caractérise. Lorsqu'elles sont exposées à la lumière directe du soleil, elles deviennent bientôt d'un jaune de moins en moins foncé, et Jadin a constaté qu'en même temps que la solution se décolore, elle absorbe une quantité relativement considérable d'oxygène et dégage de l'acide carbonique. Cette décoloration se

produit même dans l'obscurité, au contact de l'air atmosphérique, par suite de l'oxydation du pigment. Nous avons dit plus haut que les feuilles vertes exposées aux rayons directs du soleil subissent une décoloration semblable à celle des solutions et due sans aucun doute au même phénomène d'oxydation. Il n'est donc pas étonnant que tous les réactifs chimiques oxydants soient capables de modifier le pigment chlorophyllien.

Quand on expose à l'action des rayons lumineux une couche assez épaisse de solution alcoolique de pigment chlorophyllien, on constate que les rayons qui ont agi sur les parties les plus superficielles de la couche sont devenus impuissants à décolorer les couches sous-jacentes. En rapprochant ce fait des observations de Draper, d'après lesquelles la lumière qui a traversé une couche d'eau chlorée en déterminant un dégagement d'oxygène est dépourvue des rayons qui ont produit ce dégagement, nous devons admettre que la lumière qui a servi à décolorer une certaine couche de pigment chlorophyllien, a perdu une partie de ses rayons. On admet aussi que cette lumière est encore susceptible de déterminer le verdissement d'une plante étiolée, d'où l'on devrait conclure que le verdissement et la décoloration des corpuscules chlorophylliens sont produits par des rayons différents.

Ceci nous conduit à étudier l'action de la lumière sur la production du pigment chlorophyllien. Quand on fait germer une graine dans l'obscurité, les feuilles qu'elle produit contiennent des corpuscules chlorophylliens, mais ces corpuscules sont jaunâtres. Dès que la plante est exposée à la lumière, les feuilles verdissent avec une très grande rapidité. Les cotylédons de certains Conifères peuvent cependant verdier dans l'obscurité la plus complète, pourvu que la graine soit soumise à l'action d'une certaine température.

Lorsqu'on place des plantes déjà vertes dans l'obscurité, le pigment chlorophyllien ne tarde pas à jaunir, puis il se détruit complètement et le corpuscule protoplasmique qui lui servait de substratum disparaît à son tour.

La lumière est donc nécessaire non seulement à la production, mais encore à la conservation du pigment chlorophyllien.

L'action exercée par la lumière sur la formation du pigment chlorophyllien est limitée exactement aux points frappés par les rayons lumineux. Si l'on met à l'abri de ces rayons une portion déterminée d'une feuille, tandis que tout le reste de l'organe est

exposé à leur action, on voit la portion abritée rester jaunâtre, tandis que les parties voisines verdissent rapidement.

La lumière artificielle agit de la même façon que la lumière solaire, à la condition qu'elle soit suffisamment intense. Les rayons solaires qui exercent l'action la plus intense sur le verdissement sont, d'après M. Guillemin, les rayons jaunes; l'action diminue ensuite lentement à mesure qu'on se rapproche des rayons violets; elle s'exerce encore au-delà de cette limite, mais devient molle dans les derniers rayons fluorescents. Du côté du rouge, l'aptitude des divers rayons à déterminer la formation du pigment chlorophyllien décroît plus rapidement; les rayons orangés et rouges la possèdent à un haut degré; elle ne cesse que dans les rayons calorifiques, près du maximum de chaleur; les rayons bleus, verts, jaunes, orangés et rouges, agissent davantage que les rayons solaires blancs; les rayons jaunes sont presque aussi actifs que la lumière diffuse.

D'après Wiesner, avec une lumière qui n'est pas assez intense pour décolorer en quelques heures les solutions de pigment chlorophyllien, le verdissement des plantes étiolées se produit plus rapidement sous l'influence des rayons les moins réfrangibles que sous celle des rayons les plus réfrangibles; avec une lumière diffuse assez intense pour décolorer en quelques heures les solutions de pigment chlorophyllien, le verdissement des plantes étiolées se produit à peu près avec la même rapidité dans les rayons les plus réfrangibles et dans les moins réfrangibles; avec une lumière très intense, les plantes étiolées verdissent plus rapidement sous l'influence des rayons les plus réfrangibles.

Lorsque les plantes en voie de développement sont exposées à une lumière très intense, une partie du pigment chlorophyllien formé ne tarde pas, d'après Wiesner, à être détruit, tandis que, lorsque le verdissement est déterminé par une lumière de moyenne intensité, tout le pigment vert foncé est conservé.

Ces derniers faits nous fournissent l'explication d'un certain nombre de phénomènes qui paraissent au premier abord contradictoires. Ils expliquent, par exemple, pourquoi les plantes étiolées verdissent plus rapidement sous l'action de la lumière diffuse, que sous celle des rayons directs du soleil; pourquoi les jeunes feuilles vertes pâlissent au soleil, tandis qu'à l'ombre elles reprennent une teinte vert sombre; pourquoi, enfin, sur une feuille exposée au soleil, mais protégée dans une de ses parties par une lame de

plomb, la partie abritée offre bientôt une coloration plus foncée que les autres.

Nous avons dit plus haut que les plantes vertes placées dans l'obscurité jaunissent ou, pour me servir de l'expression consacrée par l'usage, *s'étiolent*. D'après M. Wiesner, cet étiolement est dû à la destruction du pigment chlorophyllien par des acides organiques, qui se forment toujours en grande quantité dans les cellules des végétaux placés à l'abri de la lumière. M. Chautard a constaté, de son côté, que les solutions alcooliques de la chlorophylle n'offrent pas exactement le même spectre quand elles proviennent de plantes à sucs acides que lorsqu'elles proviennent de plantes à sucs basiques ou neutres. M. Wiesner pense que si les acides végétaux ne détruisent pas la chlorophylle dans les plantes exposées à la lumière, c'est que, dans cette condition, le protoplasma des cellules leur offre une imperméabilité très grande, qui diminue dans l'obscurité. Les quelques plantes qui, comme les Cactus, ne s'étiolent que difficilement dans l'obscurité, devraient cette propriété à ce que leurs cellules ne produisent pas, dans l'obscurité, d'acides organiques.

Indépendamment de la chaleur et de la lumière, il faut, pour que les plantes verdissent, qu'elles aient à leur disposition une certaine quantité de fer. Nous reviendrons sur ce fait, à propos des aliments des plantes.

Le pigment chlorophyllien subit dans un grand nombre de plantes des changements de coloration dont nous parlerons dans les chapitres suivants.

Nous devons, en terminant l'étude de la chlorophylle, nous demander comment elle a pu se produire primitivement dans les plantes. Cette question est, sans contredit, l'une des plus importantes, parmi celles qui peuvent faire l'objet des méditations des biologistes; mais elle est aussi l'une des plus difficiles à résoudre et nous ne pouvons guère, en ce qui la concerne, que bâtir des hypothèses plus ou moins probables. Nous répéterons à cet égard ce que nous avons dit ailleurs (*Manuel d'Hist. nat. médic.*, INTROD., LXIV; et *Dict. de bot.* de H. Baillon, art. COLORATION). La matière vivante se présente actuellement à notre observation sous deux aspects: ou bien elle est incolore; ou bien elle est accompagnée d'une substance colorante verte, le pigment chlorophyllien. Nous devons nous demander quelle est celle de ces deux formes du protoplasma qui a précédé l'autre sur la terre. Le protoplasma inco-

lore ne jouissant pas de la propriété de s'accroître dans un milieu purement inorganique, tandis que le protoplasma vert peut augmenter de masse dans ces conditions, qui correspondent à celles du milieu dans lesquels est formée la première matière vivante, il semble, au premier abord, que celle-ci ait dû, dès son apparition sur le globe, être munie de pigment chlorophyllien. Cette opinion a été, en effet, admise par un certain nombre d'auteurs, mais elle nous paraît peu probable. Il n'est guère possible, en effet, de supposer, comme semble l'admettre Claude Bernard, que toute la matière vivante actuellement répandue sur le globe soit le produit de l'accroissement d'« *une molécule* albumineuse primitive et *unique*, développée à l'origine du monde terrestre »; il est bien plus probable que des masses plus ou moins considérables et plus ou moins nombreuses de matière vivante ont dû se former, sous l'influence de conditions identiques, dans des points multiples de la surface du globe. Ces premiers corps vivants, en s'oxydant, ont donné naissance, comme le fait aujourd'hui toute matière vivante, à des principes immédiats ternaires qui, mis en liberté, ont pu servir, avec les matériaux inorganiques du milieu ambiant, à la fabrication par le protoplasma de nouvelles substances albuminoïdes nutritives. Nous savons en effet que les végétaux incolores jouissent de la propriété de fabriquer, avec des azotates minéraux et des matières ternaires, comme l'aleool et le sucre, des principes albuminoïdes. Le pigment chlorophyllien qui, actuellement, se forme, sans contredit, par oxydation ou dédoublement du protoplasma vivant, a pu se produire, à l'origine du monde, par une oxydation semblable; mais, le protoplasma ne pouvant lui donner naissance que sous l'influence de conditions particulières, le pigment chlorophyllien a pu n'apparaître que dans certaines formes primitives de la matière vivante, qui, par hérédité, ont transmis à leurs descendants cette propriété, tandis que les autres formes sont restées incolores.

Cette manière de voir est conforme au fait, actuellement bien constatable, que tout protoplasma est d'abord incolore et ne produit de pigment chlorophyllien que sous l'influence de conditions déterminées, dont la disparition ne tarde pas à être accompagnée de la destruction du pigment. Il est donc permis d'admettre que tous les corps vivants primitifs étaient incolores, mais que, sous l'influence de conditions différentes, certains de ces corps ont produit de la matière verte, tandis que les autres sont restés incolores, le

protoplasma restant d'ailleurs aussi semblable que possible dans les deux formes de la matière vivante.

La matière vivante incolore étant incapable, comme nous l'avons indiqué plus haut sommairement, de se nourrir à l'aide de matériaux inorganiques, l'apparition de cette matière dans un milieu purement inorganique a dû être très rapidement suivie de l'apparition de la chlorophylle. Sans cela la matière vivante incolore ne pouvant pas se nourrir, tandis qu'elle se détruisait par l'oxydation, n'aurait pas tardé à disparaître, consommée par l'oxygène de l'air.

On peut, il est vrai, émettre deux suppositions qui rendraient, si elles étaient exactes, l'apparition rapide de la chlorophylle dans la matière vivante primitive moins nécessaire que nous venons de le dire.

La première de ces suppositions est que l'eau, dans laquelle a dû apparaître la matière vivante primitive, étant, aux époques reculées dont nous parlons, très peu riche en oxygène, les phénomènes d'oxydation concomitants de la vie pouvaient alors être plus lents qu'ils ne le sont aujourd'hui. On admet, en effet, généralement, qu'au moment de la première apparition de la vie sur le globe l'atmosphère était beaucoup plus riche en acide carbonique, et partant relativement moins riche en oxygène qu'aujourd'hui; mais même en admettant que, soit à cause de son peu de mobilité, soit à cause de la pauvreté relative en oxygène de l'atmosphère, la matière vivante ne s'oxydât qu'avec plus de lenteur qu'à l'époque actuelle, il n'en reste pas moins incontestable que cette oxydation existait et que la matière vivante était, alors comme aujourd'hui, condamnée à réparer sans cesse, par la nutrition, les pertes produites par l'oxydation, sous peine d'être détruite au bout d'un temps plus ou moins long. Il est donc bien incontestable que, même en admettant l'hypothèse dont nous venons de parler, on doit considérer l'apparition de la chlorophylle dans la matière vivante comme ayant suivi de très près la formation primitive de cette dernière.

Une deuxième supposition pourrait être faite. On pourrait admettre que les matières ternaires existaient avant les matières albuminoïdes dont l'union donna naissance à la matière vivante; dans ce cas, la matière vivante incolore pouvant se nourrir des principes ternaires, la nécessité de l'apparition rapide de la chlorophylle n'existerait pas. Mais, nous indiquerons plus tard les motifs qui nous empêchent d'admettre que les matières ternaires

aient existé avant les matières albuminoïdes, et qui doivent, au contraire, nous faire considérer les hydrates de carbone comme toujours produits dans la nature par les êtres vivants. S'il en est ainsi, une partie de la matière vivante primitive a dû, dès les premiers instants de son apparition, former, sous l'influence de la lumière, le pigment chlorophyllien nécessaire à la nutrition.

Une fois acquise par certaines formes de la matière vivante primitive, la propriété de produire de la chlorophylle s'est, comme toutes les propriétés, transmise par hérédité, et les êtres vivants verts transformant la matière inorganique en matière organique ont eux-mêmes servi à l'alimentation des formes de la matière vivante qui, à cause des conditions spéciales dans lesquelles elles se trouvaient placées, étaient restées incolores.

Tant que l'atmosphère a été très riche en acide carbonique, les êtres vivants pourvus de chlorophylle, c'est-à-dire la majeure partie des végétaux, ont dû prendre à la surface du globe une extension énorme; leur nombre a été sans nul doute infiniment supérieur à celui des êtres incolores, c'est-à-dire des animaux et des champignons. Plus tard, à mesure que l'acide carbonique de l'atmosphère était consommé par les végétaux verts, les animaux et les végétaux incolores, auxquels l'acide carbonique est non pas utile, mais au contraire nuisible, ont pris une extension de plus en plus grande. Mais, si eux-mêmes ne dégageaient pas d'une façon incessante l'acide carbonique formé sous l'influence de l'oxydation de leurs tissus, il arriverait un moment où, l'atmosphère étant dépouillée de son acide carbonique, les végétaux verts auquel il est indispensable finiraient par ne plus pouvoir vivre et entraîneraient dans leur disparition les organismes incolores à l'alimentation desquels ils sont nécessaires.

D'autre part, les êtres vivants incolores consommant pour leur respiration une énorme quantité d'oxygène, l'atmosphère ne tarderait pas à voir diminuer la proportion de ce gaz qu'elle renferme, si les végétaux pourvus de chlorophylle ne rejetaient une grande partie de l'oxygène provenant de l'acide carbonique qu'ils décomposent.

Il s'établit ainsi entre les êtres vivants verts et les êtres vivants incolores un équilibre qui permet à ces deux groupes d'organismes de vivre côte à côte en même temps qu'ils maintiennent dans un état à peu près fixe la composition chimique de l'atmosphère nécessaire à la vie des uns et des autres.

Quelle que soit l'époque à laquelle la matière verte ait fait son apparition première dans les organismes vivants, il est très facile de comprendre que la chlorophylle se soit, comme toutes les matières colorantes, produite, soit par désassimilation des principes albuminoïdes des êtres vivants, soit par combinaison de certains principes provenant de la désassimilation des matières albuminoïdes avec d'autres principes azotés. De ces deux hypothèses, c'est encore la première qui nous paraît offrir le plus de probabilité, car nous ne voyons jamais le pigment chlorophyllien se développer ailleurs que dans le protoplasma des cellules, soit qu'il apparaisse dans toutes les portions du protoplasma de la cellule, soit qu'il ne se forme que dans des corpuscules protoplasmiques nettement limités et distincts du reste de la masse protoplasmique cellulaire.

§ 3. Matières colorantes.

Les matières colorantes autres que le pigment chlorophyllien se présentent dans les cellules végétales sous des états et dans des situations bien distincts : ou bien elles sont dissoutes dans le suc cellulaire ; ou bien elles imprègnent des corpuscules protoplasmiques de formes très diverses, analogues à ceux qui servent toujours de substratum au pigment chlorophyllien ; ou bien encore elles imprègnent les membranes celluloses des cellules ; ou, enfin, elles peuvent être déposées à l'état de fines granulations solides à la surface des organes, comme cela se voit dans certains Liehens où ces granulations sont d'habitude colorées en jaune.

Les matières colorantes qui imprègnent les cloisons cellulaires, comme le jaune qui teint les parois des fibres ligneuses des *Berberis*, etc., paraissent être d'abord en dissolution dans le suc cellulaire et ne l'abandonner que plus ou moins tardivement pour se déposer dans l'épaisseur des membranes.

M. Vogl pense cependant que les matières auxquelles est due la coloration d'un grand nombre de bois résultent de la transformation chimique de la cellulose qui constitue les membranes des fibres ligneuses. Il est possible que cela soit vrai dans un certain nombre de cas. On sait, par exemple que dans l'Ébénier et dans un grand nombre d'autres arbres, le duramen, c'est-à-dire la portion du bois qui est la plus âgée et dont les cellules ne possèdent plus ni protoplasma ni suc cellulaire, est seul coloré, l'au-

bier ou bois jeune, à cellules encore vivantes, se montrant tout à fait incolore. Dans ces cas, il semble bien légitime d'admettre que la coloration des fibres du duramen est produite par une transformation chimique d'une partie des éléments constitutants des membranes cellulaires, mais l'opinion de Vogl ne paraît pas pouvoir être aussi généralisée que le pense cet auteur. Dans un grand nombre de plantes, par exemple dans les *Berberis*, les membranes cellulaires se montrent colorées, alors que les cellules sont encore vivantes, et l'on trouve la matière colorante à la fois dans l'épaisseur de la membrane et dans le suc des cellules. On a également constaté, dans un grand nombre de plantes, la matière colorante en dissolution dans le suc cellulaire avant que les membranes offrent aucune coloration, tandis qu'il n'y a pas d'exemple connu de membrane colorée avec un suc cellulaire tout à fait incolore.

Il est donc permis d'admettre, contrairement à l'opinion de Vogl, que, du moins pour un certain nombre de bois colorés, sinon pour tous, la matière colorante se forme d'abord dans la cavité cellulaire, et qu'elle abandonne peu à peu cette cavité pour pénétrer dans l'épaisseur des membranes lorsque le protoplasma meurt. Même en ce qui concerne les bois qui, comme l'ébène, ne paraissent prendre que tardivement la teinte foncée pour laquelle on les recherche dans l'industrie, il est permis de se demander s'il est bien certain que les matières colorantes se soient formées après la mort du protoplasma et par transformation de la cellulose des membranes. Pendant la vie même de la cellule il a pu se produire dans le suc cellulaire une matière chromogène qui, étant incolore ou n'ayant d'abord qu'une teinte faible, peu apte à la faire reconnaître, et ayant dans cet état imprégné les membranes des éléments ligneux, acquerra plus tard, au contact de l'air qui circule dans les éléments vieillis du bois, une coloration de plus en plus foncée, comme la matière incolore de l'indigo se teinte en bleu sous l'influence de l'air. Nous serions, pour notre part, d'autant plus disposé à admettre cette opinion que la manière de voir de Vogl ne nous paraît être appuyée sur aucun argument probant.

Il est encore permis de supposer que les granulations de pigment jaune ou grisâtre que l'on trouve à la surface d'un grand nombre de Lichens, par exemple des *Roccella*, des *Lecanora*, et autres dont nous aurons à parler plus loin, se sont formées dans

la cavité des cellules, et qu'elles ont été ensuite excrétées à travers les membranes des cellules épidermiques, comme le sont les granulations de matière cireuse qui constituent la pruine des fruits et des feuilles d'un grand nombre de plantes.

Dans quelques plantes, la coloration de certains organes est due à la coexistence dans les cellules de deux matières de couleurs différentes et se présentant sous des états différents. D'après M. Weiss, la coloration rouge-vermillon ou rouge-orange serait très souvent produite par un mélange de cette nature. Les cellules contiennent à la fois un suc cellulaire coloré en rouge violet ou en violet et des corpuscules protoplasmiques, de formes très variables, colorés en jaune. La résultante de ces deux matières colorantes est le rouge vermillon ou le rouge orange, ou parfois un rouge-feu.

Dans beaucoup d'autres plantes, la coloration des organes est due à ce que la couleur verte de la chlorophylle est masquée par des matières colorantes différentes, qui sont mélangées au pigment chlorophyllien dans les mêmes corpuscules protoplasmiques. Tel est le cas d'un grand nombre d'Algues rouges, brunes, bleues, etc., des groupes des Floridées, des Fucacées, des Nostocacées, etc. Ces matières colorantes se distinguent du pigment chlorophyllien en ce qu'elles sont solubles dans l'eau après la mort des cellules. Pour les obtenir et rendre à l'organe sa coloration verte, il suffit de faire tremper l'Algue dans l'eau, après la mort de ses cellules; la matière colorante qui masque la chlorophylle se dissout, et l'organe primitivement rouge se montre vert; on peut ensuite enlever le pigment chlorophyllien lui-même en traitant la plante par l'alcool. Ces matières colorantes, probablement très nombreuses, ne sont encore que peu connues, mais il est permis de supposer qu'elles ne sont que des modifications chimiques du pigment chlorophyllien.

D'après le lieu et le mode de leur formation, les matières colorantes des végétaux peuvent légitimement être divisées en deux groupes: celles qui se forment, comme le pigment chlorophyllien, dans des corpuscules protoplasmiques figurés, et celles qui se forment dans le suc cellulaire.

On ignore comment se forme la matière colorante tenue en dissolution dans le suc cellulaire; nous sommes réduits à admettre, en nous rapportant aux phénomènes généraux de la biologie des plantes, que ces matières sont un produit plus ou moins indirect

de désassimilation du protoplasma, se formant sous l'influence, soit de l'oxydation des principes immédiats qui constituent le protoplasma lui-même, soit de l'oxydation des principes immédiats tenus en dissolution par le sue cellulaire et provenant, soit du protoplasma de la cellule, soit des matières plastiques qui pénètrent dans la cellule pour servir à sa nutrition.

Quant aux matières colorantes qui imprègnent des corpuscules solides de protoplasma, elles résultent de la transformation du pigment chlorophyllien. Ce fait peut surtout être observé dans les corolles et les fruits de beaucoup de plantes. Avant l'épanouissement de la fleur, ces organes sont colorés en vert plus ou moins foncé et montrent, dans leurs cellules, de nombreux corpuscules chlorophylliens, analogues à ceux des feuilles de la plante. A mesure que les pétales grandissent et que le moment de la floraison approche, leur coloration verte fait place à une teinte ordinairement jaune, qui s'accroît graduellement, les parties encore abritées par le calice pouvant se montrer vertes, tandis que celles qui sont exposées à la lumière sont déjà colorées en jaune plus ou moins vif.

Le changement de coloration n'est ordinairement pas le seul phénomène qui se produise dans les corpuscules chlorophylliens qui changent de couleur. L'amidon qui était contenu dans le corpuscule vert disparaît peu à peu, la forme du corpuscule se modifie beaucoup, et, dans certains cas, il se divise en un nombre plus ou moins grand de granulations colorées. Ces phénomènes indiquent une altération véritable dans le corpuscule chlorophyllien ; celui-ci cesse d'abord de croître, parce qu'il ne possède plus la matière verte nécessaire à la fabrication des matériaux organiques sous l'influence de la lumière. Cet arrêt dans la croissance ne supprimant pas les oxydations incessantes, la respiration intime, dont tout le protoplasma vivant est le siège, le corpuscule protoplasmique décroît peu à peu et, finalement, se désagrège en granulations colorées, fort peu riches en protoplasma, composées presque uniquement de matière colorante, produite sans doute par une modification chimique du pigment chlorophyllien. Pendant que ces faits se produisent dans le corpuscule chlorophyllien, le protoplasma tout entier de la cellule est graduellement consommé par la respiration, le noyau disparaît, et enfin la cellule meurt ; l'organe a accompli sa fonction.

C'est ce phénomène qui se produit dans les feuilles à l'approche

de l'automne, alors que de vertes elles deviennent jaunes comme celles de la Vigne ou rouges comme celles de la Vigne vierge. Mais, en même temps que les corpuscules chlorophylliens changent de couleur, il peut se former dans le suc cellulaire une matière colorante soluble dans le liquide.

Les spores d'un certain nombre d'Algues offrent des faits un peu différents. Au moment où elles entrent en repos, elles perdent leur coloration verte et acquièrent une teinte rouge plus ou moins foncée, qui dure pendant toute la phase du repos, pour faire place de nouveau à la teinte verte, lorsque survient la période de végétation active. Ces spores ne possédant pas de corpuscules chlorophylliens, leur protoplasma étant au contraire tout entier imprégné de pigment vert, la substance colorante rouge qui succède au pigment est également dispersée dans tout le protoplasma, dont il est fort difficile d'indiquer les modifications concomitantes. Le changement de coloration est cependant aussi facile à expliquer dans ce cas que dans le précédent. Lorsque la spore entre en repos, les phénomènes de nutrition dont elle était le siège s'arrêtent; le pigment chlorophyllien, n'étant plus renouvelé, disparaît peu à peu, ou plutôt, en s'oxydant, change de coloration. On sait, en effet, avec quelle facilité les matières colorantes passent d'une teinte à une autre sous l'influence de la plus légère modification chimique. Plus tard, lorsque la spore recommence à végéter, le pigment rouge change de nouveau de coloration, il devient vert; des matériaux de nutrition étant formés sous son influence, la spore germe et donne naissance à un végétal semblable à celui qui l'avait produite.

La forme des corpuscules chlorophylliens des pétales et des fruits en voie de maturation change fréquemment à mesure que leur coloration se modifie. Les grains ronds deviennent souvent pointus, non parce qu'ils s'allongent en s'accroissant au niveau de deux points opposés de leur surface, mais parce que le pigment, d'abord disséminé dans toutes les parties du corpuscule, abandonne ensuite un point de son étendue, qui devient incolore, puis se déchire, en entraînant une modification de la forme du corpuscule, qui se présente sous l'aspect d'un bâtonnet pointu aux deux extrémités. Dans les fruits des Solanées, les corpuscules, d'abord arrondis et verts, prennent, après qu'ils se sont colorés en jaune, la forme de fuseaux souvent munis de sortes de poils à leurs extrémités; puis le protoplasma des corpuscules disparaît,

l'amidon et la matière colorante se dispersent dans la cellule en granulations de petite taille. Dans beaucoup de plantes, les corpuscules chlorophylliens transformés, et surtout ceux qui sont colorés en jaune ou en rouge, prennent, par les procédés indiqués plus haut, la forme de croissants à cornes pointues et plus ou moins allongées, ou celle de biseaux étranglés au milieu et renflés aux deux extrémités, ou encore celle de petits rubans diversément contournés, etc.

Dans les fleurs des Staphisaigres, on trouve des corpuscules colorés en bleu, affectant des formes très particulières; leur développement n'est encore que fort imparfaitement connu; la matière colorante s'y montre à l'état de petits corps en forme de javelots, de pinnules, d'écailles étoilées, etc., qui s'agrandissent par l'adjonction graduelle de granulations bleues à celles qui forment déjà les corpuscules, et finissent par constituer, au moment de l'épanouissement de la fleur, de grandes écailles bleues, à contours très variés, situées au centre de la cellule. Ces corpuscules sont d'abord suspendus dans un suc cellulaire coloré en bleu; mais, à mesure que leurs dimensions augmentent, le suc se décolore, et, lorsqu'ils ont atteint leur taille définitive, le suc cellulaire est tout à fait incolore. Plus tard, des taches rouges apparaissent dans les corpuscules bleus; cela se produit vers la fin de la floraison, au moment de la chute de la corolle. Il est permis de supposer que les corpuscules bleus dont nous venons de parler sont formés par la matière bleue, qui, d'abord tenue en suspension dans le suc cellulaire, s'en sépare graduellement pour se déposer à l'état solide. Lorsque, en effet, on traite les cellules par la solution de potasse, les corpuscules se redissolvent dans le suc cellulaire. Il semble donc qu'ici les corpuscules solides de matière colorante se forment indépendamment des corps chlorophylliens, mais de nouvelles observations sont peut-être nécessaires.

Les principales colorations offertes par les plantes sont, en dehors du vert : le blanc, le rouge, le jaune, l'orange, le bleu, le violet, le gris, le brun, le noir. Toutes ces couleurs peuvent se présenter avec des nuances extrêmement variées, et certaines passent facilement de l'une à l'autre.

Si nous laissons momentanément de côté, pour en parler plus tard, les colorations blanche, noire, grise et brune, les couleurs des plantes peuvent être divisées, avec Schübler et Franck, en deux séries : la *série anthûque* ou *jaune*, et la *série cyanique* ou

bleue, le jaune étant le point culminant de la série xanthique, et le bleu le point culminant de la série cyanique. Dans cette théorie, le vert, composé d'un mélange de jaune et de bleu, servirait d'intermédiaire entre la série xanthique et la série cyanique. Schübler et Franck ont établi, en se plaçant à ce point de vue, l'échelle chromatique suivante, qui embrasse toutes les colorations offertes habituellement par les plantes :

Série xanthique : rouge, orange rouge, orange, orange jaune, jaune, jaune vert.

Série cyanique : bleu verdâtre, bleu, bleu violet, violet, violet rouge, rouge.

Entre les deux, nous l'avons dit déjà, se trouve le vert, servant d'intermédiaire entre le jaune vert de la série xanthique et le bleu verdâtre de la série cyanique. Quant au rouge, on voit qu'il figure à l'autre extrémité de chacune des deux séries, servant d'intermédiaire entre le violet rouge de la série cyanique et l'orangé rouge de la série xanthique.

On peut généralement, par la culture, faire passer facilement un organe végétal coloré par les diverses teintes qui appartiennent à l'une des deux séries, mais on ne parvient pas à lui faire acquérir les teintes de l'autre série, ou du moins on n'y parvient que rarement. C'est ainsi que la Rose, qui appartient à la série xanthique, peut être obtenue avec toutes les teintes du rouge, du jaune ou de l'orangé, mais jamais avec celles du bleu. Comme exception à cette règle, on peut citer un certain nombre de fruits, notamment ceux du Prunier, dont la teinte fondamentale est le violet, c'est-à-dire une teinte de la série cyanique, et que cependant on a pu obtenir jaunes. Dans beaucoup de genres, toutes les espèces offrent des colorations appartenant à la même série, mais le fait contraire est très fréquent.

La *coloration jaune* est offerte par un grand nombre de corolles. Elle est due à une matière colorante qui a reçu le nom d'*anthoxanthine* et que l'on considère comme identique à celle qui est obtenue par dédoublement du pigment chlorophyllien. Cette matière jaune se trouve, soit à l'état de dissolution dans le suc cellulaire, soit, plus fréquemment, dissoute dans des corpuscules protoplasmiques de formes et de dimensions très diverses. Ces corpuscules sont colorés en vert dans l'organe jaune ; ils deviennent graduellement jaunes, par transformation du pigment chlorophyllien, à mesure que l'organe avance en âge. Ils sont parfois accompagnés d'un

suc cellulaire coloré en jaune, et ils contiennent souvent des grains d'amidon.

La coloration jaune est encore offerte par un grand nombre de bois dans lesquels elle imprègne les membranes cellulaires. Nous nous bornerons à citer comme exemples : le bois du *Berberis vulgaris*, des *Mahonia*, celui de la souche du *Thalictrum flavum*, le rhizome et les racines de la Garance, etc. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, la matière colorante se forme d'abord dans le suc des cellules, d'où elle passe dans l'épaisseur même des membranes dans lesquelles elle s'accumule, et qui finissent par prendre une coloration beaucoup plus prononcée que celle du suc cellulaire. Il se produit là un phénomène semblable à celui que l'on constate quand on filtre une solution colorée à travers un morceau de charbon ; le corps poreux s'empare de la matière colorante et peut en accumuler entre ses molécules une quantité relativement énorme.

Les matières qui colorent en jaune les bois sont distinctes de celles qui teignent les pétales et varient elles-mêmes de nature avec les plantes dans lesquelles on les trouve. L'Épine-vinette, le Colomba, le *Thalictrum*, etc., doivent leur coloration à un principe jaune clair, cristallisable, connu sous le nom de *Berberine*. Le Curcuma, très employé dans la teinture, doit sa coloration jaune vif à un autre principe : la *Curcumine*. La solution alcoolique du curcuma est employée par les chimistes comme reactif des liquides alcalins qui la font passer du jaune au rouge brun.

Le *Quercus tinctoria* ou Chêne jaune d'Amérique doit sa coloration jaune-citron à un troisième principe, le *Quercitrin*, qui existe dans un grand nombre d'autres plantes, notamment dans la Rue, le Thuya, le Marronnier d'Inde, etc. Le bois du Brésil jaune doit sa coloration à deux principes : le *Morin blanc* et le *Morin jaune*, qui nous amènent à parler d'un phénomène très fréquent dans les plantes, celui de l'origine de certaines matières colorantes. Le morin blanc représenterait, d'après les chimistes, le principe colorant n'ayant pas encore subi le contact de l'air ; le morin jaune serait un premier produit d'oxydation du morin blanc ; plus tard, l'un et l'autre deviendraient rouges en s'oxydant davantage.

La Gaude et les *Rhannus*, qui sont très employés dans la teinture, nous offrent des exemples fort intéressants de phénomènes de même ordre. La Gaude (*Reseda luteola*) doit ses propriétés à un

principe nommé par M. Chevreul *lutéoline*. Ce principe colorant existe particulièrement dans les parties supérieures de la plante et dans les enveloppes du fruit. Il ne donne aux tissus de la plante qu'une teinte jaune peu foncée pendant la vie, mais s'accroissant beaucoup sous l'influence de la dessiccation au soleil. Il existe cependant tout formé dans le végétal vivant. Mathieu de Dombasle, et après lui M. Girardin, ont constaté que la Gaude qui a conservé en séchant sa coloration verte est tout aussi riche en lutéoline que celle qui est devenue jaune. Lorsque la plante est, pendant la dessiccation, exposée à la pluie, elle perd son principe colorant, qui sans doute est détruit par oxydation. A l'état pur, la lutéoline est incolore et cristallisée en aiguilles, mais, au contact de l'air, elle jaunit rapidement; elle jaunit aussi sous l'influence de tous les corps oxydants, et notamment sous celle du bichromate de potasse.

Les fruits des *Rhamnus*, connus dans le commerce sous le nom de *graines jaunes*, offrent au moment de la maturité une coloration plus ou moins rougeâtre ou noirâtre nuancé de vert. Leur décoction est colorée en brun verdâtre lorsqu'elle est fraîche; en se refroidissant elle ne se trouble pas; mais si on l'abandonne à elle-même au contact de l'air, elle prend peu à peu une coloration jaune; il se dépose dans le fond du vase de petites paillettes nacrées, colorées en jaune d'or, constituées par une substance qui a reçu le nom de *rhamnine*. On suppose que la rhamnine s'est formée dans la décoction, aux dépens d'un autre principe préexistant, la *rhamnigine*, sous l'influence d'un acide végétal produit lui-même, avec le temps, au contact de l'air. La décoction est, en effet, d'abord neutre et ne devient acide qu'au bout d'un certain temps; c'est alors qu'elle laisse déposer des cristaux de rhamnine jaunes. Quoi qu'il en soit, la rhamnine, de l'avis des chimistes, ne se produit dans les fruits qu'au moment de la maturité, tandis qu'on y trouve auparavant de la rhamnigine. Cette dernière se transformerait pendant la maturation en rhamnine, qui est colorée en jaune d'or. D'après Lefort, c'est la rhamnigine qui constitue la matière tinctoriale par excellence des fruits des *Rhamnus*, et le teinturier doit autant que possible éviter sa transformation en rhamnine.

Un certain nombre d'autres matières colorantes jaunes, fournies par le règne végétal, sont employées dans la teinture, mais en beaucoup moindre proportion que les précédentes et chaque jour de moins en moins. Nous citerons parmi elles : le bois de

Fustet fourni par les grosses branches des *Rhus cotinus* et employé surtout dans la teinture des peaux; la matière colorante jaune qui, sous le nom d'*orelline*, a été retirée du Rocou, où elle est mélangée à un principe colorant rouge, la *birine*, beaucoup plus employée; les fruits du *Gardenia grandiflora*, connus en Chine sous le nom de *Hoang-tchy* et en Europe sous celui de *Wongshy* fournissent une matière colorante jaune, très belle, employée principalement dans la teinture des soies et des cotons qui doivent ensuite être teints par le Carthame en écarlate, en cerise ou en cramoisi. Cette même matière colorante jaune paraît exister dans un certain nombre d'autres Rubiacées.

La coloration jaune s'observe sur le thalle de certains Lichens, notamment sur ceux du *Parmelia parietina*, etc., où elle est produite par un procédé différent de ceux que nous venons de passer en revue. Elle est due en effet à des granulations solides et dépourvues de protoplasma, de pigment jaune, formé probablement dans la cavité des cellules, puis excrété à travers les membranes cellulaires et déposé à la surface du thalle sous forme d'une fine poussière jaune qui sous l'influence des réactifs se colore fréquemment en vert ou en rouge plus ou moins foncé. Nous verrons plus loin que les Lichens possèdent fréquemment des principes susceptibles de produire des matières colorantes fort importantes au point de vue de la teinture.

Des matières colorantes jaunes utilisées ou utilisables existent encore dans certains produits de sécrétion des végétaux dont un, la Gomme-gutte, doit attirer notre attention. Le liquide contenu dans les canaux sécréteurs de cette plante se montre à l'état frais d'un beau jaune d'or un peu orangé; par la dessiccation, il acquiert une teinte jaune brunâtre foncé; mais, quand on le mouille, il forme une émulsion d'un beau jaune d'or très employée dans la peinture à l'eau. La matière colorante existe dans cette substance à l'état de granulations insolubles dans l'eau, suspendues dans un liquide à peu près incolore. La grande Chélidoïne possède des laticifères véritables, articulés, dont le produit de sécrétion est également coloré en beau jaune d'or un peu orangé par des corpuscules de matière colorante de très petite taille, mais bien visibles au microscope. Il en est de même du *Bocconia*. La composition chimique de ces granulations de matière colorante n'a pas été étudiée d'une façon convenable; il n'est guère probable qu'elles aient pour substratum une substance de nature protoplasmique; il est plutôt

permis d'admettre, d'après ce que l'on connaît des propriétés chimiques des latex qui les renferment, que leur substratum est formé par une matière résineuse ou gomme-résineuse, imbibée d'une matière colorante. En effet, la résine qu'on extrait au moyen de l'éther de la gomme-gutte brute se montre, en masse, colorée en rouge et donne une poudre d'un beau jaune, comme la gomme-gutte elle-même. En traitant cette résine par le chlore on la décolore en partie, et peut-être même pourrait-on arriver à la décolorer complètement.

La *coloration orange* est offerte par un grand nombre de corolles et de fruits parvenus à maturité; quelques arilles la présentent également. Cette coloration n'est jamais due à du pigment orange dissous dans le suc cellulaire. Dans un certain nombre de cas, elle est due à des corpuscules protoplasmiques imbibés d'un pigment orange, et suspendus dans un suc cellulaire tout à fait incolore. Ces corpuscules peuvent affecter des formes et des dimensions très variables et sont souvent animés de mouvements moléculaires rapides. Ils proviennent, comme nous l'avons dit plus haut, de la transformation de corpuscules chlorophylliens primitivement colorés en vert.

Ces cas sont relativement rares; la coloration orange est due habituellement à la présence simultanée, soit dans les mêmes cellules, soit dans des cellules différentes mais superposées, de corpuscules colorés en jaune ou en orange plus ou moins clair ou foncé, et d'un suc cellulaire violet ou rouge.

Les organes des végétaux colorés en orange sont fréquemment utilisés dans la teinture, soit en jaune, soit en rouge, parce qu'ils possèdent en même temps des matières colorantes de nature différente. Il en sera question à propos des matières colorantes rouges.

Les stigmates du Safran contiennent une matière colorante orangée, autrefois employée dans la teinture, mais aujourd'hui abandonnée, parce que les teintes qu'elle donne ne sont pas solides, et reléguée dans la coloration des bonbons.

La coloration rouge est fréquente dans les végétaux, soit qu'elle se présente comme couleur normale de certains organes, soit qu'elle succède à la coloration verte, ainsi que cela se produit pour un grand nombre de feuilles. Les caractères physiques de la matière colorante ne sont pas les mêmes dans ces deux cas. Lorsque la coloration rouge succède à la coloration verte, comme cela

se voit en automne sur les feuilles de la Vigne, de la Vigne vierge et d'un grand nombre d'autres plantes à feuilles caduques, la matière rouge résulte simplement d'une modification chimique du pigment chlorophyllien, probablement d'une oxydation, et l'on observe dans les cellules des corpuscules chlorophylliens d'abord tout à fait semblables par la forme et les dimensions à ceux qui existent dans les cellules vertes. Plus tard ces corpuscules s'altèrent peu à peu, et leur protoplasma peut être à peu près entièrement résorbé. La matière colorante existe alors dans les cellules à l'état de fines granulations éparses dans le suc cellulaire. C'est à ce moment que, les cellules ayant perdu leur protoplasma, étant mortes, la feuille se détache.

Dans les organes naturellement rouges la coloration est produite de façons différentes, suivant que la teinte est rouge vermillon, rouge foncé, ou simplement rose ou carminée. La couleur rouge vermillon est ordinairement produite par la présence simultanée dans les cellules d'un suc cellulaire rouge, rouge violacé ou violet et d'un nombre plus ou moins considérable de corpuscules protoplasmiques imprégnés d'un pigment jaune. Les teintes rouge ou rouge de feu sont souvent dues à un suc cellulaire coloré de ces diverses teintes, mais elles peuvent aussi être dues à la coexistence de corpuscules jaunes et de suc cellulaire rouge ou violet.

La coloration carmin ou rose est ordinairement due à un suc cellulaire coloré, par exemple dans les pétales de la Rose, de la Jacinthe, du Dahlia, etc.; mais elle peut aussi être produite par des corpuscules colorés en carmin ou en rose.

D'après MM. Cloez et Fremy, toutes les fleurs colorées en rouge ou en rose possèdent un suc cellulaire à réaction acide et la coloration rouge ou rose de ce suc serait due à la modification, sous l'influence de l'acide, d'une matière colorante qui se retrouve aussi, mais à l'état de pureté plus grande, dans les fleurs bleues, la *Cyanine*. Toutes les fleurs bleues au contraire auraient, d'après les mêmes auteurs, une réaction neutre et leur coloration serait due à ce que la cyanine, n'étant pas au contact d'un acide, conserverait sa coloration.

Certaines fleurs, rouges pendant la vie de leurs cellules, acquièrent après la mort une coloration bleue d'abord, puis verte. Les auteurs attribuent ce phénomène à ce qu'après la mort des cellules, il se produit, pendant la décomposition des matières azotées, une petite quantité d'ammoniaque qui neutralise les

acides du suc cellulaire et par suite ramène ce dernier au bleu. Une dessiccation très rapide peut aussi, en éliminant l'acide carbonique des cellules, déterminer le passage de la coloration rouge à une teinte violette, en rendant neutre le suc cellulaire.

Quant aux fleurs dont la coloration rouge est due à la coexistence de corpuscules jaunes et de suc cellulaire violet, elles contiennent à la fois la cyanine et les matières colorantes jaunes qu'on trouve dans les fleurs jaunes. Dans quelques fleurs rouges cependant, par exemple dans celles de l'Aloès, la cyanine est remplacée par une autre matière colorante qui s'en distingue en ce qu'elle est peu soluble dans l'eau, insoluble dans l'éther, soluble dans l'alcool et ne vire pas sous l'influence des acides et des bases; cette matière n'est d'ailleurs que fort peu connue.

Dans les fleurs de l'*Althæa rosea*, il existe également une matière colorante spéciale, soluble à la fois dans l'eau et dans l'éther, employée autrefois pour colorer les vins et utilisée depuis quelque temps en Bavière dans la teinture et l'impression.

Les fleurs oranges, par exemple celles du Carthame des teinturiers (*Carthamus tinctorius*), contiennent des matières colorantes rouges spéciales, qui ont été utilisées dans la teinture. Certains bois sont colorés en rouge par une matière colorante qui se forme dans les cellules, se dissout dans le suc cellulaire, puis, après la mort de la cellule, se répand dans l'épaisseur des membranes cellulaires où, sous l'influence de l'air atmosphérique qui circule dans les éléments morts du bois, elle peut acquérir une coloration de plus en plus foncée. Nous aurons également à parler plus bas de ces matières colorantes qui sont utilisées dans l'industrie.

La coloration rouge que prennent à l'automne les feuilles de certaines plantes, par exemple celles de la vigne vierge, du *Vitis vinifera* à fruits rouges, etc., serait due, d'après Morren, à une matière colorante qu'il désigne sous le nom d'*érythrophylle*. D'après M. Filhol, cette opinion serait erronée et la coloration de ces feuilles serait due à la coexistence de cyanine dans certaines cellules et de matière jaune dans les cellules sous-jacentes.

Un grand nombre de fruits sont colorés en rouge plus ou moins foncé par des matières colorantes dissoutes dans le suc cellulaire, se formant pendant la maturité à mesure que la chlorophylle se détruit, et variant souvent de nature dans les fruits d'une même espèce. La couleur des vins obtenus avec des raisins rouges,

par exemple, n'est pas due, d'après M. Gauthier, à une matière colorante unique ; cette matière varie avec le cépage qui a produit le vin.

Un grand nombre de matières colorantes rouges d'origine végétale sont utilisées dans la teinture. Citons en premier lieu celle qui est fournie par la racine de la Garance (*Rubia tinctorum*). La racine de la Garance, âgée de trois ou quatre ans, n'offre, sur une coupe transversale tout à fait fraîche, qu'une teinte jaunâtre assez uniforme ; mais, au bout de quelque temps, la portion centrale ligneuse, reste seule jaune, tandis que la portion corticale prend une belle teinte rouge. C'est cette dernière partie qui est la plus estimée pour la teinture. On a d'abord attribué la coloration de la Garance à l'alizarine. Mais, d'après M. Schutzenberger, il existerait dans la Garance préparée pour la teinture cinq principes colorants distincts, résultant tous de la transformation de l'alizarine et désignés sous les noms de *xanthropurpurine*, *purpurine*, *pseudo-purpurine* et une *matière orange*. L'alizarine est le seul de ces principes qui ait une véritable importance au point de vue du rôle tinctorial de la Garance, car il est démontré que tous les autres se transforment en alizarine sous l'influence d'une température peu élevée, pendant les opérations de la teinture, du savonnage et des avivages, et l'on sait que l'alizarine seule forme des composés colorés stables dans les tissus et se retrouve seule dans les tissus garancés, savonnés et avivés, combinée avec les bases des mordants.

Une autre matière colorante importante est fournie par les fleurs du Carthame des teinturiers (*Carthamus tinctorius*). La belle coloration rouge orange de ces fleurs est due à la coexistence dans les cellules de corpuscules protoplasmiques colorés en jaune et de suc cellulaire coloré en rouge. Les analyses chimiques ont indiqué dans ces fleurs trois principes colorants distincts : deux jaunes et un rouge ; mais il est probable que l'une des matières jaunes n'est qu'un produit d'altération de la matière colorante rouge qui a reçu le nom d'*acide carthamique*.

Un certain nombre de plantes de la famille des Borraginacées possèdent des racines utilisées dans la teinture sous la dénomination commune de *Racines d'Orcanette*. La plus importante de ces plantes est l'*Alkanna tinctoria*, qui est indigène du midi de la France ; mais on emploie aussi les racines de l'*Anchusa virginica* de l'Amérique septentrionale ; celles des *Arnebia tinctoria*,

perennis et *tingens* de l'Orient; celles des *Lithospermum tinctorium* et *Anchusoides* du midi de la France; celles de l'*Onosmia echinoides* du midi de la France et celles des *Echium vulgare* et *rubrum*.

A l'état frais, la plupart de ces racines sont à peine colorées, mais à l'air elles prennent une teinte rougeâtre faible. Celles qui entrent dans le commerce en vue de la teinture sont au contraire colorées en rouge foncé, comme si elles avaient subi une préparation qui n'est encore que fort peu connue. C'est surtout dans l'écorce que réside le principe colorant qui a reçu le nom d'*orcanettine*, *anchusine* ou mieux encore *acide anchusique*, car il jouit de propriétés acides.

Un certain nombre de bois colorés par des principes formés dans les cellules, puis répandus dans les membranes cellulaires, sont utilisés dans la teinture en rouge. Les plus importants sont le bois de Campêche, le bois de Santal rouge et les *Bois du Brésil*. Nous n'en disons que quelques mots.

Le bois de Campêche fourni par l'*Hæmatoxylon campechianum* L. se présente dans le commerce en bûches dures, provenant du duramen de l'arbre, colorées en rouge noirâtre au dehors, en rouge brunâtre en dedans. La coloration est due à un principe colorant qui imbibe les membranes des cellules et qui a reçu le nom d'*Hématoxyline*. A l'état de pureté parfaite, cette substance est tout à fait incolore et cristallisée; sous l'action de la lumière elle se colore en rouge. Il en est de même de ses solutions aqueuses. Exposée à l'air en présence des alcalis elle forme des solutions d'abord colorées en pourpre foncé, puis devenant jaunâtre ou d'un brun foncé. La coloration rouge que prend l'hématoxyline sous l'influence des rayons solaires est due, sans nul doute, à une oxydation, car, d'une part, cette coloration se produit très rapidement au contact des alcalis, et, d'autre part, en dehors de l'oxygène elle ne se produit pas. En présence de l'ammoniaque et de l'air, l'hématoxyline se transforme en une nouvelle matière colorante, d'un brun rouge, qui a reçu le nom d'*hématéine* et qui ne diffère de l'hématoxyline que par un équivalent d'hydrogène en moins. C'est à l'hématéine que les bûches de Campêche doivent leur coloration extérieure, et c'est elle qui agit dans la teinture.

Les bois de teinture connus sous le nom de *Bois rouges du Brésil* sont fournis par diverses espèces de *Cæsalpinia* et notamment par le *Cæsalpinia crista*, qui donne le *Bois de Fernambour*,

le *Cassalpinia Saffran*, qui donne le *Bois de Saffran*, le *Cassalpinia echinata*, qui donne le *Bois de Sainte-Marthe*, etc.

Ces bois doivent leur coloration à un principe colorant, la *brésiline*, qui a été isolé par M. Chevreul à l'état de petites aiguilles orangées ou presque incolores, devenant à l'air jaunes d'abord puis rouges. Les bois abandonnés à l'air deviennent d'abord plus foncés par oxydation de la brésiline, mais, à la longue, l'oxydation détruit la couleur et les bois finissent par devenir presque incolores.

Le bois de Santal rouge, produit par le *Pterocarpus santalinus* de l'Inde, doit sa coloration rouge de sang en dedans, brun noirâtre en dehors, à une matière colorante qui a reçu le nom de *santaline* et qui fournit diverses teintes suivant son degré d'oxydation ou plutôt de déshydrogénation.

Certains Lichens sont susceptibles de fournir une matière colorante fort belle, d'un rouge violet, connue sous le nom d'*Orseille*, et très employée dans l'industrie. La nature de cette substance et son importance nous font un devoir d'en parler avec quelques détails. Telle qu'on la trouve dans le commerce, l'*Orseille* est une pâte molle, colorée en violet à teintes variables. Elle est préparée à l'aide de divers Lichens qui portent, dans le commerce, les uns le nom d'Orseilles de mer, les autres le nom d'Orseilles de terre. Les premiers sont : le *Roccella tinctoria*, le *Roccella fusiformis*, le *Roccella Montagnei*, et d'autres espèces encore mal connues. Tous ces Lichens se présentent en touffes ramifiées, dressées, portées par une petite souche commune. Les rameaux sont cylindriques, durs, plus ou moins charnus et couverts d'une poussière grisâtre qui contient presque tous les principes chromogènes. Le *Roccella tinctoria* fournit l'orseille dite des Canaries, qui est très estimée, et probablement aussi l'orseille du cap Vert et l'orseille de Sardaigne ; cette dernière beaucoup moins abondante sur le marché. Le *Roccella fusiformis* fournit aussi l'*Orseille de Madagascar*. On a attribué au *Roccella Montagnei* une autre sorte d'Orseille qui vient de l'Inde. Tous ces Lichens sont d'ordinaire importés en nature, desséchés sous le nom d'Orseilles, nom donné aussi, comme nous l'avons dit plus haut, à la matière colorante qu'ils fournissent et qui est employée par les teinturiers.

Les Orseilles de terre sont constituées par des espèces de Lichens à thalle aplati, lobé, membraneux, couchés sur les pierres et les arbres où ils croissent. Les sortes employées dans l'industrie sont :

le *Violaria dealbata*, récolté sur les rochers dénudés des Pyrénées, des Alpes et des Cévennes, et connu sous le nom d'*Orseille des Pyrénées*; le *Variolaria orcina*, récolté en Amérique, où il est connu sous les noms de Pucelle, Parelle, Maîtresse, Varenne; il constitue l'Orseille d'Auvergne de l'industrie. Le *Lecandra tartarea* constitue l'Orseille des Indes et le *Lichen pustulatus* l'Orseille de Norvège.

On employait autrefois les Lichens entiers à la préparation de la matière colorante ou orseille, mais aujourd'hui on n'emploie plus guère à cet objet que la poussière grisâtre qui recouvre ces végétaux et dans laquelle sont accumulés; les principes chromogènes, qu'on obtient par des procédés dans l'étude desquels nous n'avons pas à entrer ici.

Les principes chromogènes sont représentés par un certain nombre d'acides incolores, insolubles dans l'eau froide. Ces acides sont : l'acide érythrique, qui existe dans les *Rocella tinctoria* et *Montagnei*; l'acide alpha-orsellique, trouvé dans une variété de *Rocella tinctoria* de l'Amérique du Sud; l'acide roccellique, contenu dans le *Rocella fusiformis*; l'acide lécanorique, produit par les Lichens des genres *Lecanora* et *Variolaria*; l'acide évernique, trouvé dans des espèces d'*Evernia*, et l'acide usucique, trouvé dans diverses espèces d'*Usuca*. Sous l'influence de la chaleur, des alcalis, ces acides donnent naissance à un principe sucré, cristallisable, volatil, non azoté, désigné sous le nom d'*Orcine*, et ce principe se transforme à son tour, sous l'influence de l'air humide et de l'ammoniaque, en une belle matière colorante violette qui a reçu le nom d'*orcéine*. Dans l'industrie, après que les matières chromogènes ont été isolées et concentrées, « on ajoute une quantité déterminée d'alcali volatil, et on abandonne ensuite au contact de l'air dans des cuves, en reumant d'une manière continue et en favorisant la réaction par une température convenable. » C'est la matière colorante ainsi obtenue qui est employée dans l'industrie sous le nom d'Orseille. Les couleurs qu'elle donne sont fort belles, mais malheureusement très peu solides. A l'aide de procédés spéciaux, dans la description desquels nous n'avons pas à entrer ici, on en prépare une autre beaucoup plus estimée des teinturiers, qui a reçu le nom de *pourpre française*. La coloration donnée à la laine non mordancée par les diverses sortes d'orseilles du commerce est tantôt violette, tantôt rouge ou grisâtre, suivant la façon dont la substance a été préparée. A cause du peu de solidité

des couleurs qu'elle donne, on n'emploie guère l'orseille qu'à l'état de mélange avec d'autres matières tinctoriales, pour obtenir des lilas, des violets, etc. Les marbriers s'en servent pour produire dans le marbre blanc des veines bleues.

La *coloration bleue* existe dans un très grand nombre de corolles et de fruits. Elle est produite d'habitude par un pigment bleu dissous dans un suc cellulaire; mais nous avons vu que dans d'autres cas la matière colorante peut se présenter sous la forme de corpuscules solides dont nous avons déjà parlé plus haut. D'après Boehm, les corpuscules colorés en bleu qu'on trouve dans les baies d'un certain nombre d'espèces de *Passiflora* ne prennent leur coloration bleue que sous l'influence de l'oxygène, et alors le phénomène s'active beaucoup dans l'obscurité.

Beaucoup de Lichens et d'Algues contiennent une matière colorante bleue ou d'un bleu verdâtre, qui a reçu le nom de *Phycochrome*, et qui, sous l'influence des alcalis, passe au jaune verdâtre, au jaune brunâtre ou au jaune d'or, et prend, sous l'action de l'acide chlorhydrique, une teinte orange ou rouge plus ou moins vif.

Enfin un certain nombre de végétaux contiennent un principe chromogène incolore qui, sous diverses influences, prend une coloration bleue plus ou moins prononcée. Ces deux ordres de principes nous intéressent particulièrement parce qu'ils sont employés dans l'industrie.

Nous avons vu plus haut qu'un certain nombre de Lichens sont revêtus d'une poussière grisâtre ou gris bleuâtre ou jaunâtre, susceptible de produire une belle matière colorante pourpre ou violette. Les mêmes espèces de Lichens, traitées différemment, fournissent une matière colorante d'un beau bleu qui a reçu le nom de *Tournesol en pain*.

Pour préparer les papiers de tournesol usités comme réactifs des acides et des bases, on immerge du papier blanc dans une décoction de tournesol, neutralisée ou non, puis on les fait sécher. Si la décoction n'était pas acidifiée, on obtient un papier bleu; si elle était acidifiée, on a un papier rouge.

On prépare, en Provence, depuis une très haute antiquité, dans le village de Grand-Gallardes, aux environs de Nîmes, une autre sorte de Tournesol qui a reçu le nom de *Tournesol en drapeau*. La plante qui sert à sa préparation est une petite Euphorbiacée, vulgairement désignée dans le pays sous le nom de Maurelle, le

Chrozophora tinctoria. On en cueille les sommités et les fruits, qu'on broie et dont on extrait le suc. On trempe ensuite dans ce dernier des morceaux de toile d'emballage qu'on arrose d'urine et qu'on fait sécher rapidement. Puis on les place entre deux couches de paille sur des tas de fumier de cheval en fermentation et dégageant abondamment des vapeurs d'ammoniaque. Les chiffons prennent là, au bout d'une heure ou deux, une belle coloration bleue. On les fait alors sécher, puis on les imbibe encore de suc de la plante mélangé d'urine, on les étend une seconde fois sur le fumier et on les y laisse jusqu'à ce qu'ils aient pris une belle coloration pourpre. On expédie alors ces drapeaux en Hollande où ils servent à colorer les fromages. Pour cela, on fait macérer les drapeaux dans de l'eau qu'ils colorent en bleu, puis on plonge les fromages dans cette eau et on les fait ensuite sécher. Les acides butyrique, lactique, valérianique et d'autres acides volatils, qui imprègnent les fromages, font virer au rouge la matière colorante bleue qui s'est fixée dans l'épaisseur de la croûte du fromage.

La matière colorante bleue, de beaucoup la plus importante qui soit produite par le règne végétal, est, sans contredit, l'indigo. Cette matière tinctoriale est extraite d'un certain nombre d'espèces d'un genre de la famille des Légumineuses Papilionacées, le genre *Indigofera*. Celles qui sont le plus employées et cultivées sont : l'*Indigofera tinctoria*, arbrisseau court et rameux, très cultivé dans l'Inde orientale ; l'*Indigofera argentina*, cultivé surtout en Egypte ; l'*Indigofera corulea*, qui fournit, dit-on, la plus belle sorte d'indigo indien ; l'*Indigofera Anil*, qui est cultivé dans les Indes occidentales. Peu de plantes utiles sont connues depuis une plus haute antiquité, mais bien peu ont eu autant à lutter contre les résistances de l'autorité, dictées par l'intérêt particulier. Quoique employée par les Égyptiens et par les Indiens depuis la plus haute antiquité dans la teinture des étoffes, elle ne fut usitée chez les Romains que dans la fabrication des couleurs de la peinture. En Angleterre, en Allemagne, en France, elle fut longtemps l'objet d'une prohibition absolue, sans doute parce que le Pastel, plante indigène, était employé dans la teinture en bleu ; les cultivateurs considéraient, comme devant léser leurs intérêts, l'introduction d'une substance exotique. C'est seulement depuis le siècle dernier que l'usage de l'*Indigo* a été autorisé en France sans aucune distinction, et le consommateur s'en est fort bien trouvé.

Seuls, quelques intérêts ont pu avoir momentanément à s'en plaindre : c'est là l'éternelle histoire de la protection.

La matière colorante bleue connue sous le nom d'indigo n'existe pas toute formée dans le végétal. Pour la préparer, on emploie, soit la plante verte tout entière, soit les feuilles desséchées. Le premier procédé est surtout employé au Bengale et au Sénégal. On coupe la plante tout entière en pleine floraison, alors que les fruits commencent à nouer. Comme la plante est bisannuelle et repousse fort vite, on peut, dans l'Inde, faire trois à quatre coupes par an si l'on ne veut pas attendre le moment de la fructification. Tant que la plante est encore toute fraîche, on la dépose dans une cuve, par couches superposée non pressées, mais suffisamment juxtaposées pour qu'il reste aussi peu de vide que possible. On verse alors dans la cuve de l'eau, jusqu'à ce que le niveau de cette dernière dépasse d'une trentaine de centimètres le niveau des plantes. L'eau se colore d'abord en jaune, puis elle devient d'un vert foncé, à mesure que, sous l'influence de la fermentation, la température s'élève dans la cuve. Au bout de douze heures environ, la surface de l'eau se couvre d'une pellicule à reflets irisés et d'une écume violette. On soutire alors l'eau et on la fait passer dans une autre cuve plus étroite qui a reçu le nom de batterie, parce que l'eau y est agitée avec des bâtons ou à l'aide d'une roue à palettes, de façon à la mettre en contact incessant avec l'air dans toutes ses parties. Sous l'influence de ce dernier elle ne tarde pas à se colorer en bleu, à se troubler et à laisser déposer des flocons bleus d'indigo dont on active la précipitation en ajoutant au liquide une petite quantité de chaux. La durée du battage ne doit pas dépasser quinze à vingt minutes. On laisse alors le liquide se reposer pendant quelques heures, puis on décante la liqueur et on fait chauffer le précipité, qui a la consistance d'une bouillie, avec une grande quantité d'eau pure, et l'on écume le liquide pendant qu'il chauffe. On le laisse ensuite reposer de nouveau, puis on enlève le dépôt et on l'étend sur des toiles pour le faire égoutter. Lorsqu'il a pris la consistance d'une pâte un peu ferme, on le place dans des caisses en bois à fond de toile, et on le soumet à une certaine pression, puis on le divise en cubes qu'on n'a plus qu'à faire sécher à l'ombre et à l'air.

Sur la côte de Coromandel, on emploie à la fabrication de l'indigo des feuilles sèches qui viennent de l'intérieur du pays. Le fabricant les laisse d'abord au soleil pendant toute une journée,

puis il les empile dans un magasin où elles sont recouvertes de nattes et suffisamment comprimées, et où elles restent pendant une vingtaine de jours. Alors on les concasse et on les fait macérer dans trois ou quatre fois leur volume d'eau. Au bout de deux heures, on soutire l'eau et on la fait passer dans la batterie. Le reste de l'opération est alors à peu près le même que dans le premier cas. Avant de livrer au commerce les pains d'indigo séchés une première fois, on leur fait subir, dans les deux cas, une nouvelle opération qui a pour but de faire davantage fermenter la substance colorante. Pour cela on les entasse dans de grandes barriques où on laisse séjourner pendant une quinzaine de jours, jusqu'à ce qu'ils soient recouverts d'une efflorescence blanche. On les fait alors sécher de nouveau, puis on les livre au commerce qui distingue un grand nombre de sortes d'indigos sur lesquelles nous n'avons pas à nous étendre ici.

L'indigo du commerce est une substance sèche, sans saveur, très poreuse et happant à la langue comme l'argile, à peu près sans odeur quand il est sec, coloré en bleu foncé. Quand on le chauffe dans un creuset ou sur des charbons, il dégage des vapeurs pourpres qui se condensent sur les corps froids, en aiguilles brillantes, métalliques, d'indigotine pure.

L'indigo contient, indépendamment d'une certaine proportion de matières minérales et d'un peu de matière azotée, trois matières colorantes bien distinctes: l'une brune, dite *brun d'indigo*; l'autre rouge, nommée *résine rouge d'indigo*, et une *bleue*, l'*indigotine*, qui seule nous intéresse. Il est fort probable que l'indigotine se forme dans les *Indigofera* comme on a constaté qu'elle fait dans le Pastel, c'est-à-dire par dédoublement d'un corps préexistant, l'*indican*, qu'on a pu extraire du Pastel, ou tout autre corps analogue, qui, sous l'influence de l'air, se dédouble en *indigotine* et, en une matière sucrée, l'indiglucine. Quoi qu'il en soit, l'indigotine bleue n'apparaît que pendant les opérations de la fabrication de l'indigo, et si elle préexistait à la plante, c'est sûrement à l'état incolore, car les tissus d'où on l'extrait sont eux-mêmes incolores. Pour expliquer la transformation qui s'opère sous l'influence de l'air, on a admis qu'il existe deux sortes d'indigotine: l'une incolore, préexistant dans le végétal; l'autre bleue, produite au contact de l'air, soit par oxydation, soit par déshydratation de la première. D'après l'opinion qui longtemps a été la plus répandue, et qui avait été émise par Berthollet, l'indigotine bleue

serait un produit d'oxydation de l'indigotine blanche; elle devrait son insolubilité à un excès d'oxygène; mise en présence des agents désoxydants, elle se transformerait en indigotine blanche et redeviendrait soluble, comme le font un grand nombre d'autres corps qui, étant fortement oxydés, sont insolubles et deviennent solubles quand on les désoxyde. D'après une autre théorie, l'indigotine bleue différerait de l'indigotine blanche par la présence d'un équivalent d'hydrogène de plus, et l'indigotine blanche ne serait que de l'indigotine bleue à laquelle l'oxygène de l'air aurait enlevé cet équivalent d'hydrogène. Une troisième opinion a été émise par Liebig. Pour lui, l'indigotine blanche serait l'hydrate d'un oxyde renfermant un équivalent d'oxygène de moins que l'indigotine bleue. L'indigotine bleue ayant pour formule $(C^{16}H^5Az) + O^2$, la blanche serait représentée par $(C^{16}H^5Az) + O + HO$.

Un certain nombre de plantes de nos pays contiennent de l'indigotine dans leurs feuilles et sont plus ou moins employées dans l'industrie. En premier lieu, nous citerons le *Pastel* (*Isatis tinctoria*), petite plante de la famille des Crucifères, très employée en Europe avant l'introduction de l'indigo, mais à peu près abandonnée depuis de longues années. Le *Wrightia tinctoria*, ou Laurier-rose des teinturiers, est encore exploité dans les Indes anglaises, pour la teinture. On emploie en Chine le *Polygonum tinctorium* et l'*Isatis indicotica*. On se sert dans l'Afrique centrale du *Tephrosia tinctoria*, et l'on cultive aussi en Algérie l'*Eupatorium tinctorium*. Toutes ces plantes doivent leurs propriétés à une certaine quantité d'indigotine.

Le noir véritable ne se rencontre que dans quelques bois, comme l'ébène, où il est produit par une matière colorante imprégnant les parois cellulaires. En général, les organes ou les portions d'organes qui paraissent noirs, comme les taches qu'on observe à la base des pétales du Pavot, celles qui se voient sur les feuilles de l'*Hypocheris maculata*, etc., sont, en réalité, teintées, soit en violet ou en bleu très foncé, soit en rouge ou en pourpre très foncé, et la matière colorante est tenue en dissolution dans le suc cellulaire.

La coloration brune est assez répandue dans les végétaux, mais tantôt elle est produite par un seul principe colorant, tantôt, au contraire, elle est due à un mélange de deux matières colorantes distinctes, et qui ne sont brunes ni l'une ni l'autre. Ce dernier cas se présente dans un grand nombre de Diatomées. Les ban-

nes ou plaques brunes, qui s'observent fréquemment dans ces Algues, sont dues au mélange du pigment chlorophyllien et d'un pigment jaune qui a reçu le nom de *Diatomine*. Sous l'influence d'une solution d'iode, la coloration brune de ces plaques prend une teinte de rouille ou devient verte; elle est colorée en jaune verdâtre par les alcalis ainsi que par la plupart des acides minéraux.

Hildebrand a signalé dans les cellules du *Neottia nidus avis* des corpuscules fusiformes de matière brune qu'on trouve aussi avec des aspects un peu divers dans les Orobanches et qui pourraient bien être colorés aussi par le mélange du pigment chlorophyllien et d'un autre pigment peut-être jaune, s'il est vrai, comme l'ont admis certains botanistes, que ces plantes jouissent à un certain degré de la fonction chlorophyllienne.

Dans les sépales de quelques espèces de *Delphinium*, dans les pétales du *Vicia Faba*, on trouve une matière colorante brune, dissoute dans le suc cellulaire. L'étude de ce principe colorant n'a pas encore été faite.

Il est fréquent de trouver des parois cellulaires colorées par un pigment brun qui, sans doute, s'est formé dans le suc cellulaire, et qui ensuite a pénétré dans l'épaisseur des membranes et s'y est accumulé.

Certaines Algues, notamment les *Scytonema* et les *Schizosiphon*, doivent leur coloration brune à une matière brune qui imprègne les membranes cellulaires et qui a reçu le nom de *scytonémine*.

On trouve encore une matière colorante brune fort peu connue dans les membranes cellulaires d'un grand nombre de bois colorés, d'éléments lignifiés de Fougères, etc.

Dans beaucoup de cas, d'après Bischoff, la coloration brune est due à ce fait qu'une couche de cellules à suc cellulaire coloré en violet est située soit au-dessous, soit au-dessus d'une autre couche dont les éléments possèdent des corpuscules protoplasmiques colorés en jaune verdâtre ou vert.

Quant aux matières colorantes noires ou brunes d'origine végétale qui sont employées dans l'industrie, elles ne préexistent pour ainsi dire jamais dans les organes végétaux desquels on les extrait, et ne sont que des produits d'actions chimiques qui s'effectuent spontanément, après la mort de la plante, sous certaines influences ou qui sont provoquées par l'homme. On emploie, surtout pour déterminer la production de la matière colorante noire,

les sels de fer qui forment, avec l'acide tannique ou gallique, des tannates ou des gallates de fer noirs.

Les plus importantes de ces matières sont celles qu'on extrait des Galles, des Cachous, des Gambirs, des Kinas, etc., et autres produits végétaux dits astringents, c'est-à-dire riches en acide tannique ou en acide gallique.

Le *blanc pur* n'est jamais produit par une matière colorante ; il est dû simplement à l'air accumulé dans les espaces intercellulaires d'organes dont les cellules sont elles-mêmes tout à fait incolores. Le blanc pur des pétales du Lis, par exemple, disparaît, et les pétales deviennent incolores et translucides lorsqu'on enlève, à l'aide de la pompe pneumatique, l'air qui remplit les espaces intercellulaires.

Mais le blanc est presque toujours dû à une matière colorante jaune, bleue ou rouge, en quantité très minime et ne produisant qu'une teinte assez faible pour ne pouvoir être distinguée qu'à l'aide d'une observation minutieuse et en employant des termes de comparaison. Dans tous ces cas, après qu'on a enlevé à l'aide de la pompe pneumatique l'air qui remplit les espaces cellulaires et qui contribue à faire paraître l'organe blanc, on peut reconnaître sa couleur véritable.

La *coloration grise* offerte par certains organes, par exemple par les pétales de l'Iris, est, d'après Hildebrand, déterminée par un suc cellulaire bleu, auquel sont associés des corpuscules colorés en jaune.

ORIGINE ET RÔLE BIOLOGIQUE DES MATIÈRES COLORANTES.

L'origine première et le rôle des diverses matières colorantes, autres que le pigment chlorophyllien, qui existent dans les plantes, sont peut-être plus difficiles encore à déterminer que l'origine et le rôle du pigment chlorophyllien ; mais c'est là une question qui offre également le plus grand intérêt. On n'a pendant très longtemps attribué que fort peu d'importance à la coloration des organes végétaux, parce qu'on considérait ce caractère comme tellement variable qu'il ne pouvait servir, en presque aucun cas, à grouper les plantes, soit en espèces, soit en genres. On ne se demandait pas à quoi les colorations si variées des fleurs pouvaient être utiles, et l'on ne considérait les couleurs brillantes ou

ternes que du point de vue de l'agrément qu'elles étaient susceptibles de procurer. Depuis que, sous l'influence des idées de Lamarck et de Darwin, on a repris l'étude de la question, on n'a pas tardé à s'apercevoir que, non seulement la coloration n'est pas aussi variable qu'on l'avait d'abord supposé, mais qu'encore elle joue sans doute un rôle important dans la propagation des espèces et leur évolution. Les anciens, dit Wallace, ont longtemps cru que la couleur avait peu d'importance et n'était qu'un indice incertain pour caractériser les espèces. Les cas nombreux d'instabilité dans la coloration donnèrent lieu à cette manière de voir. L'existence de Fourmis blanches, de Paons blancs, de Léopards noirs, de Campanules blanches et de Polygalées blanches, bleues ou d'un rouge pâle, fit croire qu'il n'y avait rien de stable dans leur coloration, que celle-ci ne pouvait donc être que de peu d'importance et ne caractérisait pas un type comme le font la forme et la structure. On commence maintenant à voir que ces cas, quoique assez nombreux, ne sont cependant, à tout prendre, que des exceptions, et que la couleur est, dans la règle, une caractéristique stable. La grande majorité des espèces, aussi bien d'animaux que de plantes, se distinguent par des couleurs particulières, qui ne présentent que peu de variation entre elles, et le dessin le plus minutieux se retrouve très souvent identiquement le même chez des milliers et des millions d'individus. Toutes nos Renoncules des champs sont jaunes sans exception, nos Pavots sauvages sont rouges, et beaucoup d'espèces de Papillons et d'Oiseaux reproduisent dans des millions d'individus exactement les mêmes taches et les mêmes couleurs. Nous rencontrons quelquefois des tribus entières d'une même couleur. Toutes les espèces de Genêts sont jaunes; les *Erythrina* sont tous rouges; ... une vue d'ensemble du monde organique nous conduit donc à la conclusion que la coloration n'est nullement un caractère aussi insignifiant ou instable qu'il pourrait le paraître au premier abord; et plus nous étudions cette question, plus nous sommes convaincus que cette propriété doit répondre à un but de la nature, et que, sans parler du charme de sa diversité, elle mérite bien que nous l'étudiions attentivement, et peut nous divulguer bien des mystères. »

La première question qu'il importe de poser est celle de savoir si les matières colorantes diverses qui nous sont actuellement offertes par un grand nombre de végétaux ont toujours été précédées, dans ces végétaux, par la chlorophylle, ou si, au contraire,

elles ont pu se produire sans être précédées du pigment chlorophyllien. La réponse à cette question est, sans contredit, facile à formuler. Le nombre de végétaux colorés, appartenant à des groupes dont aucun ne possède de chlorophylle, est assez considérable pour qu'il soit impossible de douter que les matières colorantes ont pu se produire directement. Qu'il nous suffise de citer les nombreux Champignons colorés dont tout le monde connaît les teintes variées et souvent très vives, par exemple les Amanites, dont la face supérieure du chapeau est colorée d'un jaune orange plus ou moins vif; le Bolet, dont les teintes brunes offrent toutes les nuances; l'Agarie Améthiste, qui offre une superbe coloration violette, etc. Non seulement, la chlorophylle n'existe jamais, à aucun âge, dans ces superbes champignons, mais encore aucun champignon ne possède de pigment chlorophyllien, de sorte qu'il est bien nécessaire d'admettre que la matière colorante jaune, rouge, violette, etc., que peuvent offrir ces organismes, s'y est produite originairement d'emblée, comme nous la voyons se produire encore aujourd'hui. Le même raisonnement doit être appliqué aux nombreux bois colorés qui sont recherchés dans l'industrie à cause de leurs teintes. Les cellules du bois ne contiennent jamais de chlorophylle; il est incontestable que la matière colorante du tissu ligneux s'est directement formée dans les cellules, même aux époques les plus reculées.

Nous avons vu que, dans un grand nombre de fleurs, la matière colorante des pétales ou des étamines se forme aussi directement, soit dans le protoplasma, soit dans le suc cellulaire; mais comme dans d'autres fleurs la coloration jaune, rose, etc., succède à la coloration verte d'abord offerte par les jeunes organes, il serait possible de se demander si originairement la chlorophylle n'a pas toujours, dans les fleurs, précédé les autres pigments. Il paraît d'autant plus légitime d'admettre qu'il en a été ainsi que les folioles florales ne sont que des feuilles transformées, et que les feuilles possèdent presque toujours, sinon constamment, du pigment chlorophyllien. Cependant, si l'on remarque qu'il peut exister, dans une même feuille, à la fois du pigment chlorophyllien, imbibant des corpuscules protoplasmiques et un autre pigment dissout dans le suc cellulaire, on ne peut se refuser à penser que, dans les folioles florales comme dans les Champignons et dans les cellules du bois, les matières colorantes ont pu, dès le début, apparaître directement, sans être précédées par la chlorophylle. La

nature chimique des matières colorantes confirme, du reste, cette manière de voir. Comme le pigment chlorophyllien, elles ne sont, sans aucun doute, que des produits de transformation de substances quaternaires plus élevées qu'elles-mêmes dans l'échelle des corps organiques, et elles peuvent, par conséquent, se former, lorsque les conditions favorables se présentent, dans toutes les cellules qui contiennent leurs principes générateurs.

Tandis que le pigment chlorophyllien n'atteint d'ordinaire la coloration verte qui le caractérise que lorsque la plante ou du moins l'organe destiné à devenir vert est exposé au soleil, les autres matières colorantes peuvent, dans certaines plantes, se développer dans la plus complète obscurité. Mais, d'après Askenasy, il en est d'autres chez lesquelles, au contraire, les fleurs ne se colorent qu'à la condition d'être exposées à la lumière. Les *Hyacinthus orientalis*, *Scilla campanulata*, *Pulmonaria officinalis*, *Orchis ustulata*, etc., exigent plus ou moins l'action de la lumière; lorsqu'on les cultive dans l'obscurité, ils ne produisent que des fleurs relativement pâles ou qui même sont dépourvues de pigment. Dans l'*Orchis ustulata*, cultivé dans l'obscurité, la lèvre inférieure offrait sa coloration ordinaire, tandis que le casque était resté blanc. Dans d'autres cas, la fleur entière reste blanche. Les Lilas blancs ne sont que des Lilas ordinaires élevés dans l'obscurité.

Malgré les cas nombreux cités par divers observateurs dans lesquels la coloration des fleurs se produit dans l'obscurité, il est permis de supposer que, sinon actuellement, du moins au moment où les matières colorantes se sont formées pour la première fois dans les plantes, la lumière n'a pas été étrangère à ce phénomène, et il ne nous paraît nullement démontré qu'une plante puisse, pendant un nombre indéterminé de générations successives, former ses fleurs dans l'obscurité sans que leurs teintes finissent par disparaître. Ce n'est pas sur une seule génération qu'il faut faire porter les expériences de cette nature. Il est possible, en effet, que l'hérédité soit assez puissante pour conserver un caractère, même chez un individu placé dans les conditions les plus défavorables au maintien de ce caractère; mais, si ces conditions fâcheuses sont maintenues par un certain nombre de générations, il est incoutestable que le caractère finira par disparaître. En serait-il ainsi pour la coloration des fleurs dans les plantes qui, comme la *Tulipa gesneriana*, le *Crocus vernus*, acquièrent, d'après Arkenasy, leur coloration normale dans l'obscurité? Nous l'ignorons, mais nous

sommes tentés de le supposer. On constate, il est vrai, que certains végétaux, dont la vie se passe en entier dans une obscurité plus ou moins complète, se montrent colorés : il en est aussi, par exemple, de certains Champignons et des tissus d'un grand nombre de racines. Ce qu'il y a de plus probable, c'est que la lumière doit être plus ou moins nécessaire suivant les plantes et aussi suivant les matières colorantes elles-mêmes ; tel pigment exigeant peut-être, pour se produire, une certaine quantité de lumière, tandis que tel autre n'en exige qu'une quantité moindre et qu'un autre peut s'en passer complètement.

Mais, de ce que la lumière et la chaleur ont joué un rôle plus ou moins important dans la production primitive de la coloration des animaux et des plantes, il ne faudrait pas en conclure que la coloration des êtres vivants soit nécessairement proportionnelle à l'intensité de l'action de ces agents et notamment à la quantité de lumière. Certains auteurs, trop disposés à admettre cette opinion, affirment que, sous les tropiques, les animaux et les végétaux à colorations brillantes sont plus nombreux que dans les régions tempérées. Cette assertion est vivement combattue, avec raison, par Wallace, qui s'est beaucoup occupé de la question traitée ici. « On croit généralement, dit-il, que la richesse et la diversité des couleurs des fleurs des tropiques ne peuvent être dépassées, ni absolument, ni comparativement en proportion du nombre des espèces. Mes observations personnelles, faites pendant un séjour de douze années dans les régions tropicales des deux hémisphères, m'ont convaincu que cette croyance était absolument erronée et que, en proportion du nombre total des espèces de végétaux, on trouve plus de fleurs à couleurs vives dans les zones tempérées que dans les zones les plus chaudes. On pourra se convaincre que cette affirmation n'est nullement aussi risquée qu'elle en a l'air, en comparant le nombre des plantes originaires des zones tempérées qui figurent parmi les ornements les plus exquis de nos serres et de nos expositions florales avec celui des plantes des pays chauds cultivées dans le même but. Il est possible que quelques arbustes et quelques fleurs de la zone torride surpassent tout ce que produit le reste de la terre ; mais à cela il n'y a rien d'étonnant, car cette zone renferme une bien plus grande étendue de terre que les deux zones tempérées, et, à cause de son climat plus propice, elle produit un nombre proportionnellement plus grand d'espèces de plantes. L'étude des forêts, des plaines et des

montagnes intertropicales confirme pleinement cette opinion. Il existe, par-ci par-là, des endroits où nous sommes ravis et étonnés par la profusion des couleurs les plus magnifiques; mais, en général, l'œil ne rencontre que le vert éternel du feuillage, relevé par quelques rares fleurs qui n'attirent pas particulièrement l'attention. Les Orchidées mêmes, qui ornent nos serres de fleurs magnifiques, ne font pas exception à cette règle; on ne les trouve à profusion qu'en des endroits très favorables; les espèces à petites fleurs peu voyantes sont de beaucoup plus nombreuses et le temps de la floraison de chaque espèce est de si courte durée, que ses fleurs produisent rarement un effet marqué de couleurs au milieu de l'immensité de verdure qui les environne. Un collectionneur qui connaît bien les Indes orientales me raconta un jour que, sur une seule montagne de Java, croissent trois cents espèces d'Orchidées, mais que dans ce nombre il n'y en a que 2 pour 100 assez attrayantes par leurs couleurs pour qu'on les envoie en Europe comme objet de spéculation. Les pâturages et les rochers des Alpes, les plateaux du cap de Bonne-Espérance et de l'Australie, les prairies de l'Amérique du Nord produisent un nombre et une diversité de fleurs colorées qui ne sont certainement pas surpassées entre les tropiques. »

Pendant de longues années que j'ai moi-même passées sous le tropique et l'équateur, en Afrique et en Asie, j'ai pu vérifier l'exactitude absolue de ce qui précède; mais je considère la conclusion de Wallace « que nous pouvons répudier la théorie d'après laquelle le développement des couleurs dans la nature dépendrait directement de la somme de chaleur et de lumière ou serait en rapport avec elle », comme un peu trop absolue, surtout dans sa dernière partie; je pense que la lumière et la chaleur ne sont certainement pas étrangères à la production des couleurs, la lumière surtout, dont l'intensité n'a peut-être pas besoin d'être fort grande pour produire l'action nécessaire au développement des couleurs. M. Wallace reconnaît lui-même que, dans certains cas, la lumière exerce une influence directe sur la coloration, du moins en ce qui concerne les animaux. Parmi ces cas, il place les exemples d'insectes et autres animaux dont la coloration change suivant qu'on les élève sur des objets offrant telle ou telle couleur, et qui présentent une coloration analogue à celle de ces objets, sans que la volonté de l'animal y soit pour rien. Il y a là, sans aucun doute, une action exercée par la nature des rayons lumineux

que reçoit l'animal ; mais ces cas sont extrêmement rares, et il ne faut pas les confondre avec ceux du mismétisme, dans lesquels l'animal offre, comme caractère spécifique, une coloration analogue à celle des corps sur lesquels il vit.

Quelle que soit l'action que la lumière exerce sur la production des pigments colorés, il paraît certain que ce n'est pas en elle qu'il faut chercher la cause des variations innombrables de coloration que présentent les animaux et les végétaux.

D'après M. Wallace, dont nous partageons la manière de voir, il faut chercher cette cause dans les services que les couleurs rendent aux organismes qui les présentent ; mais ces services ne peuvent pas être les mêmes pour les animaux que pour les végétaux.

D'après Wallace, les couleurs des êtres vivants peuvent être divisées, d'après les services qu'elles rendent, en couleurs protectrices, couleurs avertissantes, couleurs sexuelles, couleurs typiques des genres et des espèces et couleurs attrayantes.

D'après le même auteur, toutes les couleurs des fleurs appartiennent au groupe des couleurs attrayantes ; mais on peut classer aussi un certain nombre d'entre elles, sinon toutes, dans les couleurs typiques, c'est-à-dire caractéristiques des êtres et des genres. Les couleurs des fleurs sont, en effet, attrayantes, en ce sens qu'elles attirent les insectes destinés à faciliter la fécondation de la fleur, et elles sont typiques parce que chacune est d'ordinaire la propriété, sinon exclusive, du moins habituelle, des fleurs de tout un groupe de plantes. Quelques détails à cet égard ne seront pas inutiles.

Les couleurs protectrices, qui sont la propriété exclusive des animaux, ont pour rôle, ainsi que l'indique leur nom, de protéger l'animal contre ses ennemis.

Pour cela, l'animal revêt la couleur du sol, des feuilles ou des fleurs sur lesquels il se tient habituellement. On en a cité des exemples extrêmement nombreux, et l'on désigne souvent ce phénomène sous le nom de *mimétisme*. Les fleurs qui contiennent les organes de la reproduction, bien loin d'avoir à redouter la fréquentation des animaux qui ont l'habitude de les visiter et de se nourrir de leur nectar ou de leur pollen, comme les insectes, ont au contraire tout à gagner dans cette fréquentation, qui favorise beaucoup la fécondation croisée, c'est-à-dire le mode de fécondation le plus avantageux pour la propagation rapide de

l'espèce. Au lieu donc de revêtir des couleurs qui permettraient de les confondre avec les feuilles de la plante qui les porte ou avec le sol et autres objets, les fleurs tendent, au contraire, à acquérir des couleurs tranchant avec le milieu dans lequel elles se forment. L'attention des insectes est ainsi plus facilement attirée.

Il est important même de remarquer que, seules ou presque seules, les fleurs qui sont d'habitude fécondées par le vent ont des couleurs peu brillantes et plus ou moins semblables à celles des feuilles ou de l'écorce de la plante. Darwin a cru pouvoir établir comme règle générale que les fleurs fécondées par le vent ne sont jamais revêtues de couleurs brillantes; il en est ainsi, par exemple, des Conifères, des Graminées, des Bouleaux, des Peupliers, etc. Il existe cependant des fleurs fécondées par les insectes qui ne sont que fort peu colorées. Dans ce cas, elles possèdent d'ordinaire un parfum très développé qui attire les insectes et remplace la couleur. Il est fréquent de voir ces fleurs ne s'ouvrir que la nuit et, par suite, n'être fécondées que par les insectes nocturnes.

Dans les cas où les fleurs ternes sont ouvertes le jour, on pourrait peut-être attribuer l'absence de couleurs vives à un besoin de se mettre à l'abri de certains insectes, tels que les fourmis, susceptibles de consommer leur nectar sans servir à les féconder; l'absence de coloration serait, dans ces cas, véritablement protectrice. Nous serions d'autant plus disposé à admettre cette manière de voir que d'habitude le parfum de ces fleurs est beaucoup plus prononcé pendant la nuit que pendant le jour, c'est-à-dire au moment où les insectes destinés à les féconder volent à la recherche de leur nourriture.

M. Wallace donne le nom de couleurs avertissantes à des couleurs qui ont pour objet de rendre visible à ses ennemis un animal pourvu de quelque propriété qui, connue desdits ennemis, fait que ces derniers l'évitent. Certains insectes à odeur et à saveur repoussantes, par exemple, pourraient être confondus par les oiseaux insectivores avec d'autres insectes à odeur et à saveur agréables, s'ils ne revêtaient des couleurs voyantes qui permettent aux oiseaux de toujours les distinguer. La coloration devient ainsi un avertissement pour l'oiseau et une protection pour l'insecte. Il en résulte que d'autres insectes voisins qui n'ont ni l'odeur repoussante, ni la saveur désagréable des premiers et qui, par conséquent, formeraient un mets excellent pour les oiseaux, se

revêtent de couleurs imitant celles des insectes que protègent leur odeur et leur saveur désagréables et se trouvent comme eux à l'abri de leurs ennemis. Le groupe des couleurs avertissantes ne paraît guère être représenté parmi les végétaux. On pourrait cependant admettre que certaines fleurs sont nuisibles, par la nature chimique de leur nectar, à des insectes déterminés, et que leur coloration permet à ces insectes de les reconnaître et de les éviter. Ce qui est bien incontestable, c'est qu'un grand nombre d'insectes restreignent leurs visites aux fleurs d'un nombre restreint de plantes et évitent toutes les autres, soit qu'ils ne soient attirés que par la couleur ou le parfum des premières, soit aussi qu'ils soient avertis par la couleur ou le parfum des autres de l'existence dans leur corolle d'un nectar dont eux-mêmes ou leurs ancêtres ont goûté, et qui leur est nuisible ou dont la saveur est désagréable. D'après H. Müller, l'*Andrena florea* ne fréquente que les fleurs de la Couleuvrée; les Halictoides ne visitent que les différentes espèces de Campanules; l'*Andrena halictiflora* se limite à la Scabieuse des prés; la *Cilissa melanura* se borne à la Salicaire; le *Macropis labiata* à la Lysimaque; l'*Osmia adunca* ne fréquente que la Vipérine, etc. On ne peut cependant pas comparer les couleurs qui permettent aux insectes d'éviter certaines fleurs à celles que, chez les animaux, M. Wallace nomme couleurs avertissantes; car, chez les insectes, par exemple, les couleurs avertissantes sont un moyen de protéger l'animal qui les porte contre les ennemis qui pourraient le détruire, tandis que, chez les plantes, les couleurs qui indiqueraient aux insectes un danger, et par suite les éloigneraient, seraient nuisibles à la plante en diminuant ses chances de fécondation croisée, et, par suite, ne tarderaient pas à entraîner la perte de l'espèce qui les posséderait. Nous ne pouvons donc admettre chez les végétaux le groupe des couleurs avertissantes de M. Wallace.

Le groupe des couleurs sexuelles n'est pas non plus représenté dans les végétaux. Le caractère essentiel des couleurs de ce groupe est, en effet, que la coloration n'est pas la même, dans une même espèce, chez le mâle et chez la femelle, le mâle étant d'ordinaire paré de couleurs plus brillantes que celles de la femelle. Tandis que chez les animaux ces différences de coloration sont extrêmement fréquentes, elles n'existent pas dans les végétaux, dont les fleurs dioïques ont toujours à peu près la même coloration, et où, du reste, l'hermaphrodisme domine dans une forte proportion.

Dans les plantes dioïques, une différence de coloration entre les fleurs mâles et les fleurs femelles aurait des inconvénients tels, que les végétaux qui l'offriraient ne pourraient que très difficilement se perpétuer. En effet, pour les fleurs dioïques, les insectes sont les agents presque indispensables de la fécondation, le vent seul pouvant les remplacer, si donc les fleurs des deux sexes n'offraient pas la même coloration, si en même temps le parfum était modifié, l'insecte ne reconnaissant pas dans l'un des sexes le semblable de l'autre sexe ne le fréquenterait certainement pas.

Le même fait qui supprime chez les végétaux le groupe des couleurs sexuelles de M. Wallace explique l'importance, dans ces êtres, d'un autre groupe de couleurs de M. Wallace, celui des couleurs typiques, c'est-à-dire appartenant en propre à telle espèce ou à tel genre de végétaux. Chaque insecte, recherchant surtout les fleurs d'une espèce ou d'un genre déterminé de végétaux, est guidé, dans la reconnaissance des fleurs riches en nectar qu'il aime, par la coloration de ces plantes. En les visitant les unes après les autres, il transporte le pollen de l'une à l'autre, opère des fécondations croisées incessantes entre les différents individus d'une même espèce, et, par suite, contribue puissamment à la multiplication et à la perpétuation de l'espèce, en même temps qu'à la conservation des couleurs qui lui permettent de la reconnaître. C'est ainsi qu'on peut expliquer la fixité relativement très grande de la coloration des plantes sauvages. Chez ces plantes, la coloration est parfois si tenace qu'elle s'étend à un genre tout entier, c'est-à-dire que les caractères de forme, de taille, d'organisation intérieure même, ont pu se modifier, tandis que la coloration est restée constante.

Le seul groupe de couleurs que M. Wallace attribue aux plantes est celui des *couleurs attractantes*, c'est-à-dire des couleurs qui attirent les insectes par leur éclat et, favorisant la multiplication et la perpétuation de l'espèce, doivent persister avec les plantes qui les possèdent. Pour s'assurer que les couleurs sont bien distinguées par les insectes, et notamment par les abeilles, et sont susceptibles d'attirer ces animaux, John Lubboek a fait un certain nombre d'expériences avec des morceaux de papier diversement colorés, sur lesquels il plaçait de petites lames de verre enduites de miel. Les abeilles ne tardaient pas à venir sucer le miel et, en variant la position des papiers colorés sur lesquels était le miel, il a pu s'assurer que les abeilles reconnaissent fort bien les cou-

leurs et que, après avoir rendu quelques visites à tel ou tel papier, elles savaient parfaitement le retrouver quand on le changeait de place.

Il est donc incontestable non seulement que les insectes savent distinguer les couleurs, mais encore que, quand une fleur d'une certaine coloration leur a présenté un nectar agréable au goût, ils savent fort bien retrouver cette fleur.

En allant puiser le nectar dans le fond de la corolle des fleurs, les insectes se couvrent de pollen, qu'ils transportent ensuite sur le stigmate d'autres fleurs semblables ou plus ou moins analogues par la coloration. De là résultent des croisements nombreux, soit entre des individus d'une même espèce, soit entre des individus d'espèces différentes. Des faits incontestables démontrent que ces croisements sont des conditions extrêmement favorables aux plantes. Il en résulte que les plantes à fleurs richement colorées ont beaucoup plus de chances que les autres de se multiplier et de se perpétuer. Nous ne devons donc pas être étonnés de voir que la majorité des végétaux ont des fleurs brillantes.

« Les avantages, dit Darwin, que procure un croisement jettent beaucoup de lumière sur les principaux caractères des fleurs. Par là s'expliquent pour nous leurs grandes dimensions, leurs couleurs brillantes et, dans quelques cas, les teintes accentuées des parties accessoires, comme les pédoncules, les bractées. De cette façon, elles attirent, en effet, l'attention des insectes, et cela d'après le même principe qui veut qu'à peu près chaque fruit appelé à devenir la proie des oiseaux présente, comme couleur, un puissant contraste avec le vert du feuillage, afin qu'il puisse être vu et que ses graines soient largement disséminées. Dans plusieurs fleurs, la beauté est obtenue aux dépens des organes reproducteurs mêmes, comme dans les demi-fleurons de beaucoup de Composées, les fleurs extérieures de l'*Hydrangea* et les fleurs terminales de l'épi du *Muscari*. Il y a aussi des raisons pour croire (et c'était l'opinion de Sprengel) que les fleurs diffèrent en couleur d'après les espèces d'insectes qui les fréquentent.

« Ce ne sont pas seulement les couleurs brillantes des fleurs qui ont pour but d'attirer les insectes, mais encore les stries et les bandes de couleur foncée, dont la présence est fréquente et dont les usages, d'après les affirmations de Sprengel, seraient de leur servir de guide pour atteindre au nectar. Ces marques suivent les vaisseaux dans les pétales ou en occupent les intervalles. Elles

peuvent régner seulement sur un ou exister sur tous les pétales supérieurs ou inférieurs (un ou plusieurs exceptés); elles peuvent encore former un anneau de couleur foncée dans le tube de la corolle, ou être concentrées sur les lèvres d'une fleur irrégulière. Dans les variétés blanches de plusieurs fleurs, comme *Digitalis purpurea*, *Antirrhinum majus*, plusieurs espèces de *Dianthus*, *Phlox*, *Myosotis*, *Rhododendron*, *Pelargonium*, *Primula* et *Petunia*, ces marques se conservent généralement, quoique la corolle soit devenue d'un blanc pur, mais cette persistance est due simplement à ce que leur couleur, étant plus intense, est moins facilement anéantie. Le rôle que, d'après l'opinion de Sprengel, remplirait les taches en tant que guides, je le considérai longtemps comme imaginaire; car les insectes, en dehors de leurs secours, découvrent très bien les nectaires et pratiquent des ouvertures latérales pour les atteindre. Ils trouvent même les petites glandes nectarifères des stipules et des feuilles dans certaines plantes. Du reste, quelques fleurs, comme certains Pavots, quoique non nectarifères, ont des taches conductrices; mais nous pouvons admettre, il est vrai, que quelques plantes retiennent les traces d'un premier état nectarifère. D'autre part, les marques sont beaucoup plus fréquentes dans les fleurs asymétriques, dont l'entrée pourrait embarrasser les insectes, que dans les fleurs régulières. M. John Lubbock a aussi prouvé que les abeilles distinguent parfaitement les couleurs et qu'elles perdent beaucoup de temps quand la position du nectar qu'elles ont une fois visité est changée, même très légèrement. Ces différents cas donnent, je pense, la meilleure preuve que le développement de ces marques est réellement corrélatif de celui du nectar. Les deux pétales supérieurs du *Pelargonium* commun sont aussi marqués à leur base, et j'ai fréquemment constaté que lorsque les fleurs varient de façon à devenir péloïcies ou régulières, elles perdent leurs nectaires et en même temps leurs taches de couleur sombre. Ces marques et les nectaires sont donc apparemment en connexion intime les uns avec les autres, et la manière de voir la plus simple est qu'ils sont développés simultanément dans un but spécial, dont le seul concevable est que les marques servent de guide vers le nectar. D'après ce qui a été dit précédemment, il est, du reste, évident que les insectes découvriraient fort bien ce nectar sans l'aide de ces marques directrices. Elles sont au service de la plante uniquement pour aider ces animaux à visiter et à sucer, dans un laps de temps donné, un plus

grand nombre de fleurs qu'il ne serait possible de le faire dans d'autres conditions; ainsi se trouve assurée une chance plus forte de fécondation par le pollen, apporté d'un plant distinct, et nous savons que le croisement a une importance capitale. » Nous terminerons par ces paroles de Darwin, les considérations dans lesquelles nous sommes entré relativement au mode de production des couleurs et au rôle joué dans la vie des plantes par la coloration.

§ 4. Cristalloïdes, aleurone, cellulose, amidon, inuline, gommés, mucilages.

On trouve dans un grand nombre de cellules végétales, particulièrement dans les graines, des corpuscules protoplasmiques désignés sous le nom de *cristalloïdes*, parce qu'ils affectent des formes cristallines très régulières. Dans beaucoup de cas, ces corpuscules sont accompagnés d'une petite masse de carbonate de chaux et le tout est enveloppé d'une membrane. On donne à l'ensemble le nom d'*aleurone*.

La cellulose, l'amidon et l'inuline, quoique très distincts les uns des autres par leurs propriétés, ont la même composition chimique, exprimée par la formule $C^6H^{10}O^5$, et ont été considérés par certains auteurs

comme des produits de transformation les uns des autres.

Cellulose. — Nous ne reviendrons pas ici sur ce que nous avons dit en étudiant la membrane cellulaire; nous nous bornerons à indiquer quelques-unes des actions chimiques qui permettent de reconnaître, dans les cellules végétales, la présence de la cellulose.

À l'état de pureté, la cellulose est une substance solide, blanche,

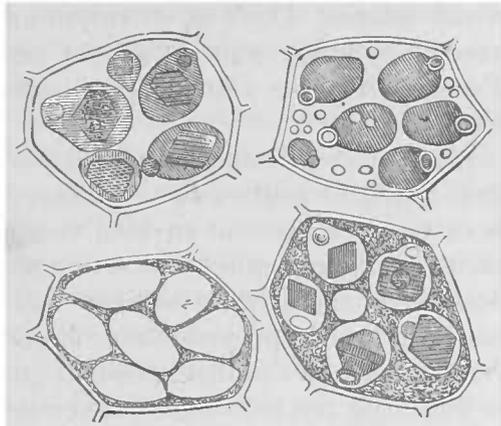


Fig. 120. Cellules de l'albumen de la graine du Ricin contenant des grains d'aleurone. *a*, cellule observée dans la glycérine épaisse; *b*, la même préparation légèrement chauffée; *c*, cellule observée dans la glycérine étendue d'eau; *d*, cellule traitée par la teinture alcoolique d'iode, puis par l'acide sulfurique; les grains d'aleurone ont été dissous.

diaphane. Elle est insoluble dans l'eau, l'éther, les acides et les alcalis étendus. Elle est soluble dans la liqueur cupro-ammoniacale obtenue par dissolution d'hydrate ou de carbonate de cuivre dans l'ammoniaque ou par dissolution de cuivre métallique dans l'ammoniaque au contact de l'air (liqueur de Schweizer). L'acide sulfurique concentré détruit la cellulose. En faisant tremper de la cellulose, par exemple les poils du coton, dans l'acide nitrique à froid, on obtient la matière explosive bien connue sous le nom de poudre-coton. La potasse ne dissout pas la cellulose quand elle est pure.

Ces réactifs ne sont guère employés dans les études botaniques. Ceux dont on fait le plus fréquemment usage sont le chloro-iodure de zinc, l'iode et l'acide sulfurique. Pour faire usage de ce dernier réactif, on dépose d'abord sur la préparation quelques gouttes d'une solution d'iode qu'on enlève au bout de quelques minutes avec un pinceau; puis on dépose sur la préparation une goutte d'acide sulfurique étendu. La membrane cellulosique se colore alors en bleu.

Pour faire usage du chloro-iodure de zinc on place la préparation dans quelques gouttes de ce liquide; les membranes cellulosiques se colorent rapidement en bleu violacé plus ou moins foncé. Les parois des jeunes cellules se colorent moins facilement que celles des cellules âgées; pour faciliter l'action du réactif, il est souvent bon de retirer la préparation de la goutte de chloro-iodure de zinc dans laquelle on l'a laissée pendant quelques minutes, de la laisser se dessécher pendant quelques secondes, puis de la placer dans une goutte fraîche de réactif.

Nous avons indiqué, en parlant des membranes cellulaires, les résultats que l'on obtient en traitant ces membranes par les solutions d'aniline; nous n'y reviendrons pas ici; bornons-nous à ajouter que les solutions de bichromate de potasse peuvent aussi, dans certains cas, permettre de reconnaître des détails de structure qui échappent à l'observateur quand il ne fait pas usage des réactifs.

Certaines cellules végétales incolores étant, au début de leur existence, uniquement composées de protoplasma et ne s'entourant que plus tard d'une membrane cellulosique, nous devons forcément considérer la cellulose comme un produit de désassimilation du protoplasma, prenant naissance sous l'influence de l'oxydation de la masse cellulaire protoplasmique produite par l'oxygène

de l'air et constituant le phénomène intime de la respiration.

Certains auteurs pensent que, dans les plantes pourvues de chlorophylle, l'origine de la cellulose est différente. Ils considèrent cette substance comme provenant de la transformation de l'amidon qui, lui-même, ainsi que nous le dirons plus tard, serait produit par synthèse dans la profondeur des corpuscules chlorophylliens. Nous exposerons plus tard, quand nous étudierons la fonction chlorophyllienne, les motifs qui nous engagent à ne pas partager cette manière de voir et à penser que la cellulose et l'amidon, dans les plantes vertes comme dans les plantes incolores, sont toujours des produits de désassimilation du protoplama ou de substances azotées provenant de cette désassimilation.

Amidon. — L'amidon est, après la cellulose, le corps ternaire le plus répandu dans les végétaux. On le trouve dans la majeure partie des cellules vertes ou incolores et parfois il s'accumule en telle quantité, qu'il détermine la disparition presque complète du protoplasma cellulaire.

Il se présente sous la forme de grains solides, d'un blanc brillant, ordinairement marqués de lignes concentriques grisâtres, disposées autour d'une tache ponctiforme, allongée ou étoilée, connue sous le nom de *hile*.

Le hile est formé par une substance moins dense que le reste du grain ; les couches grises sont plus aqueuses que les couches blanches. La couche blanche extérieure est plus dense que toutes les autres. Quand on place des grains d'amidon de la Pomme de terre dans une goutte de chloro-iodure de zinc, on les voit d'abord se colorer en violet foncé, puis se gonfler et s'arrondir ; la couche extérieure se déchire ensuite et toute la partie interne du grain sort lentement sous la forme d'une gelée granuleuse, colorée en violet moins foncé que la couche périphérique ; cette dernière se montre alors sous l'aspect d'une pellicule épaisse qui persiste indéfiniment sans se dissoudre dans le chloro-iodure de zinc.

Vus dans la lumière polarisée, les grains d'amidon offrent une croix caractéristique, formée de quatre bandes noires qui partent du hile en rayonnant et traversent tout le grain.

Le réactif le plus employé et le plus sûr pour reconnaître les grains d'amidon est la teinture d'iode ; elle les colore en bleu



Fig. 121. Grain d'amidon de Pomme de terre.

d'autant plus foncé qu'elle est plus concentrée. Afin de pouvoir étudier l'organisation des grains, il faut employer des solutions aqueuses très faibles, obtenues en versant dans de l'eau distillée de la teinture d'iode goutte à goutte ; on s'arrête avant qu'il ne commence à se produire un précipité. Une goutte de cette solution versée sur les grains d'amidon permet de bien voir leurs stries concentriques, tandis qu'avec une solution plus foncée, on ne distingue même plus le hile.

La salive agit sur l'amidon d'une façon particulière. Quand on laisse macérer dans la salive des grains d'amidon pendant toute une journée, avec une température de 47° centigrades environ il se produit une dissolution partielle du grain. Celui-ci se présente bientôt sous l'aspect d'une sorte de squelette spongieux, insoluble dans la salive et formé par une substance à laquelle on a donné le nom de *granulose*, tandis que l'on nomme *cellulose amyliacée* la portion qui a été dissoute par la salive et qui remplissait les mailles du squelette.

Les acides dilués transforment l'amidon en dextrine, puis en glucose, qui sont solubles. Cette action trouve une application importante dans l'étude microscopique des végétaux riches en amidon. Pour débarrasser les coupes de ce corps, qui gêne souvent beaucoup l'observateur, il suffit de faire bouillir les coupes dans de l'eau contenant quelques gouttes d'acide sulfurique.

Nous faisons aussi souvent bouillir les coupes dans une solution acétique d'aniline en ajoutant à cette solution une goutte ou deux d'acide sulfurique. On obtient ainsi, en même temps, la disparition de l'amidon et une belle coloration des tissus.

L'eau froide ne dissout pas l'amidon ; l'eau chaude le fait gonfler et produit l'*empois*. Les solutions froides étendues de potasse et de soude agissent de la même façon que l'eau chaude.

Les grains d'amidon naissent toujours dans le protoplasma des cellules et leur volume ne s'accroît qu'autant qu'ils restent logés dans cette substance. Ce fait nous porte à admettre que les grains d'amidon sont, comme les jeunes membranes cellulaires, plus ou moins imbibés de protoplasma, du moins pendant la période d'accroissement.

On admet généralement que les grains d'amidon ne se forment que dans les corpuscules chlorophylliens et que tout l'amidon qu'on trouve accumulé dans certaines racines ou tiges tuberculeuses, dans les cellules du bois, etc., a émigré des cellules vertes ;

nous reviendrons sur cette question quand nous étudierons la nutrition des végétaux.

On a beaucoup discuté sur le mode d'accroissement des grains d'amidon; l'opinion généralement adoptée aujourd'hui est qu'ils s'accroissent, comme les membranes cellulaires, par intersusception.

Les grains d'amidon sont tantôt isolés, comme dans la Pomme de terre, tantôt unis en masses plus ou moins volumineuses, par exemple dans l'Avoine. Dans ce cas, les grains sont ordinairement petits et affectent une forme polygonale, due à la pression réciproque.

Je ne veux pas insister sur les autres caractères que peuvent présenter les grains d'amidon, ce serait sortir du cadre de cet ouvrage.

Inuline. — L'Inuline possède la même composition chimique que l'amidon $C^6H^{10}O^5$, mais elle s'en distingue nettement en ce que, pendant la vie de la plante, elle est tenue en dissolution dans le suc cellulaire. Pour pouvoir l'observer, il faut, ou bien laisser dessécher les organes qui la contiennent, par exemple le rhizome de l'Aunée (*Inula Helenicum*) où on l'a trouvée pour la première fois, ou bien faire macérer ces organes dans l'alcool pendant un certain temps. La glycérine agit de la même façon que l'alcool.

Sur les coupes de tels organes on voit alors dans les cellules des corps arrondis ou plus souvent des segments de sphères appliqués contre les parois et présentant des stries rayonnantes comme s'ils étaient formés d'aiguilles cristallines disposées en rayon, autour d'un centre commun.

Dans la lumière polarisée, l'inuline offre la croix caractéristique de l'amidon, mais l'iode ne la colore pas en bleu, il lui donne seulement une teinte légèrement jaunâtre.

Gommes. — La gomme de nos Cerisiers, connue sous le nom de *Gomme nostras*, la Gomme arabique, qui est produite par les *Acacia vera*, *Vereck*, etc., la gomme adragante, fournie par diverses espèces d'*Astragalus* de l'Asie Mineure et une foule d'autres substances analogues, connues de tout le monde sous le nom de gommes, sont très voisines de la cellulose et doivent être considérées comme des produits de transformation de cette substance. Dans les végétaux qui produisent les gommes, on voit les membranes celluliques de certaines cellules, notamment des cellules de la

moelle, des rayons médullaires et de l'écorce, s'épaissir et se ramollir en absorbant une grande quantité d'eau, remplir ainsi, peu à peu, toute la cavité de la cellule, comprimer les cellules voisines en les écartant, se frayer ainsi un chemin vers l'extérieur, puis

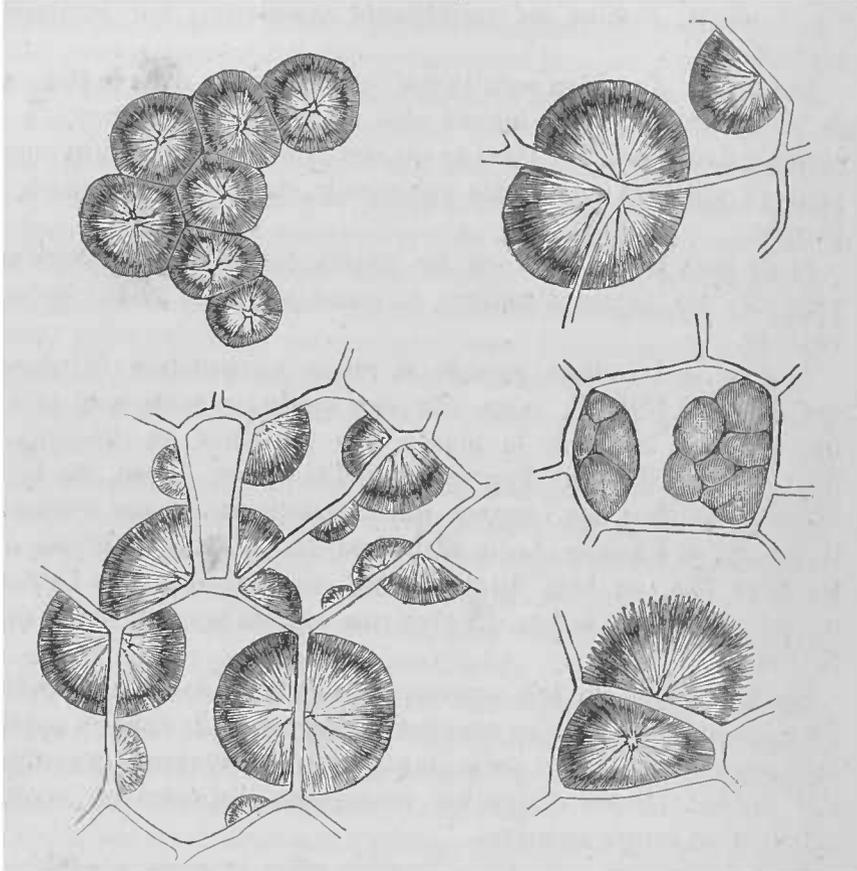


Fig. 122. Inuline du rhizome de l'Aunée. *a*, cristaux déposés en dehors des cellules d'une préparation qui avait séjourné pendant plusieurs jours dans l'alcool concentré; *b*, masse d'inuline à aspect amorphe, après séjour dans l'alcool; *c*, sphérocrystal d'inuline volumineux, formé de trois parties séparées par des parois cellulaires; préparation dans la glycérine, après séjour dans l'alcool; *d*, sphérocristaux de formes diverses; *e*, sphérocrystal de la même préparation, déchiqueté sur le bord, après séjour dans l'alcool, et traité ensuite par l'acide acétique.

apparaître au dehors de l'écorce en passant par les fissures ou les trous que peut présenter l'épiderme ou le liège ou en déterminant par pression lente de dedans en dehors, la production de ces fissures. Parvenue au contact de l'air, la substance gommeuse se durcit rapidement, devient cassante et prend un aspect vitreux très caracté-

teristique. L'origine histologique de la gomme est souvent manifestée par la présence, dans l'épaisseur de cette substance, de fragments de membranes cellulaires, dont la nature peut facilement être constatée au microscope. Toutes les gommes ne jouissent pas exactement des mêmes propriétés et ne peuvent pas, pour ce motif, être employées indistinctement aux mêmes usages. Les unes, comme la gomme arabique, sont solubles dans l'eau froide, d'autres, comme la gomme de cerisier, ne se dissolvent bien que dans l'eau chaude, d'autres enfin, comme la gomme adragante, forment seulement avec l'eau des mucilages très épais. Elles n'ont pas non plus la même composition chimique. La gomme adragante est riche en adraganthine ; la gomme arabique doit ses propriétés à l'arabine et la gomme du cerisier doit les siennes à la cérasine ; mais ce sont là des détails dans lesquels il n'y a pas lieu d'entrer ici.

Mucilages. — Les mucilages se forment à peu près de la même façon que les gommes ; comme ces dernières, ils résultent presque toujours d'une transformation de la membrane de certaines cellules qui se ramollit et devient visqueuse en absorbant une grande quantité d'eau. Le meilleur exemple qu'on puisse choisir pour constater le mode de formation des mucilages est celui qui est offert par la graine de Lin. Sur une coupe mince pratiquée à travers cette graine et placée sur le microscope avec addition d'une goutte d'eau on voit nettement les cellules de l'épiderme se gonfler peu à peu, à mesure que la cavité de la cellule s'accroît considérablement ; puis les membranes, fortement gonflées, se déchirent et la coupe se trouve bientôt entourée d'un nuage de mucilage visqueux et incolore, tellement translucide, qu'il est à peine possible de le distinguer. Dans le cas dont nous venons de parler et qui est présenté par un grand nombre de graines, le mucilage ne se forme pas tant que la graine est contenue dans le fruit ; il ne se produit qu'au contact de l'eau ; dans d'autres cas, le mucilage est tout formé dans la plante vivante.

Les *Fucus* sont particulièrement intéressants à cet égard. Dans une coupe du thalle de ces Algues, il est facile de constater que les cellules sont séparées les unes des autres par une couche épaisse de substance visqueuse incolore, qui résulte de l'épaississement des couches externes des membranes celluloses. On a donné à cette modification des membranes celluloses le nom de *gélification*. Les végétaux qui la présentent jouissent de pro-

priétés émoullientes qui les font employer en tisanes ou en cataplasmes. Quand on fait sécher la substance gélifiée que les *Puccis* abandonnent par l'ébullition dans l'eau, elle durcit et devient susceptible d'une conservation de longue durée; pour lui rendre ses propriétés primitives, il suffit de la faire de nouveau ramollir dans l'eau froide ou chaude. Les graines du Caroubier qu'on emploie en Afrique pour la nutrition des chevaux doivent la dureté cornée de leurs parois à une substance analogue qui, dans la graine sèche, est dure, cornée, mais qui se ramollit et se gonfle beaucoup dans l'eau.

Dans certaines plantes, par exemple dans les racines de Guimauve, dans les racines des Orchis qui servent à la préparation du salep, etc., on trouve des substances mucilagineuses qui remplissent presque complètement certaines cellules et dont le mode de formation n'est que peu connu. Elles paraissent cependant se former dans la cavité même de la cellule et aux dépens du protoplasma. Quelle que soit leur origine, les mucilages se distinguent de la cellulose en ce qu'ils ne sont pas solubles dans la solution ammoniacale d'oxyde de cuivre et ne se colorent pas en bleu sous l'influence de l'iode et de l'acide sulfurique. D'après Schmidt et Muller, le mucilage de la racine de Guimauve aurait pour formule $C^{12}H^{20}O^{10}$, c'est-à-dire une molécule d'eau en moins que la gomme arabique, dont il diffère aussi en ce qu'il n'est pas précipité par l'acétate neutre de plomb.

§ 3. Tannin, sucres, matières grasses, matières cireuses, huiles essentielles, résines, baumes, gommés-résines, oléo-résines, latex, alcaloïdes.

Toutes les substances désignées ci-dessus se trouvent fréquemment dans les organes végétaux et jouent, dans la vie des plantes, un rôle important, soit comme produits destinés à être éliminés (cristaux, matières cireuses), soit comme produits destinés à être oxydés pour produire de la chaleur (matières grasses, huiles essentielles, etc.). Je me bornerai à les passer rapidement en revue.

Tannin. — L'acide tannique, $C^{14}H^{10}O^9$, ainsi qu'un certain nombre d'autres glucosides désignés sous la dénomination commune de tannin, existe dans un grand nombre de cellules végétales à l'état de dissolution dans le suc cellulaire. On découvre ces corps

en traitant les coupes par une solution faible de sulfate de fer. Dans certaines plantes, ce sont seulement certaines cellules qui en contiennent. On trouve le tannin en grande quantité dans l'écorce du chêne, dans les excroissances connues sous le nom de galles, dans un très grand nombre de fruits verts, etc. Dans les fruits, le tannin se change en sucre au moment de la maturité. Il est lui-même, sans nul doute, un produit de désassimilation d'autres substances plus élevées dans l'échelle chimique.

Sucres. — Ils sont, comme les tannins, dissous dans le suc cellulaire. Je me bornerai à citer : le sucre de canne ou saccharose, qui abonde dans la Canne à sucre, dans la Betterave, dans le Sorgho, dans certains Erables, dans le suc de Palmier à vin ; le sucre interverti, qui accompagne habituellement le sucre de canne et n'est qu'un produit de transformation de ce dernier ; la glucose, qui abonde dans les fruits, associée soit avec la lévulose (fruits acides), soit avec le sucre de canne (fruits neutres). D'autres matières sucrées renfermant un excès d'hydrogène, comme la mannite, la sorbite, la quercite, etc., également solubles, existent fréquemment dans les végétaux. Toutes ces substances passent d'ailleurs très facilement de l'une à l'autre, et résultent à peu près indubitablement de la transformation de corps préalablement formés dans les cellules, tels que l'amidon, la cellulose, les tannins, etc. Les fruits qui, à la maturité, sont acides et sucrés, comme les Prunes, les Nêfles, les Sorbes, etc., contiennent avant cette époque une grande quantité de matières tanniques qui sont plus tard remplacées par des sucres et des acides malique, tartrique, etc. La banane, qui est très sucrée étant mûre, est, auparavant, très riche en amidon, et remplace alors, dans certains pays, nos céréales et nos pommes de terre.

Matières grasses. — Ces matières existent dans les cellules végétales à l'état de vésicules, tantôt extrêmement petites, tantôt volumineuses, dispersées dans la substance protoplasmique. On les trouve dans un grand nombre de graines, où elles forment un aliment respiratoire qui se dépense pendant la germination ou qui peut-être se transforme pour produire la cellulose des membranes cellulaires de la jeune plante.

Certaines de ces matières restent liquides à la température ordinaire et ont reçu le nom d'*huiles*, tandis que d'autres se solidifient et sont plus particulièrement connues sous le nom de *beurres végétaux* (beurre de Cacao, beurre de Muscade, etc.). Les

matières grasses résultent probablement toujours de la transformation des matières qui préexistaient dans les cellules où elles apparaissent ; cela est notamment démontré par les fruits huileux de l'Olivier.

Matières cireuses. — Un grand nombre de végétaux sécrètent des substances qui ont reçu le nom de *cires végétales* à cause des analogies qu'elles présentent avec la cire des abeilles dont elles diffèrent cependant beaucoup au point de vue chimique. C'est une matière de cette nature qui forme la couche blanchâtre ou *pruine* qui revêt certains fruits (prunes), un grand nombre de feuilles (*Eucalyptus*), certaines tiges (canne à sucre).

Dans ce cas la matière cireuse se présente à la surface de l'épiderme sous la forme, soit de granulations irrégulières, soit de bâtonnets disposés côte à côte (canne à sucre, *Eucalyptus*, etc.). Dans d'autres cas elle se trouve dans l'épaisseur même des membranes cellulaires (certains Erables, Palmiers, etc.).

Quelques plantes, par exemple certains Palmiers des Andes, sécrètent une quantité de cire assez considérable pour qu'on puisse la récolter et l'employer aux mêmes usages que la cire des abeilles.

Les matières cireuses paraissent être produites par transformation de la substance constituant les membranes cellulaires.

Huiles essentielles, Oléo-résines, Résines, Baumes, Gommés-résines. — Ces corps existent fréquemment dans les végétaux, mais ils ne s'y trouvent que dans un état habituellement mal défini.

Les huiles essentielles sont presque toujours associées à des résines ; par exemple, l'essence de térébenthine est associée, dans les Pins et les Sapins, à une résine et forme ainsi une véritable oléo-résine. Les résines sont souvent même associées à des matières gommeuses pour former les gommés-résines. Les Baumes sont des mélanges d'huile essentielle et de résine contenant de l'acide benzoïque. Nous n'avons pas à entrer ici dans l'étude détaillée de ces corps, qui sont surtout intéressants au point de vue chimique. Quant à leur rôle dans la vie des plantes, il n'est que fort peu connu. Un grand nombre d'entre eux sont expulsés normalement par des fentes qui se produisent dans les tiges ou les autres organes qui les contiennent et doivent, par conséquent, être considérés comme des produits d'excrétion, rejetés parce qu'ils pourraient être nuisibles à la plante. Une partie de ces mêmes liquides

peut cependant être considérée comme utilisée pour la production de la chaleur végétale.

Les *Latex* sont des produits très complexes sécrétés par les organes que nous avons déjà étudiés sous le nom de *Laticifères*. Ils sont formés en grande partie d'eau contenant une suspension des matières grasses émulsionnées, quelques grains d'amidon, des granulations de matières albuminoïdes, et tenant en dissolution des sels de divers ordres, des alcaloïdes, etc. Les latex paraissent être des aliments de réserve.

Les *alcaloïdes* sont des substances solubles, souvent douées de propriétés qui les font utiliser dans la médecine. Je me bornerai à citer la *morphine*, la *nicotine*, l'*aconitine*, etc.

§ 6. Cristaux.

Les cellules végétales âgées contiennent très fréquemment des matières minérales précipitées à l'état de cristaux.

Ces derniers se forment, soit dans le protoplasma cellulaire et

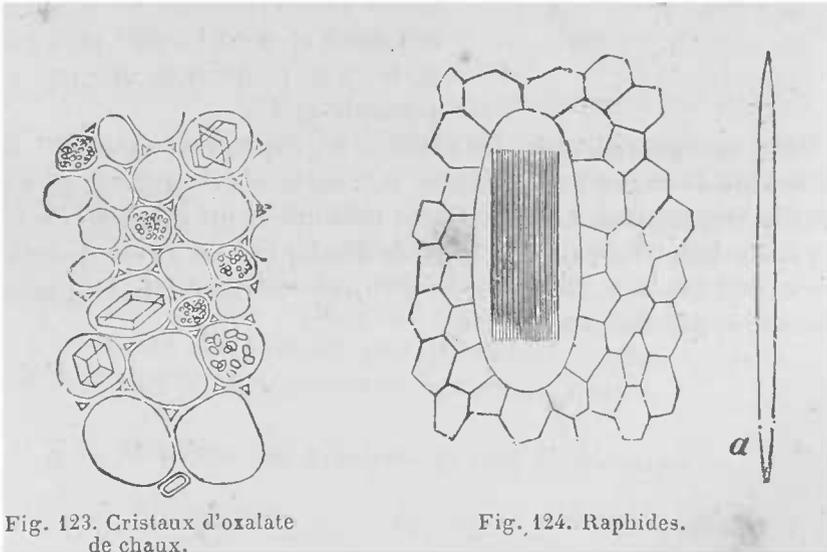


Fig. 123. Cristaux d'oxalate de chaux.

Fig. 124. Raphides.

occupent la cavité de la cellule, soit dans l'épaisseur des membranes. Les cristaux qui se forment dans le protoplasma sont toujours constitués par de l'oxalate de chaux. Ils se reconnaissent à ce qu'ils sont insolubles dans l'acide acétique et solubles sans effervescence dans l'acide chlorhydrique. Ils affectent des formes extrêmement

variables, mais n'appartenant qu'à un petit nombre de systèmes cristallins. Les plus remarquables sont les aiguilles cristallines ou *raphides* qui existent dans un

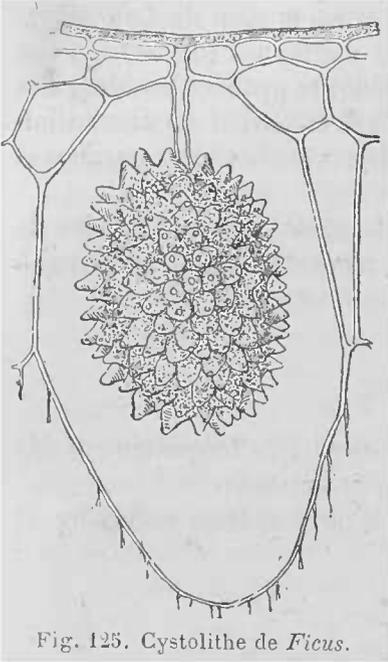


Fig. 125. Cystolithe de *Ficus*.

très grand nombre de Monocotylédones où elles se présentent en faisceaux remplissant parfois toute la cavité cellulaire.

Les cristaux qui se forment dans l'épaisseur des membres sont formés, tantôt par de l'oxalate de chaux, tantôt par du carbonate de chaux. Ils donnent, dans certains cas, aux membranes cellulaires, une grande dureté. Dans certaines plantes, comme le *Ficus religiosa*, le cristal nommé alors *cystolithe* se forme dans l'épaisseur de la membrane, mais il atteint rapidement une dimension considérable, fait saillie dans l'intérieur de la cavité cellulaire et n'est bientôt plus rattaché à la membrane que par un pédicule grêle.

Dans quelques plantes, les cellules de l'épiderme exercent du carbonate de chaux qui se dépose à la surface des organes en une couche très épaisse. Les Corallines présentent un excellent exemple de ce fait. (Voyez, pour plus de détails sur les *Produits cellulaires*, de LANESSAN, *Manuel d'histoire naturelle médicale*, 1^{re} partie, *Botanique générale*, p. 32-116.)

CHAPITRE V

DE LA NUTRITION DES VÉGÉTAUX.

Le phénomène intime de la nutrition consiste dans l'adjonction de matériaux chimiques nouveaux à ceux qui constituent déjà l'animal ou le végétal. Mais cette addition est soumise à des conditions déterminées qui varient beaucoup avec le végétal que l'on envisage ou avec les matériaux dont ce végétal se nourrit.

Pour mettre de l'ordre dans l'étude des faits, il est nécessaire de bien connaître leur succession. Le premier phénomène est celui de l'*absorption* des matériaux destinés à être ajoutés à la matière vivante. Afin de bien saisir la nature de ce phénomène, il faut connaître les matériaux ou *aliments* destinés à être absorbés et les états particuliers dans lesquels ces aliments doivent se trouver pour que l'absorption puisse se faire : la plupart des aliments ne deviennent absorbables qu'après avoir subi des modifications plus ou moins profondes, déterminées par l'organisme qui doit les absorber. L'étude de la nutrition doit donc commencer par celle des *aliments*; on doit ensuite étudier les phénomènes d'élaboration dont les aliments sont l'objet de la part des végétaux, puis l'absorption des aliments, modifiés ou non, et leur circulation dans les diverses parties de la plante si celle-ci est pluricellulaire; enfin l'utilisation des aliments par les cellules végétales, c'est-à-dire l'acte intime de la nutrition de la matière vivante.

§ 1. Aliments des végétaux et leur élaboration.

*Fonction chlorophyllienne. — Digestion. — Fermentation.
Parasitisme*

Au point de vue de la nutrition, les êtres vivants peuvent être divisés en deux grands groupes : ceux qui possèdent de la chlorophylle et ceux qui n'en possèdent pas. Le premier groupe comprenant tous les végétaux (sauf les Champignons) et quelques animaux, jouit de la propriété de fabriquer, sous l'influence

de la lumière, avec des matériaux purement inorganiques, des aliments organiques; le second, composé de la plupart des animaux et des Champignons, ne jouit pas de cette propriété, et ne peut se nourrir qu'à l'aide de matériaux organiques préalablement formés et pris dans le monde ambiant.

La différence fondamentale qui existe, au point de vue de la nutrition, entre les êtres vivants incolores et ceux qui sont pourvus de chlorophylle, a servi de point de départ à une opinion exprimée dans presque tous les ouvrages, d'après laquelle les aliments des uns seraient tout à fait différents de ceux des autres. Il y a là une erreur évidente. Si, par aliment, nous entendons les matériaux destinés à s'incorporer à la substance vivante pour augmenter sa masse, il est incontestable que nous devons réserver ce nom aux seules substances aptes à être incorporées directement, et non aux matériaux qui servent à produire ces substances. Prenons un exemple chez les animaux. La viande, qui sert à la nutrition de ces êtres, ne devient un aliment véritable, c'est-à-dire une substance absorbable et apte à être incorporée au protoplasma des cellules, qu'après avoir subi l'action des liquides sécrétés par les glandes de l'estomac ou du tube intestinal, c'est-à-dire après avoir été transformée en peptones absorbables. En effet, avant d'avoir subi cette action, la viande ne peut pas être absorbée par les cellules de l'intestin animal; si, pour un motif quelconque, cette action modificatrice vient à cesser de se produire, la viande traverse tout le tube digestif et est rejetée en même quantité qu'elle a été absorbée. Ce que nous venons de dire de la viande peut être dit de l'amidon qui, n'étant pas naturellement soluble, ne pourrait pas être absorbé s'il n'était préalablement modifié et rendu soluble par le ferment de la salive. Les graines, les huiles, etc., sont dans des conditions semblables. Tous ces corps ne deviennent des aliments véritables qu'après avoir été modifiés par l'animal à la nutrition duquel ils sont destinés. D'autres substances, au contraire, peuvent jouer le rôle d'aliments, à l'égard des animaux, sans avoir été modifiées. Parmi elles, il nous suffira de citer l'eau qui est absorbée en nature, et entre, en cet état, dans la constitution moléculaire du protoplasma, un certain nombre de sels solubles, etc., qui pénètrent dans les cellules à l'état de dissolution dans l'eau et qui entrent sans avoir été modifiés dans la constitution des principes immédiats cellulaires. Ce que nous venons de dire des animaux est également vrai des végétaux,

mais les modifications que doivent subir certaines substances destinées à la nutrition des végétaux verts sont beaucoup plus considérables, tandis qu'il existe une ressemblance très grande entre les phénomènes présentés à cet égard par les animaux et ceux que nous offrent les végétaux dépourvus de chlorophylle.

Nous allons étudier successivement les aliments et leur élaboration dans les végétaux pourvus de chlorophylle et dans les végétaux qui en sont dépourvus.

*Aliments des végétaux pourvus de chlorophylle
et leur élaboration.*

Nous avons dit plus haut que les végétaux pourvus de chlorophylle sont susceptibles de se nourrir à l'aide de matériaux purement inorganiques. Ces matériaux, qu'un grand nombre d'auteurs désignent à tort sous le nom d'aliments, proviennent, les uns de l'atmosphère, les autres du sol. L'atmosphère fournit le carbone sous la forme d'acide carbonique; le sol fournit l'eau dont une minime partie peut également être puisée dans l'atmosphère à l'état de vapeur ou à l'état liquide, et les sels minéraux que l'eau tient en dissolution. Parmi ces sels, les uns sont utilisés par le végétal pour la préparation de ses aliments, tandis que d'autres ne lui sont d'aucune utilité ou même peuvent lui être nuisibles. Il importe donc de distinguer quels sont, parmi les corps que les végétaux puisent, sans choisir et en vertu de leurs propres affinités, dans le sol ou dans l'atmosphère, ceux qui sont réellement utiles ou indispensables et ceux qui sont inutiles ou nuisibles. Tous les tissus étant formés, d'une part de cellulose qui constitue la majeure partie des parois cellulaires, d'autre part de substances ternaires ou quaternaires qui forment le contenu des cellules, il est presque superflu de dire que le carbone, l'oxygène, l'hydrogène et l'azote représentent une première classe de corps simples indispensables, dans laquelle nous pouvons encore faire entrer le soufre qui fait partie constituante de la plupart des matières albuminoïdes, et le phosphore qui, fréquemment aussi est présent dans ces matières. A ce premier groupe, il faut ajouter un certain nombre de corps simples qui se trouvent en quantité plus ou moins considérable dans la plupart des végétaux, et dont la présence paraît nécessaire à l'entretien de la vie; ces corps sont: le potassium, le calcium et le magnésium, qui se présentent dans

les végétaux à l'état de carbonates; le fer, sans lequel la chlorophylle se décolore en entraînant la mort de la plante par inanition; le sodium, qui paraît à peu près indispensable, et le chlore qui est moins nécessaire. Un grand nombre d'autres corps simples, notamment le silicium, l'iode, le brome, le zinc, etc., se trouvent fréquemment dans les végétaux à l'état de combinaisons diverses, sans cependant paraître nécessaires à la vie.

Les seuls corps simples dont la présence dans le milieu nutritif paraisse être indispensable, sont donc : 1° les éléments de la matière combustible : carbone, azote, hydrogène, oxygène et soufre; 2° les éléments des cendres : le potassium, le calcium, le sodium, le fer, le phosphore et peut-être le chlore et le sodium.

Tous ces corps simples ne pénètrent dans les végétaux verts qu'à l'état de combinaisons chimiques qu'il importe de connaître et qui, elles-mêmes, sont destinées à subir, dans les cellules vertes, l'élaboration nécessaire à la formation des aliments véritables de la plante. Le carbone est puisé par les plantes vertes principalement dans l'atmosphère où il existe à l'état d'acide carbonique. Les plantes aquatiques entièrement submergées le puisent dans l'air tenu en dissolution dans l'eau. Quant aux plantes aquatiques à feuilles flottantes, elles le prennent probablement à la fois dans l'air et dans l'eau. Les plantes terrestres peuvent aussi très probablement emprunter une petite partie de leur carbone à l'acide carbonique que l'eau du sol tient en dissolution. Les plantes vertes sont encore susceptibles d'emprunter une partie de leur carbone aux matières organiques toutes formées qui se trouvent dans le sol, et qu'elles sont susceptibles d'absorber. Il n'est pas admissible, en effet, qu'elles ne partagent pas la propriété qu'ont les plantes incolores de se nourrir de matières organiques ternaires et quaternaires. La chlorophylle leur donne une qualité spéciale, celle de fabriquer des matières organiques avec des principes immédiats inorganiques, mais ne les prive nullement de celle que possèdent tous les êtres vivants d'absorber les principes ternaires ou quaternaires [préalablement formés, et de s'en nourrir, soit directement, soit modifiés. Ce que nous dirons plus bas de la nutrition des plantes dépourvues de chlorophylle pourra donc être appliqué, sans aucune crainte, par le lecteur, aux végétaux pourvus de chlorophylle. L'azote destiné à la fabrication des aliments des végétaux verts paraît provenir exclusivement des sels azotés contenus dans le sol. L'azote de l'atmos-

phère paraît ne jouer aucun rôle dans la nutrition. A cet égard, l'analogie la plus remarquable existe entre les végétaux et les animaux. Les uns et les autres absorbent dans l'atmosphère une énorme quantité d'azote à l'état de mélange avec l'oxygène, mais ils rejettent cet azote sans l'avoir utilisé. Quelques expériences tendent tout au plus à faire admettre que, dans certains cas, par exemple sous l'influence de l'inanition, les animaux ou les végétaux peuvent emprunter à l'atmosphère une minime portion de l'azote qui est nécessaire à leur nutrition. Il nous paraît certain que les plantes vertes peuvent normalement emprunter une partie de leur azote aux matières organiques azotées du milieu dans lequel elles vivent, ne différant en rien, en cela, des plantes incolores, mais la majeure partie de leur azote provient des sels minéraux du sol ou de l'eau, et particulièrement des sels ammoniacaux, et surtout des nitrates de potassium, de sodium ou de magnésium. L'hydrogène provient, en partie de l'eau et, en partie, des matières azotées, et particulièrement des sels ammoniacaux. L'oxygène utilisé pour la préparation des aliments provient des combinaisons oxygénées que la plante puise dans le sol. Il ne faut pas confondre cet oxygène avec celui qui sert à la respiration et que la plante puise dans l'atmosphère à l'état de gaz. Le soufre provient des sulfates du sol. Le phosphore est fourni par les phosphates.

Les corps composés dont nous venons de parler constituent les matériaux destinés à produire les aliments des plantes vertes. Une partie de ces corps est décomposée dans les parties vertes de la plante, sous l'influence de la chaleur et de la lumière; leurs éléments, mis en liberté, entrent dans de nouvelles combinaisons qui constituent les véritables aliments de la plante. Une autre partie des mêmes corps composés se comporte différemment; elle se mélange ou se combine directement et sans décomposition préalable avec les principes immédiats organiques du protoplasma. L'eau offre un excellent exemple de ce double mode d'emploi. Elle est indispensable, non seulement parce qu'elle fournit une partie de l'oxygène et de l'hydrogène utilisés par la plante verte dans la fabrication de ses aliments organiques, mais encore parce qu'elle entre directement dans la composition de tous les principes immédiats des cellules, comme *eau de constitution*.

Les corps composés pris dans le sol par les racines des plantes, peuvent se trouver, soit à l'état de dissolution dans l'eau, et dans

ce cas ils sont absorbés avec l'eau qui les dissout, et nous aurons à étudier plus bas dans quelles conditions et de quelle façon se produit leur absorption, ou bien ils peuvent être insolubles dans l'eau et ne sont alors absorbés qu'après avoir subi une modification plus ou moins profonde, et avoir été rendus solubles par l'organe destiné à les absorber. Le fait est bien démontré pour le carbonate de chaux qui, comme on le sait, est insoluble, et qui cependant constitue l'un des matériaux de nutrition les plus importants des plantes vertes ou incolores. Quand on place au-dessous des racines d'une plante une plaque de marbre bien polie, on ne tarde pas à voir les racines entamer le marbre et y creuser des sillons dans lesquels elles se logent. Cette action a été attribuée par certains auteurs à une exhalation par les racines d'acide carbonique gazeux qui transformerait le carbonate de chaux insoluble en bicarbonate soluble. Plus récemment, une autre opinion a été émise ; on admet que les racines exercent un suc acide qui rend soluble non seulement le carbonate de chaux, mais encore un certain nombre d'autres sels plus ou moins insolubles dans l'eau. Nous trouvons là un premier fait de modification, par l'organe absorbant, des substances qu'il est destiné à absorber, modification ayant pour but de rendre les substances absorbables ou d'augmenter leur absorbabilité. C'est donc une sorte de digestion qui se produit. En étudiant l'action des végétaux ou des organes incolores sur les matériaux destinés à leur alimentation, nous aurons à signaler des faits beaucoup plus curieux encore et qui montrent qu'il existe chez les végétaux une digestion véritable, tout à fait semblable à celle qui nous est offerte par les animaux les plus élevés en organisation. Nous allons maintenant étudier les transformations que subissent dans les cellules vertes les matériaux inorganiques destinés à produire les aliments véritables des végétaux pourvus de chlorophylle.

On a donné le nom de *fonction chlorophyllienne* à l'ensemble des actes, bien peu connus malheureusement, qui s'accomplissent dans les cellules vertes et dont le résultat est la fabrication d'aliments organiques, à l'aide des matériaux purement inorganiques dont nous avons parlé plus haut. Le seul phénomène relatif à la fonction chlorophyllienne qui ait pendant fort longtemps attiré l'attention des botanistes est l'absorption d'acide carbonique de l'atmosphère par les plantes vertes exposées à la lumière et le rejet consécutif d'oxygène par les mêmes parties. Les premiers ob-

servateurs se méprirent singulièrement sur la nature de ce phénomène. Ignorants des grandes lois de la biologie, ils le considérèrent comme un acte respiratoire, et établirent entre la respiration des plantes vertes et celle des animaux, un antagonisme au sujet duquel on put se livrer à des considérations métaphysiques sans bornes. Aujourd'hui une semblable erreur, encore constatable dans certains ouvrages classiques, n'est plus pardonnable.

La lumière est la première condition nécessaire pour que la fonction chlorophyllienne puisse s'accomplir, mais la quantité de lumière indispensable varie beaucoup avec les plantes. Tandis que la plupart des grandes plantes vertes de nos jardins jaunissent et cessent de se nourrir, par suite de la suppression de la fonction chlorophyllienne, dès qu'on les place dans une demi-obscurité, il existe de nombreuses Mousses, Algues ou Fougères qui fructifient très régulièrement et restent d'un beau vert dans des endroits où elles ne peuvent recevoir qu'une quantité de lumière très minime.

D'après d'anciennes expériences, on admettait généralement que la lumière artificielle était insuffisante pour permettre à la fonction chlorophyllienne de s'exercer, mais des observations faites récemment à l'aide de la lumière électrique sont venues infirmer cette manière de voir. (*Revue intern. des sc. biol.*, 1881.)

D'après les recherches faites par divers botanistes, et notamment par M. Sachs, les rayons les plus réfringents, c'est-à-dire les rayons chimiques, bleu, indigo, violet, sont les moins favorables à l'accomplissement de la fonction chlorophyllienne et les rayons éclairants jouissent seuls de la propriété de permettre aux plantes de décomposer l'acide carbonique; les rayons jaunes seraient les plus puissants.

Une certaine température est également nécessaire pour que la fonction chlorophyllienne puisse s'exercer, et cette température varie avec les diverses plantes.

La décomposition de l'acide carbonique, CO_2 , de l'atmosphère par les parties des plantes et le dégagement consécutif d'un atome d'oxygène O, n'est que la manifestation palpable d'actes, sans doute très complexes, qui s'accomplissent dans la profondeur du corpuscule chlorophyllien. On est généralement d'accord pour admettre que dans le corpuscule chlorophyllien le carbone provenant de la décomposition de l'acide carbonique de l'atmosphère se combine aux éléments de l'eau puisée dans le sol et à d'autres

éléments minéraux de même origine pour produire des corps plus complexes ; mais ni la nature des phénomènes chimiques qui se produisent, ni celle des corps auxquels ils donnent naissance n'ont pu encore être découvertes par les chimistes, et nous ne pouvons exposer sur ce sujet que les hypothèses plus ou moins plausibles qui ont actuellement cours. En ce qui concerne la nature des phénomènes chimiques qui se produisent dans les cellules vertes, on a presque universellement admis, jusqu'à ces derniers temps, que la substance agissante dans la décomposition de l'acide carbonique était le pigment chlorophyllien, soit seul, soit avec l'aide du protoplasma qui lui sert de substratum. On n'allait du reste pas beaucoup plus loin généralement dans l'explication des phénomènes. M. A. Gautier a cependant essayé de donner une explication qu'il me paraît utile de mettre sous les yeux du lecteur. D'après ce chimiste, le pigment chlorophyllien passerait tour à tour, en gagnant et en perdant de l'hydrogène, par les états de *chlorophylle blanche* et de *chlorophylle verte*, la première plus riche et la seconde moins riche en hydrogène. Après avoir rappelé que l'évaporation aqueuse des plantes suit la même marche que la décomposition de l'acide carbonique, et que la lumière jaune qui produit le dégagement d'oxygène le plus actif, donne aussi, par des températures égales, la plus grande exhalation d'eau, il ajoute : « L'extinction des rayons jaunes par la plante met donc à sa disposition une certaine quantité de force vive, qui se transforme partiellement en chaleur latente de vaporisation, en même temps qu'elle permet à la chlorophylle de décomposer l'eau qui imprègne son protoplasma, et qu'elle tend à activer les actions chimiques dont la chlorophylle ainsi hydrogénée va devenir l'agent. Or, le végétal trouve à sa portée de l'acide carbonique à l'état d'hydrate CO^2H^2 , et agit sur lui comme un puissant réducteur, en donnant probablement d'abord de l'acide formique. A son tour, l'acide formique provenant de l'acide carbonique hydraté peut être réduit par la chlorophylle hydrogénée ou chlorophylle blanche, de façon à donner de la chlorophylle déshydrogénée ou chlorophylle verte et de l'aldéhyde méthylique COH^2 . » M. Gautier fait ensuite remarquer qu'il y aurait hypothèse gratuite à admettre que la chlorophylle hydrogénée ne réduit, sous l'influence des rayons solaires, que l'hydrate normal d'acide carbonique $\text{CO}^2 + \text{H}^2\text{O}$, et qu'on doit « pour ne point faire d'hypothèse sur la décomposition de l'eau et de l'acide carbonique dans les feuilles,

admettre que la chlorophylle peut réduire par son hydrogène les associations d'eau et d'acide carbonique diverses que met à sa portée la vie de la plante. » Il montre ainsi que « tous les corps organiques ternaires peuvent se former par ce simple mécanisme de la désoxydation par le grain de chlorophylle, plus ou moins profonde, suivant l'influence des rayons lumineux, des diverses associations d'eau et d'acide carbonique que le protoplasma laisse pénétrer jusqu'à l'organe de réduction. »

On voit que, pour M. Gautier, le pigment chlorophyllien exerce une action prépondérante dans la fonction chlorophyllienne.

M. Pringsheim a émis récemment une opinion absolument différente.

« En exposant au microscope, écrit-il (*Ac. se. Paris*, 26 janvier 1880), le tissu végétal à la lumière concentrée au moyen d'une lentille d'assez grande dimension, j'ai pu, par cette nouvelle méthode d'expérimentation, modifiée, d'ailleurs, d'après certaines conditions physiques, suivre, par l'observation directe, les effets de la lumière sur la chlorophylle et le contenu protoplasmique de la cellule vivante. Et, d'abord, je ferai remarquer que j'ai pu démontrer l'existence d'une substance oléagineuse cristallisable, inconnue jusqu'à présent, qui se rencontre dans les grains de chlorophylle des plantes vertes. Cette substance incolore, que j'appellerai hypochlorine, est un dissolvant énergique de la chlorophylle, avec laquelle pourtant elle peut être confondue facilement, lorsque, par leurs dissolvants communs, on l'extrait des grains de chlorophylle qui la contiennent. De l'ensemble des notions que j'ai acquises sur l'hypochlorine, sur ses caractères chimiques et son existence générale dans les plantes vertes qui se développent sous l'influence libre de la lumière, il résulte d'une manière certaine que ce corps, riche en carbone, qui, d'ailleurs, n'a pu encore être obtenu à l'état pur, a une relation directe avec l'assimilation du carbone par les parties vertes des plantes. Et si l'on considère de plus les conditions dans lesquelles, d'après mes recherches réitérées, l'hypochlorine se forme dans les plantes étiolées pendant la germination, *il est difficile de ne pas admettre qu'elle est le produit immédiat de l'acide carbonique*. En effet, de tous les corps carbonés, dont la production dans la plante a été attribuée plus ou moins directement à la décomposition de l'acide carbonique, l'hypochlorine est le seul que les Phanérogames, en germant, ne peuvent pas former sans l'aide de la lumière.

« Quant à la chlorophylle elle-même, il résulte de mes recherches que *ce pigment n'est pas décomposé dans l'acte de l'assimilation du carbone*. La chlorophylle, donc, ne peut pas être considérée chimiquement comme substance mère des corps carbonés des plantes. Dans la cellule vivante, insolée au moyen de la méthode indiquée plus haut, elle se décompose, en effet, sous les yeux de l'observateur ; mais sa décomposition est indépendante de l'absorption et de la présence même de l'acide carbonique. Elle s'effectue évidemment par l'absorption de l'oxygène dans l'acte de la respiration végétale proprement dite : ce mot pris dans le sens que M. Garreau lui a donné. Or, on sait que la respiration ou l'inspiration d'oxygène atmosphérique a lieu, chez les végétaux comme chez les animaux, sans discontinuer, c'est-à-dire en plein jour comme dans l'obscurité. De plus, nos expériences microphoto-chimiques viennent prouver que, dans la cellule vivante verte, l'absorption de l'oxygène augmente avec l'intensité de la lumière, et surtout avec l'intensité du spectre solaire. Mais la respiration, augmentant de plus en plus en pleine lumière, finit, ce qu'on voit nettement au microscope, par devenir nuisible à la plante, en brûlant les corps combustibles du contenu de la cellule, et en détruisant, en première ligne, l'hypochlorine qui sert d'aliment à la respiration.

« La lumière intense dont la plante ne peut se passer, et qui est si indispensable pour l'accumulation du carbone, lui devient pernicieuse, par conséquent, du moment où, l'intensité de la lumière dépassant certaines limites, l'énergie de l'oxydation devient plus grande que l'énergie de l'assimilation. C'est la chlorophylle qui, par ses absorptions lumineuses, contre-balance ces deux fonctions opposées l'une à l'autre dans leurs effets physiologiques. En absorbant de préférence les rayons chimiques de la lumière, le pigment chlorophyllien en diminue l'effet respiratoire, et *c'est grâce à cet écran protecteur dont jouit la plante que, même en plein soleil, l'assimilation du carbone surpasse l'oxydation des corps carbonés des plantes*.

« Ainsi, contrairement à ce qu'on croyait jusqu'à présent, la chlorophylle n'a pas de relation directe avec la décomposition de l'acide carbonique, mais joue plutôt un rôle régulateur dans l'acte respiratoire des végétaux. On doit donc reconnaître que l'existence de la végétation et l'accumulation des corps carbonés dans les plantes s'expliquent suffisamment par le simple rôle régulateur

de la chlorophylle sans qu'on ait besoin d'admettre que le pigment vert entre chimiquement dans l'acte de la décomposition de l'acide carbonique; ce qui, d'ailleurs, est contraire à l'expérience.

« Pour se faire une idée juste de ce rôle protecteur de la chlorophylle, il faut tenir compte de ses relations intimes avec l'hypochlorine, et de la localisation commune de ces deux substances dans les grains de chlorophylle. Ordinairement on admet que ceux-ci sont des corps solides, homogènes et colorés par le pigment. Certains phytotomes professent aussi l'opinion que ce sont de vraies vésicules munies d'une membrane propre. Mais, lorsque dans les conditions indiquées dans mon mémoire, on les examine attentivement au microscope, on arrive à constater que ce sont, en effet, des corps visiblement poreux, dont la substance solide, semblable à peu près à une petite éponge, est imprégnée entièrement d'une huile spéciale dans laquelle le pigment vert est dissous, et qui, généralement, renferme la substance cristallisable que j'ai nommée hypochlorine. Protégée de la sorte par le pigment foncé, l'hypochlorine, qui semble être la substance mère des hydrates de carbone, est à l'abri d'une combustion rapide, qui, en plein soleil, la détruirait bientôt par l'absorption d'oxygène croissant dans les parties vertes avec l'intensité de la lumière. On peut se convaincre de ce fait par l'observation directe, en exposant des cellules vertes à l'insolation, à différents degrés d'intensité de lumière. Dans les cellules insolées, sans interruption, pendant toute une longue journée d'été, on trouve, si les rayons du soleil qui frappent la cellule ne sont pas concentrés, l'hypochlorine entièrement intacte dans les grains de chlorophylle, qui eux-mêmes ne se décolorent pas non plus pendant cette insolation non interrompue. Toutefois, il faut éviter que la température atteigne un degré nuisible. Évidemment, dans ces circonstances, l'absorption chlorophyllienne suffit pour garantir l'existence de l'hypochlorine même en plein soleil. Mais, lorsqu'on expose des cellules vertes à l'influence de la lumière solaire concentrée d'après la méthode indiquée plus haut, l'hypochlorine est détruite presque à l'instant, avant même que la chlorophylle soit attaquée par la lumière intense. Bien entendu, du reste, que l'expérience se fait en présence de l'oxygène. Dans les milieux dépourvus d'oxygène, la lumière solaire, même concentrée, n'a pas d'effet ni sur la chlorophylle, ni sur l'hypochlorine.

« On mettra peut-être en doute que ce rôle régulateur de la respiration que la chlorophylle joue, d'après mes vues, soit le seul qu'elle remplisse dans l'acte vital de la végétation. Il va sans dire qu'on pourrait déduire théoriquement de l'absorption lumineuse du pigment une augmentation de température utile à la plante. D'un autre côté, les notices peu précises, à la vérité, que nous possédons à l'égard de l'influence des matières colorantes sur l'action chimique de la lumière, pourraient amener à admettre un effet direct de la chlorophylle sur l'assimilation du carbone, effet que les absorptions lumineuses de cette substance produiraient en augmentant l'activité chimique des rayons auxquels on attribue la décomposition de l'acide carbonique. Toutefois la fonction protectrice de la chlorophylle est la seule qui soit démontrée directement. »

En résumé, d'après M. Pringsheim, la chlorophylle n'exercerait aucune action sur la décomposition de l'acide carbonique. Il est cependant incontestable que cette décomposition n'a lieu que dans les organes pourvus de chlorophylle, mais on peut supposer, avec M. Ray Lankester, que c'est le protoplasma des cellules ou des corpuscules chlorophylliens, et non le pigment vert, qui est l'agent de la fonction chlorophyllienne. « Si, dit-il, la chlorophylle (le pigment) était l'agent actif de la décomposition de CO_2 sous l'influence de la lumière solaire, nous devrions nous attendre à ce que les rayons absorbés par la chlorophylle fussent les plus efficaces pour opérer cette décomposition. Tel n'est pas le cas, ainsi que l'ont montré Sachs et d'autres auteurs. La lumière, qui a traversé une solution de chlorophylle, est encore susceptible de déterminer dans la cellule végétale, peu importe la partie de la cellule qui soit en jeu, la décomposition de CO_2 et le dégagement de O. Il est vrai que l'activité de cette lumière est diminuée, mais cela s'explique par ce fait que les rayons de tout le spectre visible sont, les uns plus, les autres moins capables de produire la décomposition, et que la somme de lumière transmise est beaucoup diminuée. Le développement maximum d'oxygène par les plantes vertes ne s'opère pas dans les rayons rouges dont la chlorophylle absorbe la plus grande partie, dans les rayons indigos ni dans les violets qu'elle absorbe aussi largement, mais dans les rayons jaunes, les oranges et les verts, qu'elle laisse passer entièrement, sauf trois bandes d'absorption très étroites et très faibles.

« On sait que l'action de la lumière, sur les transformations

chimiques du protoplasma, est très importante (et nous ne connaissons aucune transformation produite dans le protoplasma qui puisse ne pas être considérée comme chimique). En supposant que la chlorophylle ne se rattache pas directement à l'action qu'exerce la lumière pour provoquer la décomposition de l'acide carbonique sur la substance vivante des plantes vertes, il y a cependant d'autres activités du protoplasma de la cellule végétale auxquelles la chlorophylle peut-être rattachée. Engelmann a démontré dernièrement que les rayons lumineux (indépendamment des rayons chauds obscurs) causent une contraction soudaine des organismes protoplasmiques privés de chlorophylle ou d'autre matière colorante, tandis que l'expansion de l'*Athalamium* à la surface du tan dans l'obscurité, et sa contraction sous le tan à la lumière solaire, sont un phénomène bien connu et susceptible de démonstration expérimentale. L'action des rayons solaires autres que ceux doués à un haut degré de la propriété d'exciter des vibrations thermiques dans les tissus vivants des animaux et des plantes, paraît plus générale qu'on ne l'admet ordinairement. Elle semble due à une influence directe sur le protoplasma des cellules vivantes. Par conséquent, en supposant que l'agent actif de la décomposition de l'acide carbonique dans les plantes vertes soit le protoplasma lui-même, on ne devrait pas être surpris que cette activité puisse être excitée par la même portion de spectre qui excite la rétine humaine. Il ne serait pas non plus étonnant que d'autres activités chimiques spécifiques fussent déterminées dans le protoplasma par les rayons lumineux, et il se peut que la chlorophylle trouve son rôle dans ces activités plutôt que dans la décomposition de l'acide carbonique. L'hypothèse du professeur Pringsheim explique de la façon la plus ingénieuse la concomitance de la chlorophylle et de la décomposition de CO_2 avec la passivité de la chlorophylle quand elle est isolée.

« Il est probable *à priori* qu'une activité aussi spéciale que cette décomposition de l'acide carbonique et la synthèse des principes amidonnés est due au protoplasma lui-même et non à un corps qui, comme la chlorophylle, paraît être d'une nature chimique relativement simple. Dans le monde organique, en effet — aussi loin que s'étend notre science, et l'on peut admettre qu'elle ne s'étend pas bien loin — les phénomènes chimiques complexes de la nutrition et de la sécrétion s'accomplissent directement sous l'influence de la substance vivante des cellules. Nous connaissons

des produits amorphes, analogues à la chlorophylle, qui servent d'intermédiaire entre le protoplasma des glandes des animaux et les substances que ces glandes exercent, par exemple les principes constituants de la bile et l'acide chlorhydrique ou sulfurique d'autres glandes. Mais les exemples d'élaboration et de synthèse que présentent quelques-uns des organismes les plus inférieurs sont encore plus importants. Sans chlorophylle, ni, autant que nous pouvons en juger, sans aucun intermédiaire analogue, le protoplasma des Bactéries agit sur l'acétate d'ammonium de façon à combiner le carbone, l'azote, l'hydrogène et l'oxygène en un composé albuminoïde analogue au sien. Cette action paraît appartenir en propre au protoplasma, car, même si nous attribuons, dans les plantes vertes, au pigment chlorophyllien une partie du travail de synthèse qui s'effectue dans ces plantes, nous sommes obligés d'avoir recours au protoplasma pour terminer l'opération et accomplir la tâche réellement difficile de combiner les hydrates de carbone et l'ammoniaque. En excluant tout à fait la chlorophylle de l'opération nous n'ajoutons rien aux transformations capricieuses du protoplasma. Ici il peut enlever le carbone à l'acide carbonique et l'azote à l'ammoniaque ; là il ne peut agir que sur un acétate ; ailleurs, il faut qu'il ait à sa disposition un tartrate, et dans un quatrième cas il périt si on ne lui donne pas de l'albumine. Si le pigment vert est réellement quelque chose de plus qu'un écran destiné à abriter le protoplasma, il est nécessaire que ses propriétés soient établies à l'aide de démonstrations directes ; mais les faits actuellement connus prouvent que jusqu'à ce jour on a attribué à la chlorophylle une situation plus élevée qu'elle ne le mérite. M. Vines pense que si la manière de voir de Pringsheim est juste, il serait possible, à l'aide d'un écran chlorophyllien artificiel, d'amener le protoplasma des champignons et même celui de certains animaux, à décomposer l'acide carbonique. Cela me paraît peu probable, vu les activités caractéristiques, chimiques, bien définies, qui appartiennent au protoplasma des différents organismes ; mais l'expérience pourrait être tentée avec des plantes vertes étiolées et un écran chlorophyllien artificiel, et elle serait décisive. »

D'après tout ce qui précède, on voit que la science est loin d'être fixée sur le rôle de la chlorophylle dans l'acte indéniable par lequel les plantes vertes fabriquent, sous l'influence de la lumière, dans leurs parties vertes, les aliments organiques qui leur

sont nécessaires, à l'aide de matériaux inorganiques puisés dans le sol ou dans l'atmosphère.

Nous ne sommes pas beaucoup plus avancés relativement à la façon dont se produit la transformation des matériaux inorganiques en substances organiques. Sur cette seconde question, nous ne pouvons, comme sur la première, qu'émettre des hypothèses. Nous avons vu que, d'après M. Gautier, la fonction chlorophyllienne consisterait en production de corps ternaires. C'est aussi la manière de voir de M. Sachs, et c'est l'opinion qui est consignée dans tous les ouvrages.

Cette théorie est appuyée sur un certain nombre de faits, bien constatés il est vrai, mais qui peut-être ne conduisent pas précisément aux conclusions qu'on prétend en tirer. Le premier de ces faits, signalé d'abord par Hugo Mohl, puis bien des fois confirmé, est la présence à peu près constante de grains d'amidon dans les corpuscules chlorophylliens exposés à la lumière. Un second fait constaté par M. Sachs est la disparition de cet amidon lorsque la plante a été placée pendant quelque temps dans l'obscurité, sa réapparition dans les mêmes corpuscules chlorophylliens lorsqu'on expose de nouveau la plante à la lumière, et enfin sa non-formation dans les plantes qu'on fait germer dans l'obscurité. Ces dernières, après avoir consommé tout l'amidon contenu dans les tissus des diverses parties de la graine, cessent d'en fabriquer tant qu'on les maintient dans l'obscurité, où nous savons qu'elles ne tardent pas à succomber d'inanition.

D'après M. Sachs, tout l'amidon qu'on trouve dans les divers tissus des végétaux, y compris celui qui s'accumule dans certains organes de réserve, comme les tubercules des Pommes de terre, serait fabriqué par le même procédé, dans les corpuscules chlorophylliens, sous l'influence de la lumière. Pendant la nuit ou lorsque la plante est placée dans l'obscurité, l'amidon des corpuscules chlorophylliens serait dissous et transporté dans les diverses parties du végétal, soit pour y être consommé, soit pour y être mis en réserve. M. J. Sachs appuie cette manière de voir sur le fait que « pendant toute la période de végétation, certaines couches de parenchyme dans les nervures, dans le pétiole, dans la tige, et jusque dans les bourgeons, contiennent constamment de l'amidon ; c'est évidemment la voie par laquelle ce produit de l'assimilation est amené jusqu'au point où il est employé à la croissance. »

L'amidon produit dans les corpuscules chlorophylliens étant d'ailleurs dissous et entraîné dans d'autres parties du végétal d'une façon incessante, il sera nécessaire, pour que le grain d'amidon devienne visible dans le corpuscule chlorophyllien, que sa production soit plus rapide que la dissolution simultanée et la dispersion auxquelles il est soumis ; en d'autres termes, il faudra que le gain de la granulation d'amidon soit plus fort que la perte. C'est ce qui a lieu pour le plus grand nombre des plantes lorsque la lumière est suffisamment intense. Si, au contraire, la lumière est faible, le gain diminuant tandis que la perte continue à être la même, les deux actes pourront s'équilibrer et le corpuscule chlorophyllien n'offrira pas de grains visibles d'amidon.

Quant aux corpuscules chlorophylliens qui, au lieu d'amidon, contiennent des granulations de matières grasses, M. Sachs pense que la chlorophylle a produit d'abord de l'amidon, qui aussitôt formé, s'est transformé en graisse. Il existe aussi certaines plantes, particulièrement des Algues, dont les corpuscules chlorophylliens n'offrent jamais d'amidon, quelles que soient les conditions dans lesquelles la plante soit placée. M. Sachs pense que, dans ces cas, la chlorophylle, au lieu de fabriquer de l'amidon, produit directement de la glucose, qui, grâce à sa solubilité, se disperse à mesure qu'elle se forme dans le protoplasma des corpuscules chlorophylliens et les liquides qui remplissent la cavité cellulaire de façon à échapper à l'observation directe.

En résumé, d'après M. F. Sachs, dont la manière de voir est généralement admise aujourd'hui, les corpuscules chlorophylliens fabriqueraient toujours uniquement des hydrates de carbone. Quant aux phénomènes chimiques qui se produiraient alors dans la granulation chlorophyllienne, l'auteur avoue ne pas les connaître suffisamment.

A l'appui de l'opinion que nous venons d'exposer, on pourrait invoquer aussi l'expérience de M. Schützenberger, dans laquelle il a pu produire « un véritable hydrate de carbone défini, à l'aide de matières minérales et par un procédé analogue à celui qu'emploient les végétaux, puisqu'il consiste essentiellement dans la mise en liberté du carbone en présence de l'eau. »

Nous pensons cependant que les phénomènes chimiques accomplis dans le corpuscule chlorophyllien ne se bornent pas à la fabrication de principes immédiats de cet ordre ; nous croyons que les recherches des chimistes doivent être guidées par un esprit diffé-

rent, et nous répéterons ici ce que nous avons déjà écrit, il y a plusieurs années, dans notre article ALIMENTS DES PLANTES, du *Dictionnaire de botanique*, de M. H. Baillon : « Il est probable qu'une partie des hydrates de carbone produits dans les corpuscules chlorophylliens est transformée, dans les points même de sa production, et par des procédés purement chimiques, en matières albuminoïdes solubles, qui représentent le véritable aliment plastique du végétal. »

Nous admettons même très volontiers que l'amidon ou la graisse contenus dans les corpuscules chlorophylliens ne sont produits ni directement ni indirectement par la combinaison du carbone et de l'eau, mais résultent de la désassimilation du protoplasma qui forme le substratum des corpuscules chlorophylliens. Quant au carbone provenant de l'acide carbonique de l'atmosphère, nous supposons qu'il est combiné, dans les corpuscules chlorophylliens et sous l'influence de la lumière, non seulement à l'eau, mais encore à l'azote des azotates fournis par le sol, de façon à produire, soit directement, soit indirectement, mais avec assez de rapidité pour que nous ne puissions pas saisir les termes intermédiaires, des matières quaternaires solubles, qui sont utilisées en partie pour l'alimentation du protoplasma, sans cesse en voie de désassimilation simultanée, des corpuscules chlorophylliens, et sont en partie entraînées par la circulation et transportées dans toutes les parties du végétal, où elles servent à l'accroissement du protoplasma des cellules.

D'après cette manière de voir, qu'aucun fait actuellement connu ne nous paraît contredire, et à l'appui de laquelle nous pouvons invoquer un grand nombre d'observations jusqu'ici interprétées d'une manière différente, la synthèse qui s'accomplit dans les corpuscules chlorophylliens irait beaucoup plus loin qu'on ne l'admet aujourd'hui, puisqu'elle ne s'arrêterait qu'aux matières azotées et albuminoïdes solubles qui constituent l'aliment par excellence de toute matière vivante.

La première objection qu'on peut nous adresser est que, dans les parties vertes exposées au soleil, on voit l'amidon ou la matière grasse se former rapidement dans les corpuscules chlorophylliens, d'où l'on conclut naturellement que cet amidon a été produit synthétiquement par le corpuscule chlorophyllien, à l'aide du carbone de l'acide atmosphérique avec l'hydrogène et l'oxygène de l'eau fournie par le sol. Mais il nous semble que le fait

inecontestable de la formation d'amidon dans le corpuseule chlorophyllien exposé à la lumière peut être interprété différemment. Rien ne nous empêche, en effet, d'admettre que cet amidon est non pas un produit de synthèse, mais, au contraire, un produit d'analyse, résultant de l'oxydation et du dédoublement des principes azotés qui constituent le substratum des corpuscules chlorophylliens. Ne savons-nous pas, en effet, que les matières azotées du protoplasma des cellules animales fournissent, par une série de dédoublements, des matières ternaires diverses? N'est-il pas démontré qu'un animal, exclusivement nourri avec des aliments azotés, continue indéfiniment à fabriquer de la matière glycogène? Ne savons-nous pas que les matières azotées des muscles donnent indirectement, par oxydation, naissance au sucre des muscles ou inosite? etc. Rien donc ne nous empêche, en principe, d'admettre que l'amidon contenu dans les corpuscules chlorophylliens est un produit de désassimilation des substances azotées du corpuscule chlorophyllien, comme l'amidon animal ou matière glycogène peut être un produit de désassimilation des substances azotées de la cellule hépatique.

Les faits les mieux observés peuvent eux-mêmes être invoqués en faveur de notre opinion. On sait, en effet, que le protoplasma des corpuseules chlorophylliens diminue de quantité à mesure que les grains d'amidon augmentent, dans l'intérieur du corpuscule, en nombre et en volume, et M. Sachs a même cité des cas dans lesquels l'amidon finit par représenter seul le corpuseule chlorophyllien, dont le protoplasma et la matière verte ont disparu. On sait aussi que le pigment chlorophyllien s'altère et diminue de quantité, tandis que s'accomplit la fonction chlorophyllienne, et qu'il ne persiste qu'à la condition d'être sans cesse régénéré. Ce pigment, qui est une matière azotée non albuminoïde, ne pourrait-il pas être considéré comme un intermédiaire entre les matières albuminoïdes du corpuscule chlorophyllien et les matières ternaires qui se forment dans la profondeur de ce dernier? Ne pourrait-il pas être l'un des produits de la désassimilation du protoplasma, destiné, en se dédoublant, à donner lui-même naissance à des produits plus inférieurs et plus simples, en même temps qu'une partie de ses principes constituants serait utilisée, sous l'influence de la lumière, pour produire des matières azotées nutritives?

On admet universellement que les végétaux, tant verts qu'in-

colores, sont susceptibles de fabriquer des matières quaternaires albuminoïdes, en combinant des corps ternaires avec des azotates minéraux, et l'on pense que l'amidon, premier produit de synthèse du corpuscule chlorophyllien, est ensuite employé à la fabrication des matières azotées du protoplasma, à l'aide d'une deuxième synthèse plus élevée que la première, à l'accomplissement de laquelle le corpuscule chlorophyllien n'est plus nécessaire. Il paraît, en effet, démontré par les expériences de M. Pasteur et par celles de M. Raulin, que les végétaux incolores sont susceptibles de se nourrir à l'aide de matières ternaires et d'azotates, ce qui fait supposer qu'ils unissent ces principes pour en former les matières albuminoïdes de leur protoplasma; et les chimistes ont pu se fabriquer artificiellement avec l'aide de la chaleur, des matières azotées, par un procédé analogue.

Les faits invoqués actuellement par les botanistes à l'appui de l'hypothèse que l'amidon de réserve des végétaux est employé par les jeunes organes à la fabrication des matières albuminoïdes, ne pourrions-nous pas aussi bien les revendiquer en faveur de notre opinion, que le corpuscule chlorophyllien fabrique directement, ou du moins par l'intermédiaire de termes qui nous sont inconnus à cause de leur rapide succession, des matières azotées solubles qui, plus tard, en se désassimilant, donneraient naissance à leur tour à des principes de moins en moins riches en azote et de plus en plus riches en oxygène, ainsi que cela se passe dans les animaux?

La chaleur est, nous venons de le voir, nécessaire à la production des matières azotées à l'aide des matières ternaires et des azotates ou de l'ammoniaque; or, la fonction chlorophyllienne exige pour s'accomplir non seulement de la lumière, mais encore une chaleur suffisamment intense, plus intense même que celle qui est nécessaire à la formation des cellules nouvelles. On sait que c'est pendant la nuit, c'est-à-dire à l'abri de la lumière et par une température relativement faible, que les cellules se multiplient dans la plupart des végétaux, et l'on sait aussi qu'à ce moment les grains d'amidon contenus dans les organes verts disparaissent, ce qui a conduit à penser qu'ils sont utilisés dans la production des nouveaux tissus. Si l'on admet que, dans ces conditions, relativement défavorables de température, les cellules végétales peuvent fabriquer des matières albuminoïdes, à l'aide des hydrates de carbone préalablement formés et des azotates contenus dans

la plante, pourquoi n'admettrait-on pas que le même phénomène se produit dans les corpuscules chlorophylliens exposés à la lumière et à la chaleur du soleil? En second lieu, si la formation de matières azotées albuminoïdes peut être effectuée à l'aide de principes fixes, comme l'amidon et la graisse, ne pourra-t-elle pas être produite, plus facilement, dans les corpuscules chlorophylliens, à l'aide de principes naissants, à existence assez passagère pour que nous ne puissions pas la constater? Liebig, dont l'autorité ne peut être contestée, semble avoir bien saisi ces faits : « Les opérations chimiques, dont la plante est le théâtre, ne produisent, dit-il (*Ann. der Chem. und Pharm.*, 1864, CXXI, 177), aux dépens des matériaux inorganiques (acide carbonique, eau, ammoniaque, acide phosphorique, acide sulfurique, alcalis, terres alcalines, etc.), qu'une seule combinaison azotée et sulfurée du groupe de l'albumine, et une seule combinaison non azotée du groupe des hydrates de carbone. »

M. Sachs lui-même, tout en admettant que l'amidon est toujours un produit de synthèse des corpuscules chlorophylliens, et que toutes les matières albuminoïdes de la plante se forment par combinaison de cet amidon avec l'azote des azotates fournis par le sol, admet que « le *protoplasma des jeunes cellules* n'a pas la propriété de produire lui-même des substances protéiques par assimilation, aux dépens de combinaisons organiques. » « Cela, ajoute-t-il, ne pourrait, en effet, pas se faire sans élimination d'oxygène », et l'on sait que les jeunes cellules encore incolores des tissus en voie de formation n'éliminent pas d'oxygène. M. Sachs admet, au contraire que « le *protoplasma des jeunes cellules* tire son albumine toute faite des tissus plus âgés. » Mais s'il est vrai que, dans les plantes vertes, les jeunes cellules, c'est-à-dire les éléments doués de la vitalité la plus considérable, sont incapables de faire la synthèse des substances albuminoïdes, s'il est vrai qu'elles empruntent ces principes aux organes de réserve, où donc s'effectue la synthèse des matières albuminoïdes? Est-ce dans les organes de réserve? Mais, d'une part, ces organes ont une vitalité bien moindre que les tissus jeunes; et, d'autre part, ils ont bien moins que les organes verts, à leur disposition, la chaleur que nécessite cette synthèse. Il y a donc des probabilités pour que ce soit dans les organes verts que s'effectue la synthèse des matières albuminoïdes, puisque c'est là qu'elle trouve les conditions les plus favorables à sa production.

Si c'est là qu'elle se produit, et M. Sachs lui-même n'est pas très éloigné de le croire lorsqu'il écrit, en parlant des matières albuminoïdes : « Quant à leur origine, nous ne pouvons pas dire *positivement* si elles sont produites dans les feuilles, et simplement charriées depuis là jusqu'au point de végétation », si, dis-je, c'est dans les parties vertes que se fait cette synthèse, par quel procédé peut-elle s'effectuer ? Est-ce, comme l'admettent tous les botanistes avec M. Sachs, par combinaison des hydrates de carbone fixes, tels que l'amidon et le sucre, produits synthétiquement par les corpuscules chlorophylliens, avec l'azote des azotates du sol ? Nous nous garderions bien de le nier ; mais M. Sachs lui-même rend ce procédé de synthèse impossible, en affirmant que l'amidon formé dans les corpuscules chlorophylliens est dissous pendant la nuit et transporté dans les diverses parties de la plante, et notamment dans les organes de réserve. Or, nous venons de voir qu'il est peu probable que ce soit dans les organes de réserve que se fasse la synthèse des matières albuminoïdes. Si donc on admet que ce n'est pas dans les feuilles que l'amidon des corpuscules chlorophylliens est employé sur place à la synthèse des matières albuminoïdes, ces matières ne pouvant se former que dans les organes verts, nous sommes forcément conduits à admettre qu'elles se forment par le procédé dont nous avons parlé, c'est-à-dire directement, ou du moins à l'aide d'une série de termes intermédiaires si fugaces qu'ils sont insaisissables.

Enfin, si l'on objecte à l'opinion que nous venons d'émettre qu'elle est purement hypothétique, il nous sera facile de répondre que l'opinion opposée n'est également qu'une hypothèse sur laquelle la nôtre a cet avantage de simplifier les phénomènes, en établissant une analogie de plus entre les animaux et les végétaux. Nous savons, en effet, que les animaux dépourvus de chlorophylle n'ont pas la propriété de fabriquer des matières albuminoïdes ; nous savons aussi que les végétaux incolores ne peuvent pas non plus fabriquer ces matières à l'aide de matériaux inorganiques, et que, s'ils en font la synthèse à l'aide de matières ternaires et d'azotates, ce n'est que dans des conditions spéciales et défavorables à leur alimentation. Nous savons, au contraire, qu'animaux et végétaux incolores fabriquent des quantités considérables de matières ternaires, par désassimilation de leurs matières azotées.

Nous sommes ainsi conduits à voir, dans la fonction chlorophyllienne, l'instrument véritable de la synthèse des matières al-

buminoïdes, et nous sommes amenés à considérer tous les hydrates de carbone contenus dans le végétal, non pas comme des produits de la synthèse chlorophyllienne, ainsi qu'on l'admet aujourd'hui, mais, au contraire, comme des produits de désassimilation des principes quaternaires du végétal. Leur production serait analogue à celle de la graisse et de la matière glycogène des animaux, qui, comme on le sait, peuvent se produire avec une alimentation complètement privée de matières ternaires et, par conséquent, résultent d'une désassimilation des principes quaternaires des éléments anatomiques dans lesquels elles se forment.

Elaboration des aliments par les végétaux et les cellules végétales incolores. Digestion.

Tandis que les végétaux pourvus de chlorophylle se nourrissent surtout à l'aide d'aliments qu'ils fabriquent eux-mêmes dans leurs parties vertes, à l'aide de matériaux purement inorganiques puisés dans l'atmosphère ou le sol, les végétaux dépourvus de pigment chlorophyllien ne se nourrissent guère qu'à l'aide de matériaux organiques fournis par le milieu dans lequel ils vivent ; mais la plupart de ces matériaux ne peuvent être absorbés et assimilés par le protoplasma qu'après avoir subi une élaboration analogue à celle que subissent les aliments des animaux dans le tube digestif.

On ne peut cependant pas affirmer d'une façon absolue que les végétaux incolores soient incapables de fabriquer des matières organiques. Un certain nombre d'expériences montrent, au contraire, que leur protoplasma jouit de la propriété d'opérer des synthèses, sinon semblables, du moins fort analogues à celles qui s'effectuent dans les cellules chlorophyllées des végétaux verts.

M. Pasteur a pu faire vivre et croître des cellules de *Mycoderma aceti* (petit champignon du groupe des Schizomycètes) dans un liquide formé d'eau pure additionnée d'alcool ou d'acide acétique pur, d'un sel cristallisable pur, d'ammoniaque, d'acide phosphorique, de potasse, de magnésie et d'oxygène gazeux, tous corps empruntés au règne minéral, sauf l'alcool, qui, cependant, peut être fabriqué de toutes pièces au moyen d'éléments minéraux. Dans ce liquide, le *Mycoderma aceti* non seulement vit, mais encore se multiplie avec une grande rapidité, et, par conséquent, fabrique

les matières albuminoïdes nécessaires à la constitution de son protoplasma. M. Pasteur a pu cultiver d'autres Schizomycètes dans un liquide ne contenant que de l'acide lactique, un sel pur cristallisable, de l'acide phosphorique, de l'ammoniaque, de la potasse et de la magnésie. « On pourrait dire, par conséquent, fait remarquer Claude Bernard, que le protoplasma incolore a accompli des synthèses très élevées. Cependant, entre ces synthèses accomplies par le protoplasma incolore et celles qu'accomplit le protoplasma vert, il y a deux différences. D'abord, dans le premier cas, l'on fournit nécessairement comme point de départ un principe carboné assez élevé, alcool, acide acétique, acide lactique : la vie ne serait pas possible si l'on donnait le carbone à un état plus simple, par exemple à l'état d'acide carbonique. La chlorophylle peut seule former les synthèses de principes carbonés ou ternaires, en partant des corps simples les plus saturés, tels que CO^2 . Le protoplasma incolore, avec ce point de départ, fournira les synthèses quaternaires les plus compliquées. Une autre différence résulte de l'énergie employée. Le protoplasma vert met en œuvre l'énergie des radiations lumineuses, c'est-à-dire la force vive solaire. Le protoplasma incolore met en œuvre l'énergie calorifique qui a sa source dans l'aliment carboné ; celui-ci ne doit remplir qu'une condition, c'est de n'être pas saturé d'oxygène et de pouvoir, en conséquence, par saturation ou oxydation, fournir de la chaleur. M. Pasteur comprendrait, à la rigueur, et comme vue de l'esprit, que le protoplasma incolore pût, sous l'influence des vibrations électriques ou de quelque autre force vive, décomposer l'acide carbonique et assimiler le carbone pour en former les produits synthétiques ternaires. »

Ces considérations méritent de nous arrêter un instant. Ainsi que le fait remarquer Claude Bernard, les végétaux tout à fait incolores semblent ne pas pouvoir se passer des matières ternaires préalablement formées, tandis que les végétaux verts se contentent de matériaux purement inorganiques, à l'aide desquels ils fabriquent des aliments organiques ; mais il ne faut peut-être attribuer cette manière d'être des végétaux incolores qu'aux conditions dans lesquelles ils se trouvent actuellement sur notre globe, et il ne nous paraît pas le moins du monde impossible qu'à une époque reculée, ou dans certaines conditions artificielles qu'il serait possible de réaliser, la matière vivante incolore soit capable de synthétiser les corps minéraux comme le protoplasma pourvu du pigment

chlorophyllien. L'opinion de M. Pasteur, rappelée plus haut par Claude Bernard, nous paraît donc fort plausible.

Il est une phrase de Claude Bernard que je tiens à relever parce qu'elle contredit ce que j'ai dit plus haut relativement au protoplasma chlorophyllé. Après avoir dit que « la chlorophylle peut seule former les synthèses de principes carbonés ou ternaires », il ajoute : « Le protoplasma incolore avec ce point de départ forme les synthèses les plus compliquées. » Claude Bernard semble ainsi se ranger à l'opinion de M. Sachs, d'après laquelle la chlorophylle fabriquerait d'abord des principes ternaires, qui, ensuite, seraient transformés en principes quaternaires ; deux pages plus loin, cependant, Claude Bernard exprime une opinion diamétralement opposée et assez semblable à la nôtre. « Au point de vue physiologique, dit-il, on serait fondé à imaginer qu'il n'y a dans l'organisme qu'une seule synthèse, celle du protoplasma, qui s'accroîtrait et se développerait au moyen de matériaux appropriés. De ce corps complexe, le plus complexe de tous les corps organisés, dériveraient, par dédoublement ultérieur, tous les composés ternaires et quaternaires dont nous attribuons l'apparition à une synthèse directe. Cette conception, qui ferait dériver d'un composé unique, le protoplasma, tous les produits de l'organisme, est encore, elle aussi, une vue de l'esprit. Il ne serait pourtant pas si difficile de rassembler un certain nombre de faits qui s'accorderaient avec elle. Un argument en sa faveur serait, par exemple, le maintien de la constitution fixe de l'organisme ne changeant pas sensiblement sous l'influence du régime, et ceci s'expliquerait parfaitement, si les matériaux provenaient exclusivement d'un protoplasma toujours identique à lui-même. »

Revenons à la nutrition des végétaux incolores. S'ils peuvent vivre, dans des conditions déterminées, à l'aide des matériaux que nous avons indiqués plus haut, ils vivent encore beaucoup mieux quand on leur donne des principes albumineux. La même chose se présente pour les organes incolores des végétaux pourvus de chlorophylle. Nous verrons plus tard que le corps ligneux des grands végétaux est spécialement affecté au transport des matières non azotées, tandis que les matières azotées circulent dans la partie corticale des rameaux ; or, M. Hanstein a montré que, si l'on enlève à de jeunes rameaux un anneau d'écorce avant l'épanouissement des bourgeons incolores, ceux-ci se développent beaucoup mieux en dessous de la blessure, où ils reçoivent des matières azo-

es, qu'au dessus où ils n'en reçoivent pas ou très peu ; si l'anneau enlevé à l'écorce ne se trouve qu'à un ou deux pouces du sommet du rameau, les bourgeons incolores cessent de se développer. M. Hanstein conclut de ses expériences que l'amidon, le sucre, etc., contenus dans la sève du bois, au printemps, « ne suffisent pas au développement des parties nouvelles et qu'il faut évidemment que l'écorce fournisse aussi la sève protéique si abondante dans certaines de ses cellules, et qui ne se trouve jamais dans le bois. » Les bourgeons incolores sont ainsi de véritables parasites de la plante verte qui les a produits ; incapables de fabriquer les matières albuminoïdes nécessaires à leur nutrition, ils les empruntent aux parties du végétal sur lequel ils vivent et qui jouissent de la faculté de les former. Nous pourrions en dire autant des fleurs, des racines et de toutes les cellules incolores du végétal. C'est par un parasitisme analogue que le grain de pollen peut vivre pendant un temps souvent fort long, et prendre l'accroissement si considérable qui, dans certaines plantes, est nécessaire pour qu'il puisse aller se mettre en contact avec le sac embryonnaire et accomplir son rôle physiologique. Sur le stigmate et dans la profondeur du tissu conducteur du style, le protoplasma du boyau pollinique absorbe les aliments azotés contenus dans les cellules de l'organe femelle. Nous passons ainsi facilement aux organismes parasites qui ne peuvent vivre qu'en prenant à d'autres êtres les aliments azotés dont ils ont besoin.

L'analogie qui existe entre les végétaux ou les organes végétaux incolores et les animaux est poussée encore plus loin. On sait que les animaux ne tardent pas à succomber quand on les nourrit uniquement de substances ternaires, tandis qu'ils peuvent vivre indéfiniment et augmenter de masse avec une alimentation exclusivement composée de matières quaternaires ; un fait analogue est présenté par les végétaux incolores ; on peut nourrir la levure de bière uniquement avec des principes albumineux, et, dans ces conditions, elle se multiplie en fabriquant de la graisse et de la cellulose, corps ternaires, évidemment produits, dans ce cas, par désassimilation de son protoplasma ou de ses aliments. Mais, de même que l'animal ne peut se nourrir qu'à l'aide d'aliments albumineux rendus diffusibles par les liquides digestifs, de même le végétal exige des principes albumineux diffusibles. Mayer a montré que les produits albuminoïdes diffusibles formés par la digestion des animaux et susceptibles d'être assimilés par

eux, tels que la peptone, constituent une excellente alimentation pour la levure de bière, tandis que les albuminoïdes non diffusibles ne peuvent pas servir à sa nutrition.

Cela nous amène à parler d'un ordre de faits sur lesquels nous insisterons d'une façon toute particulière, parce qu'ils montrent mieux encore que ceux qui ont déjà été exposés, la ressemblance qui existe, au point de vue de la nutrition, entre les animaux et les végétaux ; je veux parler des modifications que les végétaux, comme les animaux, sont susceptibles de déterminer dans les matériaux nutritifs avec lesquels ils sont en contact pour les rendre absorbables et assimilables, modifications qui, chez les animaux, sont depuis longtemps réunies sous le nom de *Digestions*.

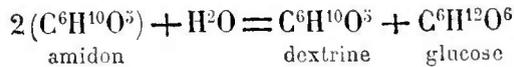
Chez les végétaux, comme chez les animaux, la digestion consiste essentiellement dans la transformation des principes insolubles, non diffusibles ou non utilisables, en principe solubles, diffusibles et directement assimilables par les cellules. Cette transformation s'effectue sous l'influence de substances produites par le végétal ou l'animal, connues sous le nom de *ferments solubles*.

Chez les végétaux, comme chez les animaux, les transformations les plus importantes opérées par les ferments digestifs portent sur les matières ternaires : amidon, sucre, glucosides, etc., et sur les matières albuminoïdes.

L'une des plus anciennement connues parmi ces transformations est celle que subit l'amidon sous l'influence de la salive des animaux. Le lecteur sait déjà que l'amidon se présente dans les cellules végétales sous la forme des corpuscules solides, insolubles dans l'eau. Sous cet état, l'amidon ne pourrait être d'aucun usage aux animaux, car il ne traverserait pas les membranes cellulaires ; or, l'amidon joue un rôle considérable non seulement dans l'alimentation de tous les animaux herbivores, mais encore dans celle de l'homme et des autres omnivores.

Les physiologistes savaient depuis longtemps déjà que l'amidon est rendu soluble par la salive lorsque Payen découvrit dans l'orge germée un corps azoté, soluble dans l'eau, la diastase, jouissant de la propriété de transformer l'amidon en dextrine et en glucose. Ce même corps fut ensuite trouvé dans la salive et l'on reconnut qu'il constituait la seule partie active de ce liquide ; plus tard, il fut également trouvé dans le suc pancréatique, qui exerce sur l'amidon une action semblable à celle de la salive. Sous l'influence de la diastase, l'amidon s'hydrate et se transforme en glu-

cose et en dextrine. Cette réaction est exprimée par les chimistes à l'aide de la formule suivante :



Payen a montré que, quand on ajoute à l'action de la diastase celle de la levure de bière, on peut arriver à transformer en glucose, puis en alcool et en acide carbonique, tout l'amidon sur lequel on opère. « Cette expérience, dit M. Schützenberger, prouverait que la présence de la glucose s'oppose à l'action de la diastase sur la dextrine, » puisque la levure de bière a pour unique action de transformer la glucose en alcool et acide carbonique et qu'elle n'agit pas sur la dextrine ; mais cette dernière étant débarrassée de la glucose qui s'est formée en même temps qu'elle deviendrait susceptible de subir l'action de la diastase, à laquelle elle était auparavant soustraite.

Chez les animaux, la diastase existe non seulement dans la salive et dans le suc pancréatique, mais encore dans le sang et dans un certain nombre d'organes, notamment dans le foie, où elle agit sur la matière glycogène, sorte d'amidon animal, pour la transformer en glucose.

Comme tous les ferments solubles dont nous avons encore à parler, la diastase, nommée aussi, dans la salive, *ptyaline*, est une matière azotée, amorphe, incolore, pulvérulente, assez difficile à obtenir tout à fait pure, parce qu'elle entraîne avec elle une certaine quantité des substances albuminoïdes avec lesquelles elle se trouve mélangée dans les liquides ou les tissus qui la contiennent. Quand elle est mélangée de matières albuminoïdes, elle est précipitée de ses solutions aqueuses par le bichlorure de mercure et le tannin qui n'agissent plus de la sorte quand la diastase est pure ; l'alcool, l'acétate neutre et l'acétate basique de plomb la précipitent. Divers procédés ont été proposés pour obtenir la diastase. Conheim la retire à l'état de pureté de la salive par le procédé suivant : il acidule fortement la salive avec de l'acide phosphorique trihydraté, qu'il neutralise ensuite par de l'eau de chaux jusqu'à ce que la réaction du liquide devienne alcaline ; il se produit en même temps un précipité de phosphate tricalcique qui entraîne avec lui la diastase et la matière albuminoïde à laquelle elle est mélangée. On recueille ce dépôt sur le filtre et on le lave à l'eau : celle-ci dissout la ptyaline et l'entraîne, tandis que la ma-

tière albuminoïde est retenue par le phosphate tricalcique. Pour séparer la ptyaline de l'eau qui la tient en dissolution, on ajoute à la solution une grande quantité d'alcool; il se forme ainsi un dépôt blanc, floconneux, de diastase qui, séché, devient à peu près incolore et pulvérulent.

Nous avons dit que la diastase avait été retirée d'abord de l'orge germée par MM. Payen et Persons. Pour l'obtenir, ils avaient employé un procédé analogue à celui dont nous venons de parler, c'est-à-dire la précipitation par l'alcool de la diastase dissoute dans l'eau. M. Musculus a proposé récemment un procédé très simple : il délaye une partie d'orge germée en poudre dans deux parties d'eau; la diastase se dissout dans l'eau; après une heure de macération, il exprime la pâte et ajoute au liquide qui s'en écoule son volume d'alcool: il se fait un précipité qu'il rejette après avoir filtré le liquide; il ajoute alors à ce dernier, qui contient encore de la diastase, un volume égal d'alcool, puis il recueille alors sur un filtre le précipité de diastase qui se forme, fait sécher le filtre et le précipité qu'il renferme dans ses pores et obtient ainsi un papier diastasé très actif.

Nous avons vu que, chez les animaux, la diastase existe non seulement dans la salive, mais encore dans le foie, dans le sang et dans tous les points de l'organisme où se trouve de l'amidon à transformer. Le même fait nous est offert par les végétaux. Quand une graine placée sur le sol humide germe, la jeune plante, n'ayant encore aucun rapport avec le sol, ne peut se développer qu'à l'aide des aliments contenus dans la graine elle-même, c'est-à-dire soit dans l'endosperme, s'il en existe un, soit dans les cotylédons. Ces aliments sont très multiples par leur nature; ils sont toujours formés par une quantité de matières azotées sur lesquelles nous reviendrons et par des matières amylacées ou grasses; mais, parmi eux, celui que l'on rencontre d'habitude en plus grande abondance, c'est l'amidon déposé dans les cellules des cotylédons ou de l'endosperme à l'état de grains insolubles. Pour que les cellules de la jeune plante puissent absorber cet amidon et l'utiliser, il faut qu'il soit transformé; cette transformation s'opère sous l'influence d'une diastase produite par la plantule, et tout à fait semblable à celle qu'on retire de la salive. C'est cette diastase que M. Payen a trouvée d'abord dans les graines de l'orge. On la rencontre non seulement dans les graines, mais encore dans toutes les parties des végétaux où il existe de l'amidon à

transformer. On la trouve, par exemple, dans les tubercules des Pommes de terre, qui sont des réservoirs d'amidon ; elle s'y présente dans le voisinage des bourgeons par lesquels sans doute elle est fabriquée ; quand les bourgeons commencent à pousser, elle entre en fonction, transforme l'amidon en glucose et celle-ci pénètre dans les bourgeons pour y être utilisée, soit à la fabrication des membranes celluloïques, comme l'admettent certains auteurs, soit, comme nous le pensons plus volontiers, à la production de chaleur, par les oxydations dont elle devient le siège.

Ce que nous venons de dire des tubercules de la Pomme de terre, nous pourrions le répéter de tous les autres organes dans lesquels s'accumule de l'amidon. Si l'on admet, avec M. Sachs et beaucoup d'autres botanistes, que l'amidon se forme exclusivement dans les cellules vertes et seulement dans la profondeur des corpuscules chlorophylliens, pour aller ensuite se répandre dans les diverses parties de la plante ou s'accumuler dans certains organes, il faut supposer qu'il se produit dans les cellules vertes, en même temps que l'amidon, un ferment destiné à le rendre soluble, ferment qui devra exister dans toutes les cellules dites conductrices, c'est-à-dire se trouvant sur le trajet que doit parcourir l'amidon pour se rendre dans le réservoir où il s'accumule. Ce ferment, s'il existait, devrait être différent de la diastase, car il ne change pas la nature de l'amidon.

Quoi qu'il en soit, on a trouvé la diastase dans tous les organes des végétaux où l'amidon est utilisé par les cellules. Ce ferment ne se forme d'habitude qu'au moment où il doit entrer en action. Dans la Pomme de terre, c'est seulement au printemps ; dans les graines, c'est seulement au moment de la germination qu'il se montre. Chez les animaux, il n'en est pas toujours ainsi ; mais cependant le même fait est fréquent. « Chez la plupart des animaux, dit Claude Bernard, la phase de production du glycogène (amidon animal) et la phase de sa fermentation ne sont pas aussi distincts que chez les végétaux. Les deux phénomènes sont souvent continus et simultanés. Cependant, il y a une exception à faire pour les premiers temps de la vie, surtout chez les animaux à métamorphoses. Par exemple, si nous considérons la larve de la mouche ordinaire, *Musca Lucilia*, l'asticot, pour l'appeler par son nom vulgaire, nous trouvons qu'elle contient une énorme quantité d'amidon. C'est un véritable sac de glycogène. Pendant ce temps, on n'y trouve pas autre chose que du glycogène et pas

la moindre trace de sucre. La raison en est, en effet, que le ferment glucosique n'existe pas encore. Mais bientôt la chrysalide va succéder à la larve, et alors, dans cette nouvelle phase de l'existence où se construit l'animal parfait, la réserve du glycogène devra être utilisée. Le ferment apparaît et l'amidon est liquéfié. Quelque chose d'analogue se manifeste chez des êtres bien plus élevés, par exemple chez les Mammifères, dans ces temps de la vie embryonnaire où la nutrition est précipitée, où l'activité plastique et formative atteint son plus haut degré. La matière glycogène déposée en différents points du fœtus et de ses enveloppes entre alors en mouvement, elle est dissoute et transformée en sucre. »

On voit qu'il existe une analogie très remarquable entre les animaux et les végétaux au point de vue de la fonction qui nous occupe ici. Chez les uns comme chez les autres, l'amidon est un aliment de réserve qui peut s'accumuler en très grande quantité pour être consommé à une époque déterminée; chez les uns comme chez les autres, il ne peut être utilisé qu'après avoir été transformé, et l'agent de cette transformation est un ferment toujours identique à lui-même, la diastase, produit dans le point même de l'organisme où il doit exercer son action et, d'ordinaire, au moment même où il doit agir.

La digestion de l'amidon est donc tout à fait semblable dans les végétaux et dans les animaux. M. Vantieghem a pu même nourrir pendant quelque temps des embryons de Belle-de-nuit, qui normalement ont à leur disposition un endosperme volumineux, au moyen d'éléments artificiels formés d'une pâte d'amidon de Pomme de terre et de Sarrazin. Les grains d'amidon qui se trouvaient en contact de l'embryon, se montrèrent au bout de quelque temps corrodés et en partie dissous, sans doute sous l'influence d'une diastase produite par l'embryon lui-même.

Bien connue chez les animaux, la digestion des matières féculentes est, malgré les faits que nous venons de citer, beaucoup moins connue chez les végétaux, où elle pourrait faire l'objet de travaux offrant le plus grand intérêt.

Il y aurait surtout à rechercher si, comme on l'admet généralement, l'amidon ne se forme que dans les parties vertes ou si, au contraire, il se forme sur place, dans les organes où il s'accumule; dans le cas où la première manière de voir serait exacte, il faudrait rechercher quel est le ferment qui le rend suffisamment

soluble pour qu'il puisse cheminer dans le végétal sans changer de nature. Il y aurait à rechercher aussi pourquoi l'amidon se transforme tantôt en glucose, qui est directement assimilable, tantôt en saccharose, qui ne peut être assimilée qu'après avoir subi une nouvelle digestion.

Cela nous amène, en effet, à parler de la digestion de la saccharose et du ferment inversif. On sait que dans la Canne à sucre, dans les Betteraves, etc., le sucre qu'on trouve et qui porte le nom de saccharose diffère du sucre de raisin ou glucose. Claude Bernard a montré que la saccharose ne peut être utilisée dans son état naturel ni par les animaux, ni par les végétaux. Quand on injecte dans les veines ou dans le tissu cellulaire d'un animal une solution de saccharose, cette substance se retrouve dans l'urine en même poids que celui qui a été injecté; elle a, par conséquent, traversé toute l'économie sans être assimilée. Pour que la saccharose soit utilisée, il faut qu'elle subisse une transformation analogue à celle que nous avons signalée pour l'amidon; cette transformation est opérée par un ferment spécial, qui a reçu le nom de *ferment inversif*.

« De même que la fécule, dit Claude Bernard, la saccharose, qui existe à l'état de réserve dans les tissus d'un grand nombre de végétaux, est impropre à participer au mouvement nutritif de la plante. Et c'est pour cette raison que le sucre peut s'amasser et s'accumuler, comme il arrive dans la racine de Betterave et dans la tige de Canne à sucre. Le sucre y forme une réserve qui attend le moment d'entrer en action. Ce moment vient pour la Betterave lorsqu'elle doit bourgeonner, fleurir et fructifier : alors le sucre diminue progressivement et disparaît peu à peu du fruit et de la tige de la Betterave, en se changeant en glucose. Les feuilles contiennent à ce moment exclusivement de la glucose : la racine se dégarnit et les épargnes de sucre qu'elle renfermait vont se distribuer dans la tige, pour servir à la floraison et à la fructification; mais cela même n'est possible qu'à la condition d'une transformation préalable, qui change la nature chimique et la composition de la saccharose et la fait passer à l'état de glucose. C'est là encore une véritable digestion. La Betterave doit donc digérer son sucre, comme la levure, comme les animaux. »

M. Dubrunfaut a, en effet, montré le premier que la saccharose ou sucre de canne ($C^{12}H^{22}O^{11}$) se transforme, en s'hydratant sous

l'influence des acides étendus, en glucose et en lévulose, cette dernière incristallisable et déviant à gauche le plan de polarisation, tandis que la glucose est cristallisable et dévie à droite le plan de polarisation. Plus tard, M. Berthelot montra que la levure de bière végétant dans une solution de saccharose ne la transforme pas directement en alcool et en acide carbonique, comme elle fait de la glucose, mais qu'elle exerce préalablement sur la saccharose une action semblable à celle des acides, c'est-à-dire qu'elle la dédouble en glucose et lévulose, et il parvint à isoler le ferment excréte par les cellules de levure sous l'influence duquel s'opère cette transformation; c'est ce ferment qui a reçu le nom de ferment inversif. D'après M. Schutzenberger, « les propriétés de ce ferment soluble, en dehors de son activité propre, le rapprochent de tous les corps de cette classe, » et il a « constaté qu'il était facile de le séparer entièrement des matières albuminoïdes qui l'accompagnent en employant la précipitation par l'acide phosphorique et l'eau de chaux, » que nous avons indiquée à propos de la diastase. M. Béchamp, qui le trouva dans l'eau de lavage de la levure, lui donna le nom de *Zymase*. M. Claude Bernard a montré aussi que le ferment inversif existe non seulement dans les végétaux, mais encore chez les animaux, dans le suc intestinal. Pour démontrer son existence et son action, il injecte une solution de saccharose pure, laquelle ne réduit pas la liqueur de Fehling, dans une anse d'intestin comprise entre deux ligatures; au bout de peu de temps, la solution, sur laquelle a agi le suc intestinal, réduit la liqueur de Fehling et, par conséquent, a subi le dédoublement indiqué plus haut en lévulose et glucose, ce que démontre en surplus le saccharimètre. La présence du ferment inversif a été constatée par M. Claude Bernard dans un grand nombre de vertébrés et par Balbiani dans l'intestin des Vers à soie. On ne l'a encore que peu recherché et étudié dans les végétaux, où cependant il existe d'une façon très générale et où il produit, sans nul doute, une action extrêmement importante.

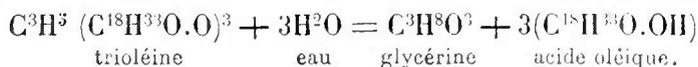
Quant au rôle, dans la vie végétale, de la glucose produite soit par digestion de l'amidon sous l'influence de la diastase, soit par digestion de la saccharose sous l'influence de la zymase, il est encore très peu connu.

On admet généralement que la glucose sert à la formation des membranes celluloseuses, par une nouvelle transformation en cellulose, mais cette manière de voir nous paraît loin d'être suffisam-

ment démontrée pour que nous puissions l'admettre sans observations, et ici se pose de nouveau le problème que nous avons discuté plus haut à propos du rôle de l'amidon.

Avant d'admettre que la glucose puisée dans son endosperme par un embryon, ou dans la racine par l'inflorescence d'une Betterave, se transforme ou non en cellulose, il faudrait savoir si la cellulose n'est pas formée sur place, par désassimilation des principes constituants du protoplasma sous l'action de l'oxygène de l'air. Quoi qu'il en soit, même en admettant qu'une partie de la glucose soit utilisée pour produire les membranes cellulosiques, nous serions forcés d'admettre qu'une grande partie s'oxyde pour produire la chaleur nécessaire à l'entretien des mouvements moléculaires, chaleur produite, comme nous le verrons, en grande quantité, par les graines en germination, les fleurs en voie de développement et tous les organes dans lesquels se fait une grande consommation de matières ternaires et particulièrement d'amidon transformé en glucose.

Un autre acte digestif, qui s'exécute également chez les végétaux et chez les animaux, consiste dans l'émulsion et la saponification des matières grasses. Claude Bernard a montré le premier que le suc pancréatique des animaux, mélangé à des matières grasses, jouit de la remarquable propriété de déterminer d'abord la division mécanique de ces matières en globules extrêmement petits, nageant dans le liquide et y jouissant de rapides mouvements browniens ; ce phénomène constitue ce que l'on nomme l'émulsion des corps gras ; le suc pancréatique, continuant à agir, détermine ensuite le dédoublement des corps gras en glycérine et acides gras, consécutif à l'hydratation du corps gras primitif. Si nous prenons pour exemple l'un des corps gras les plus fréquents dans les organismes animaux et végétaux, la trioléine, le dédoublement dont elle est l'objet est exprimé, par les chimistes, à l'aide de la formule suivante :



La partie du suc pancréatique qui détermine l'émulsion des corps et leur saponification consécutive est une substance de même ordre que la diastase et la zymase, isolable par les mêmes procédés et désignée sous les noms de *ferment émulsif et saponifiant*. Ce ferment existe, chez les animaux, non seulement dans le

suc pancréatique, mais encore dans d'autres liquides naturels, par exemple dans le lait, où il paraît déterminer l'émulsion des corps gras, sans aller jusqu'à la saponification. Il existe aussi très probablement dans les animaux inférieurs, mais il n'a encore été l'objet chez eux d'aucune recherche importante.

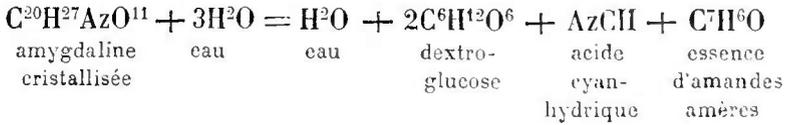
Chez les végétaux, il est facile de constater la production de phénomènes tout à fait semblables à ceux dont nous venons de parler. Il suffit, par exemple, de broyer une graine oléagineuse dans l'eau pour obtenir une émulsion des corps gras qu'elle renferme et observer ultérieurement la saponification de ces corps, c'est-à-dire leur dédoublement en glycérine et acides gras. Dans les graines en voie de germination, on voit aussi les corps gras disparaître peu à peu, à mesure que l'embryon augmente de taille. Ces phénomènes sont déterminés par un ferment très analogue, sinon identique à celui du suc pancréatique, désigné sous le nom d'*émulsine*. Ce qui permet de supposer que le ferment du suc pancréatique et l'*émulsine* ne font qu'un, c'est que l'un et l'autre exercent sur certains principes végétaux une action semblable autre que leur action émulsive et saponifiante.

Ce qui est bien certain, c'est que, dans les végétaux comme dans les animaux, les corps gras ne peuvent être assimilés et utilisés par les cellules qu'après avoir été digérés, c'est-à-dire émulsionnés d'abord, puis saponifiés, et que dans les deux groupes d'êtres, cette transformation est déterminée par une substance que fabrique l'organisme et qui jouit de toutes les propriétés des autres ferments solubles; quant à l'identité de cette substance dans les animaux et les végétaux, elle est probable, mais non encore définitivement établie.

A côté des digestions dont nous venons de parler, il faut placer un groupe considérable d'actions qui ont surtout été étudiées chez les végétaux, mais qui sont d'une haute importance et dont quelques-unes se produisent aussi dans les animaux.

Au premier rang de ces actions se présente la *digestion des glucosides*, à laquelle nous avons déjà fait allusion plus haut. Les amandes amères nous en offrent un excellent exemple. On sait que les amandes amères fournissent, broyées dans l'eau, de l'acide cyanhydrique et de l'essence d'amandes amères. Or, à l'état frais, elles ne contiennent pas le moins du monde ces deux substances, mais seulement un principe nommé *amygdaline*, qui, au contact de l'eau et d'un ferment déjà cité plus haut, l'*émulsine*,

s'hydrate et se dédouble en eau, en dextriglucose, en acide cyanhydrique et en essence d'amandes amères, ainsi que l'indique la formule ci-dessous :



Les feuilles de Laurier-Cerise contiennent également de l'amygdaline et de l'émulsine, et donnent, au contact de l'eau, de l'essence d'amandes amères et de l'acide cyanhydrique. L'émulsine exerce une action analogue sur un grand nombre de glucosides, par exemple sur la salicine, qu'elle dédouble en glucose et en saligénine, etc.

Un grand nombre de matières colorantes subissent des dédoublements analogues sous l'influence de ferments encore insuffisamment connus. Dans la Garance, par exemple, il existe un ferment soluble, l'érythrozyme, qui détermine, dans certaines conditions, le dédoublement de certains principes colorants en glucose et en d'autres principes colorants. Nous ne reviendrons pas ici sur ces actions qui ont été signalées dans le chapitre relatif aux matières colorantes.

Parmi les actions digestives du groupe étudié ici, nous devons signaler la *fermentation synapique*, qui se produit dans les graines de Moutarde et divers organes d'un grand nombre d'autres Crucifères. Ces plantes renferment du mironate de potassium et un ferment soluble, la *myrosine*, qui détermine le dédoublement du premier en glucose, en sulfure d'allyle et en bisulfate de potassium.

Au même groupe appartient encore la *fermentation pectique*, qui se produit dans un grand nombre de fruits, sous l'influence d'un ferment soluble, la *pectase*; les transformations du tannin en glucose, qui s'effectuent dans beaucoup de fruits, au moment de la maturité, et un très grand nombre d'autres phénomènes encore très imparfaitement connus, dont le siège et dont la conséquence est toujours la même : transformation de produits non assimilables et non utilisables en produits assimilables et utilisables, c'est-à-dire véritablement nutritifs. Tous ces phénomènes rentrent dans le groupe des actions digestives dont nous nous occupons et il est probable qu'ils ont leurs analogues dans les animaux.

L'acte digestif le plus important de tous ceux qui peuvent être

présentés par les animaux et aussi celui qui paraît leur appartenir le mieux en propre est la digestion des matières albuminoïdes. On sait que, sous l'influence du suc gastrique et du suc intestinal des animaux supérieurs, les matières albuminoïdes qui, naturellement, ne sont pas diffusibles et ne peuvent être absorbées sont transformées en peptones solubles, absorbables et assimilables. Ces transformations sont déterminées par des ferments solubles : la *pepsine*, pour le suc gastrique ; le *ferment albuminurique*, pour le suc pancréatique, etc.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail des phénomènes fort peu connus de la fermentation albuminurique ; rappelons simplement que, d'après Brücke, les matières albuminoïdes colloïdales, c'est-à-dire non diffusibles, telle que la fibrine du sang, l'albumine du blanc d'œuf, etc., se transformeraient, sous l'influence du ferment, d'abord en syntonine, puis en peptone, tandis que, d'après Meissner, le phénomène serait beaucoup plus analogue à ceux, mieux connus, que nous avons étudiés plus haut, car il consisterait en un dédoublement. La syntonine se dédoublerait en une matière insoluble, non digestible, non transformable ultérieurement (la parapeptone) et en principes solubles et diffusibles, les peptones *a*, *b*, *c*. « Cette manière d'envisager la question, dit M. Schützenberger, dont la compétence est toute particulière, me semble la plus probable et la plus conforme aux analogies que l'on peut établir d'après ce que l'on sait sur les réactions des matières albuminoïdes. »

Chez les animaux, les ferments albuminuriques n'existent pas seulement dans les sucs intestinaux ; on les trouve encore dans d'autres points de l'organisme. Chez les animaux inférieurs, où on les a beaucoup moins étudiés, ils existent nécessairement dans toutes les parties du corps où s'opère la digestion. Brücke a trouvé la pepsine dans le sang et dans les muscles, et Bretonneau avait déjà constaté, il y a longues années, que la viande placée dans une plaie sous-cutanée y est digérée ; c'est sans doute à des actions de ce genre, résultant de pratiques de la médecine populaire, qu'il faut attribuer l'opinion généralement répandue dans le peuple, que les cancers nourris artificiellement de viande n'envahissent pas aussi rapidement les tissus du malade que les autres.

Comme les ferments étudiés plus haut, les ferments albuminuriques existent partout où se trouve à opérer la transformation des matières albuminoïdes ; si dans les animaux supérieurs

ils abondent particulièrement dans l'intestin, c'est uniquement parce que chez eux l'intestin est le siège normal de la digestion des aliments.

La digestion des matières albuminoïdes, considérée longtemps comme spéciale aux animaux, a été, pendant ces dernières années, constatée dans un grand nombre de végétaux. Comme elle constitue un des faits les plus intéressants de la biologie générale, le lecteur nous pardonnera d'entrer à son sujet dans quelques détails.

L'attention des savants a surtout été attirée sur l'étude de la digestion albuminurique des végétaux par les recherches de Darwin, de Cramer, de Reess, etc., sur les plantes dites carnivores. Ch. Darwin signala le premier la propriété que possèdent certaines plantes de digérer et d'absorber des insectes et des morceaux de viande mis en contact avec certains de leurs organes. Certaines de ces plantes devinrent vite célèbres ; parmi elles, nous devons citer d'abord le Gobe-mouches, *Dionæa muscipula*, petite plante d'Amérique dont les feuilles ont un limbe susceptible de se plier en deux longitudinalement, sous l'influence d'excitations portant sur sa face supérieure. Qu'un insecte vienne se poser sur ce limbe et aussitôt celui-ci, se repliant, emprisonne d'autant mieux l'insecte que ses bords sont munis de petites épines courbes qui s'emboîtent les unes dans les autres et forment une sorte de grille infranchissable. Le limbe est couvert de poils qui sécrètent le liquide digestif.

Les *Drosera*, particulièrement le *Drosera rotundifolia*, très abondant dans les tourbières de l'Europe, ont été, plus encore que le Gobe-mouches, l'objet d'expériences très curieuses. Le limbe des feuilles de cette petite plante est couvert de longs poils glanduleux qui sécrètent un liquide visqueux. Lorsqu'un petit insecte vient se poser sur la face supérieure et velue de la feuille, ses pattes sont engluées par le liquide des poils et ceux-ci se rabattent tout autour de lui comme pour le mieux retenir.

Nous devons citer encore les *Nepenthes*, dont les grandes feuilles sont terminées par des urnes profondes, tapissées de poils glanduleux et disposées de telle sorte que les insectes qui y pénètrent ne peuvent que difficilement en sortir.

Les *Sarracena* et les *Cephalothus* ont également des feuilles creusées en urnes ou en cornets à parois glanduleuses et à cavité disposée de façon à conserver les insectes. De nombreuses expé-

riences ont établi que ces plantes sont réellement carnivores, c'est-à-dire qu'elles digèrent et absorbent les insectes dont elles s'emparent ; il est également démontré qu'elles peuvent digérer et absorber les morceaux de viande ou d'albumine qu'on met en contact avec leurs glandes digestives.

Ces faits soulevèrent, au moment de leur première publication, des hésitations d'autant plus nombreuses qu'ils étaient signalés dans des plantes pourvues de chlorophylle et très nettement organisées pour se nourrir de matériaux inorganiques, à la façon de toutes les plantes vertes. Considérant ces faits comme absolument exceptionnels dans le règne végétal, beaucoup de savants les mirent en doute et objectèrent que la prétendue digestion n'était en réalité qu'une putréfaction ; cependant, on chercha si le suc des glandes digestives des plantes carnivores ne contiendrait pas un ferment analogue à la pepsine, et Falkand finit par extraire des feuilles du *Drosera* une substance tout à fait semblable à la pepsine par ses propriétés physiques et chimiques, et par son action sur les matières albuminoïdes.

Plus tard, Max Reess et H. Will retirèrent du suc des feuilles de la même plante, à l'aide des procédés indiqués plus haut pour la diastase et la pepsine, une pepsine à l'aide de laquelle ils purent faire digérer des morceaux de fibrine.

Il n'était plus permis de douter du pouvoir digestif des plantes carnivores et il était bien démontré que, quoique jouissant de la fonction chlorophyllienne, ces plantes avaient, en même temps, la propriété de se nourrir des insectes assez imprudents pour aller se poser sur leurs feuilles. Dans ces derniers temps, M. Reess, d'Erlangen, d'une part, et M. Francis Darwin, d'autre part, ont démontré expérimentalement que les *Drosera* mis à l'abri des insectes s'accroissent moins rapidement que ceux qui peuvent se nourrir de ces animaux.

La question ne tarda pas, du reste, à franchir les limites où elle avait d'abord été enfermée. La pepsine existant d'un façon incontestable dans les plantes carnivores, on pensa qu'elle devait se trouver aussi dans d'autres plantes. M. Masters constata que le nectar des fleurs de l'Hellébore était capable de digérer l'albumine coagulée ; on se rappela que le latex du Papayer jouit dans les pays chauds de la réputation de ramollir la viande ; on savait que l'albumine d'un très grand nombre de graines est riche en une matière albuminoïde, le gluten, qui disparaît pendant la germination,

et l'on se mit à rechercher la pepsine dans les graines des végétaux. Gorup-Besanez et Will résolurent complètement la question de la digestion albuminurique des plantes en extrayant la pepsine des graines du *Vicia sativa*. « On sait, dit M. Morren, auquel nous emprunterons l'analyse du mémoire des deux chimistes allemands, que les graines de cette légumineuse renferment, avec de la fécule, une notable proportion de légumine (substance albuminoïde, analogue à la fibrine des animaux). Or, quand ces graines germent à l'abri de la lumière, on constate la disparition de la légumine et l'apparition de la leucine et de l'asparagine : ces deux faits étant corrélatifs, l'éminent chimiste de Berlin a présumé que ces dérivés des corps albuminoïdes résultent d'un doublement produit par un ferment contenu dans les graines du *Vicia*.

« L'expérience a confirmé ces prévisions : il a obtenu un ferment qui transforme énergiquement la fécule en glucose, et les corps albuminoïdes, la fibrine, en peptones. En l'isolant, d'après la méthode de Hüfner, ce ferment présente exactement les mêmes phénomènes que ce chimiste avait constaté dans le ferment pancréatique. M. Gorup-Besanez emploie le procédé d'extraction suivant : les graines du *Vicia*, bien vannées, sont couvertes avec de l'alcool à 90 pour 100 pendant quarante-huit heures ; on filtre et on sèche les graines par une douce chaleur. Ce résultat obtenu, on les malaxe avec de la glycérine bien épaisse sous forme de sirop et on laisse agir la glycérine pendant trente-six à quarante-huit heures. On passe alors l'extrait glycérinique à travers un linge, en exprimant doucement le résidu ; on passe de nouveau à travers un linge les liqueurs réunies ainsi obtenues. Le liquide est alors versé goutte à goutte dans un haut cylindre contenant un mélange de huit parties d'alcool pour une partie d'éther. Chaque goutte tombant dans ce mélange produit de suite un anneau, lequel trouble couche par couche le mélange indiqué pour finir par se déposer sous forme de précipité floconneux. Ce précipité est placé, pendant deux ou trois jours, sous l'alcool, où il devient plus épais et plus visqueux : enfin, pour le purifier davantage, on le filtre, on le lave et on le traite de nouveau par la glycérine. La plus grande partie est ainsi redissoute, et le résidu, insoluble dans la glycérine, montre tous les caractères des corps albumineux. On reprécipite le ferment contenu dans le nouvel extrait glycérinique, par le procédé ci-dessus, et on l'obtient sous forme d'un

beau précipité blanc, grenu, qui, abandonné sur le filtre, se colore rapidement en gris, et qui, par dessèchement, se transforme en une masse translucide, d'aspect corné. Le ferment ainsi obtenu contient de l'azote et du soufre, et il laisse par l'incinération, assez de cendres. Il se dissout dans la glycérine et dans l'eau.

« Les expériences suivantes ne laissent aucun doute sur la nature de ce ferment.

« Quelques gouttes de sa solution dans l'eau ou dans la glycérine placées sur de la farine en pâte mince transforment, dans l'espace de deux à trois heures, par une température de 20 à 30 degrés centigrades, de notables quantités de farine en sucre. La présence de ce sucre fut constatée : 1° par la liqueur de Fehling ; 2° par la solution alcaline de bismuth ; 3° par la fermentation au moyen de la levure de bière bien lavée. La même pâte de farine, abandonnée à elle-même ou mélangée à de la glycérine, donna, dans les mêmes circonstances, des résultats complètement négatifs.

« La fibrine du sang, blanche et bien lavée, fut, d'après la méthode de Grünhagen, traitée par de l'acide chlorhydrique très dilué (un pour mille), jusqu'à ce qu'elle eût pris l'aspect gélatineux. Un peu de cette fibrine ainsi transformée fut mélangé avec un volume égal d'acide chlorhydrique et une paire de gouttes de la solution du ferment. En quelques minutes, et à la température ordinaire du laboratoire, les contours des flocons fibrineux avaient disparu. Peu à peu, le tout devint homogène et se transforma en un liquide faiblement opalescent. Après une à deux heures, la plus grande partie était dissoute. Une action plus prolongée, de même qu'une élévation de la température à 35 ou 29 degrés centigrades paraissent être sans action ultérieure. On sait d'ailleurs, fait observer M. Besanez, par des recherches de peptonisation de l'espèce, qu'une partie des corps albumineux offre une résistance plus grande et ne se dissout pas. Les liquides filtrés donnèrent, avec une netteté parfaite, toutes les réactions des peptones ; les solutions ne furent pas précipitées par les acides minéraux dilués, le sulfate de cuivre et le chlorure ferrique, et restèrent, par la coction, complètement claires ; elles précipitèrent, au contraire, par le chlorure de mercure (après neutralisation), par les sels d'oxyde et ceux d'oxydure de mercure, par l'acétate de plomb mélangé d'ammoniaque, par le nitrate d'argent. *

« Les solutions salines du sang produisirent encore un trouble

dans les solutions acidulées par l'acide acétique. Avec l'oxyde de cuivre et la potasse, elles donnèrent une magnifique coloration bleue, une coloration rouge avec le réactif de Millon, et jaune avec l'acide nitrique. L'alcool, mais en grand excès, produit un précipité floconneux. La fibrine, rendue gélatineuse, traitée seulement par de l'acide chlorhydrique à 2 pour 100, se trouvait, après un traitement de plusieurs heures, extrêmement peu modifiée et n'avait pas perdu sa manière d'être floconneuse à demi opaque.

La pepsine a encore été extraite d'un certain nombre de végétaux. Wittmarck a extrait du latex du Papayer une grande quantité de pepsine avec laquelle il a pu déterminer une digestion des matières albuminoïdes tout à fait semblable à celle qui est déterminée par la pepsine des animaux. M. Bouchut, qui, avec M. Wurtz, a également extrait de la pepsine du Papayer, a pu en faire usage dans la pratique médicale à la place de la pepsine animale. Kühne a également démontré la présence de la pepsine dans le plasmodium des Myxomycètes et a constaté que cette pepsine agit plus énergiquement sur les matières albuminoïdes que les ferments découverts dans le corps des animaux invertébrés. Plus récemment encore, M. Bouchut a démontré que le latex du Figuier digère très rapidement les matières albuminoïdes, propriété qu'il doit, sans doute, à la pepsine ou à un ferment analogue qui cependant n'a pu encore être isolé.

Tous ces faits démontrent bien que la digestion des matières albuminoïdes s'effectue dans les végétaux comme dans les animaux. On pourra, sans nul doute, trouver un ferment semblable à la pepsine dans toutes les plantes, car toutes se nourrissent de matières albuminoïdes naturellement non diffusibles qu'on trouve accumulées en grande quantité dans la plupart des graines, soit sous la forme de protoplasma amorphe, soit sous celle de cristalloïdes qui disparaissent pendant la germination.

La plus grande analogie dans les fonctions digestives se trouve ainsi démontrée entre les animaux et les végétaux, que ces derniers soient incolores, comme les Champignons, ou qu'au contraire ils possèdent de la chlorophylle. Les faits cités plus haut semblent même indiquer que les phénomènes de la digestion sont encore plus variés chez les végétaux que chez les animaux, et les biologistes seront sans doute amenés à étudier cette fonction plutôt dans les premiers que dans les derniers s'ils veulent en acquiescir une complète connaissance.

VÉGÉTAUX-FERMENTS.

Leur rôle dans les fermentations et les maladies.

Les actions digestives dont nous venons de parler sont très fréquemment désignées sous le nom de *fermentations*, de même que les agents des transformations qui les caractérisent portent le nom de *ferments*. Ces fermentations ne sont pas les seules qui puissent être constatées. Nous sommes naturellement amenés à parler ici de celles qui sont produites par les végétaux inférieurs vivants et particulièrement par les Saccharomycètes et les Schizomycètes, et du rôle que ces êtres jouent dans les maladies.

Avant d'étudier l'action de ces petits végétaux, il est nécessaire de dire quelques mots de leur organisation.

Les Saccharomycètes, groupe auquel appartient la Levure de bière, décrite dans le premier chapitre de cet ouvrage, sont des Champignons unicellulaires, à cellules elliptiques, dépourvues de noyau, constituées par une membrane cellulosique mince et un protoplasma incolore, granuleux, dans lequel on voit d'habitude une ou deux granulations sphériques, de nature grasseuse, très réfringentes. Les Saccharomycètes ne possèdent pas de reproduction sexuée. Le mode de reproduction asexuée le plus habituel et le plus facile à observer est le bourgeonnement. Sur un point déterminé de la cellule, d'ordinaire près de l'une des extrémités, la membrane se soulève, forme une petite saillie arrondie, qui grandit rapidement, devient elliptique, en même temps que du protoplasma s'accumule dans sa cavité, puis se sépare de la cellule qui lui a donné naissance par une cloison transversale, se détache et va vivre d'une vie indépendante ; mais, d'ordinaire, le bourgeon reste fixé à la cellule mère assez longtemps pour qu'elle-même ait pu bourgeonner avant de se détacher ; il peut se former ainsi de petits groupes d'individus produits par bourgeonnement les uns sur les autres et tous d'une génération différente. Un deuxième mode de reproduction asexuée est offert par les Saccharomycètes ; mais il ne se présente que lorsque les individus se trouvent dans des conditions d'existence défavorables. Le protoplasma de la cellule se divise alors en deux, puis en quatre masses qui s'enveloppent chacune d'une membrane mince et sont plus tard mises en liberté par destruction des parois de la cellule

mère. Ces spores, devenues libres, constituent chacune un individu nouveau qui se multipliera par bourgeonnement. Quelques auteurs leur ont donné le nom de *cellules dormantes*, parce qu'elles peuvent rester au repos pendant longtemps, être desséchées et cependant bourgeonner ensuite, quand le milieu redevient favorable, tandis que les cellules ordinaires perdent beaucoup plus rapidement la faculté de bourgeonner. Les Saccharomycètes vivent dans les liquides contenant du sucre et dans un grand nombre de substances humides. Leurs spores dormantes pouvant être transportées par le vent, il est rare qu'un milieu favorable reste exposé à l'air sans qu'il s'y développe rapidement une espèce de Saccharomycète.

Parmi les Saccharomycètes les plus importants à connaître, nous devons citer : 1° le *Saccharomyces Cerevisiæ*, qui est l'agent habituel de la fermentation alcoolique du vin, de la bière et de la plupart des liquides sucrés. Sous son influence, le sucre se décompose en acide carbonique, alcool, eau, acide succinique, etc. ; 2° le *Saccharomyces Mycoderma*, vulgairement connu sous le nom de *fleur du vin* et formant à la surface de ce liquide, dans les tonneaux ou les bouteilles incomplètement remplis et mal bouchés, des pellicules blanchâtres, d'abord lisses, puis plissées. Dans ces conditions, il décompose l'alcool et le détruit ; quand on le mélange au vin contenant du sucre, il détermine au contraire la décomposition du sucre et la formation de l'alcool, comme l'espèce précédente ; mais le champignon ne tarde pas à remonter à la surface et à exercer sa première action. D'autres espèces, telles que le *Saccharomyces ellipsoideus* REESS, le *Saccharomyces conglomeratus* REESS, le *Saccharomyces exiguus* REESS, prennent également une part plus ou moins considérable à la fermentation alcoolique ; il en est de même du *Saccharomyces apiculatus* ; le *Saccharomyces Glutinis* forme des taches rosées, mucilagineuses, sur la vieille colle d'amidon. Quant au *Saccharomyces albicans* (*Oidium albicans* ROB.), c'est lui qui constitue les plaques blanches du muguet des enfants. M. REESS a pu le cultiver aussi sur du jus de cerises, sur des morceaux de carotte et, après un temps très long de cette culture artificielle, obtenir des plaques de muguet en l'inoculant sur la muqueuse buccale, fait extrêmement intéressant, parce qu'il prouve que les Champignons parasites des animaux peuvent vivre, pendant une période plus ou moins prolongée de leur existence, en dehors de l'animal.

Le groupe des Champignons Schizomycètes, auquel nous avons fait allusion plus haut, est encore plus important peut-être à connaître que celui des Saccharomycètes, parce qu'il exerce sur les autres êtres vivants une action plus considérable. Ce sont les Schizomycètes, en effet, que l'on trouve dans la plupart des fermentations, dans les putréfactions et dans un très grand nombre, sinon dans toutes les maladies contagieuses, mais leur histoire n'est encore que très imparfaitement connue.

Le groupe des Schizomycètes comprend les plus petits de tous les êtres vivants. Ce sont des Champignons unicellulaires, à cellules dépourvues de noyau, constituées par une membrane d'enveloppe très mince et un protoplasma clair. Dans ces derniers temps, MM. Koch et Cohn ont décrit dans les Schizomycètes des cils vibratiles ; chaque cellule serait pourvue d'un ou même deux cils vibratiles mobiles ; mais l'existence et la nature de ces cils sont encore contestées par quelques botanistes.

Tous les Schizomycètes se reproduisent avec une grande rapidité par scission transversale. Chaque cellule se divise en deux autres, qui parfois vivent bout à bout, pendant un temps plus ou moins long, en formant des bâtonnets articulés et souvent coudés au niveau des articulations.

On a encore décrit, dans un certain nombre d'espèces, une reproduction par spores asexuées qui existe peut-être dans toutes. Avant la formation des spores, la cellule s'allonge souvent beaucoup, puis son protoplasma se divise en un nombre variable de très petites spores et, sa membrane se détruisant, les spores sont mises en liberté. D'après la plupart des auteurs, ces spores pourraient rester au repos pendant fort longtemps et subir de nombreuses vicissitudes, sans perdre leur faculté de germination. Comme elles ne paraissent se former que chez les individus placés dans des conditions défavorables, elles amènent la perpétuation de ces dangereux petits organismes. D'après M. Pasteur, ces spores résisteraient à l'action de l'alcool absolu, de l'eau bouillante et de l'oxygène comprimé ; mais ce sont là des assertions qu'il nous paraît utile de vérifier.

Le tableau suivant, emprunté à l'excellent livre *Die Pilze* de M. Wünsche, dont nous préparons une traduction, donnera au lecteur une idée excellente des genres et des espèces des Schizomycètes.

*Tableau des genres et des espèces des Schizomycètes,
d'après Wünsche.*

- A. La division des cellules a toujours lieu dans la même direction, de sorte que les membres, lorsqu'ils ne se séparent pas, restent unis en chapelet.
1. Cellules réunies en familles mucilagineuses ou gélatineuses.
 - a. Cellules (à l'état de repos) réunies en familles mucilagineuses, amorphes.
 - aa. Cellules sphériques ou ellipsoïdes, incolores ou faiblement colorées, immobiles. **Micrococcus.**
 - bb. Cellules un peu allongées ou en forme de courts bâtonnets, mobiles. **Bacterium.**
 - b. Cellules réunies en familles gélatineuses, à contours précis. Cellules sphériques, incolores, très petites. Familles gélatineuses, cartilagineuses, tubéreuses, globuleuses ou en cylindre allongé, entourées d'une couche de mucilage plus ou moins épaisse, lobées et agglutinées comme du frai de grenouille. **Ascococcus.**
 2. Cellules disposées en filaments.
 - a. Filaments cylindriques, indistinctement articulés.
 - aa. Filaments non ramifiés.
 - a. Filaments très minces, courts. **Bacillus.**
 - b. Filaments très minces, longs. **Leptothrix.**
 - bb. Filaments plusieurs fois bifurqués par une fausse ramification. **Cladothrix.**
 - b. Filaments contournés en spirale.
 - aa. Filaments courts, faiblement ondulés. **Vibrio.**
 - bb. Filaments longs, spiralés, flexibles. **Spirochæte.**
 - cc. Filaments courts, spiralés, raides. **Spirillum.**
 - dd. Filaments enroulés en une pelote mucilagineuse. **Myconostoc.**
- B. Les cellules se divisent en croix, et les cellules filles restent réunies, ressemblant à des paquets liés par un cordon en croix. Cellules sphériques, réunies en corps globuleux, **Sarcina.**

1. **Micrococcus** Hall.

- A. Espèces de *Micrococcus* chromogènes (fabriquant des matières colorantes).

Petites masses mucilagineuses, à la surface d'aliments solides ou liquides, ordinairement organiques, sur le pain, le fromage, les œufs durs, la viande, les pommes de terre, la bouillie, dans le lait, etc.

- 1 Petites boulettes incolores, formant des petits tas mucilagineux, sur le fromage, etc. **M. candidus Cohn.**
 2. Les matières colorantes sont insolubles dans l'eau, dans l'alcool et l'éther, mais solubles dans les gouttelettes butyriques du lait.
 - a. Masses mucilagineuses rouges (*Monas prodigiosa* EHRBG.). **M. prodigosus Cohn.**
 - b. Masses mucilagineuses jaunes. **M. luteus Cohn.**
 3. Les matières colorantes sont solubles dans l'eau.
 - a. Masses mucilagineuses colorées en jaune d'œuf. **M. aurantiacus Cohn.**
 - b. Masses mucilagineuses d'un vert jaunâtre ou d'un vert d'herbe. **M. chlorinus Cohn.**
 - c. Masses mucilagineuses bleues. **M. cyanus Cohn.**
 - d. Masses mucilagineuses violettes. **M. violaceus Cohn.**
 - e. Masses mucilagineuses d'un rouge de rouille. **M. fulvus Cohn.**
- B. Espèces de *Micrococcus* pathogènes (produisant des maladies contagieuses).
1. Dans la lymphe des boutons de petite vérole de l'homme et des vaches. **M. Vaccinæ Cohn.**
 2. Dans les tissus des membranes muqueuses, des muscles et des vaisseaux, dans les maladies diphthéritiques. **M. diphthericus Cohn.**
 3. Dans le pus et dans les sécrétions des plaies, dans la pyhémie, la septicémie et le mycosis intestinal. **M. septicus Cohn.**
 4. Dans le suc de l'estomac des Vers à soie malades (cause de la flacherie). **M. Bombycis Cohn.**

2. Bacterium Duj.

1. Courts cylindres (longs de 1,2 μ), souvent réunis par paires. Dans différentes infusions animales et végétales. Ferment de la putréfaction. **M. Termo Ehrbg.**
2. Plus longs (de 3,8 à 5,25 μ) et plus larges que *B. Termo*. Dans l'eau stagnante, dans des infusions, à la surface de matières nutritives solides. **B. lineola Cohn.**
3. Comme espèces produisant des matières colorantes, on peut nommer *B. xanthinum* SCHRÆT. et *B. syncyanum* SCHRÆT.; les premiers colorent le lait en jaune, les derniers en bleu.

3 Ascococcus Billr.

Familles tubéreuses, de 20 à 160 μ de longueur. Forment des membranes mucilagineuses, plissées, à la surface des liquides en putréfaction (des infusions de foin, du jus de viande, etc.).

A. Billrothii Cohn.

4. Bacillus Cohn.

1. Filaments très minces, flexibles. Articles longs de 6 μ . Ferment de l'acidification butyrique. **B. subtilis Cohn.**
2. Filaments ordinairement plus courts et plus forts que chez *B. subtilis*, toujours immobiles, longs de 7 à 12 μ . s'étendant en longs filaments dans lesquels se développent des rangées de spores. Dans le sang d'animaux malades du sang de rate. **B. Anthracis Cohn.**
3. Filaments plus épais et plus raides que chez *B. subtilis*. Articles longs de 10 μ , larges de 2 μ . Dans des infusions. **B. Ulna Cohn.**

5. Leptothrix Kützg.

Filaments couchés parallèlement, raides. Dans la salive et dans le tartre des dents, mêlé avec *Micrococcus*.

L. buccalis Rob. et Leb.

6. Cladothrix Cohn.

Filaments épais de 0,3 μ , croissant en petits gazons, formant un mucilage blanchâtre à la surface de liquides en putréfaction.

Cl. dichotoma Cohn.

7. Vibrio Ehrbg.

1. Filaments plus épais, avec une seule inflexion, 6 à 16 μ . Dans des infusions. **V. Rugula Cohn.**
2. Filaments minces, à plusieurs (3-4) inflexions ondulantes. **V. Serpens Cohn.**

8. Spirochæte Ehrbg.

1. Dans l'eau croupissante, le plus souvent parmi des Oscillaires. A été observé aussi dans la salive, sur les dents. **Sp. plicatilis Cohn.**
2. Dans le sang des malades du typhus recurrens. **Sp. Obermeieri Cohn.**

9. Spirillum Ehrbg.

1. Avec un et demi à cinq tours de spire, longs de 4 à 15 μ .
Dans des infusions. **Sp. tenue Ehrbg.**
2. Avec un demi ou un, plus rarement avec un et demi, deux ou trois tours de spire. Dans des infusions.
Sp. Undula Ehrbg.
3. Avec beaucoup de tours réguliers comme ceux d'un tire-bouchon, longs de 24,4 à 30 μ , avec un long flagellum mobile à chaque extrémité. Dans des infusions.

Sp. volutans Ehrbg.

A ce genre appartient aussi *Ophidomonas jenensis*, découvert par Ehrenberg, en 1836, sur des feuilles en putréfaction, dans un ruisseau, près de Ziegenhain, dans les environs de Jena, en même temps que *Monas Okenii*. Forme des taches rouges qui colorent l'eau en rouge, lorsque celle-ci est remuée. Les individus consistent en filaments assez forts, contournés en spirale, mobiles, ayant un flagellum à une extrémité.

10. Myconostoc Cohn.

Boulettes mucilagineuses ayant 1 à 17 μ de diamètre. Nageant en quantités à la surface de liquides en putréfaction.

M. gregarium Cohn.

11. Sarcina Goods.

Dans les liquides de l'estomac, dans le sang, dans les poumons, etc., des hommes, et aussi ailleurs (par exemple, sur du blanc d'œuf cuit, sur des pommes de terre cuites). Forme des taches jaunâtres.

S. Ventriculi Goods.

Nous pouvons maintenant aborder la question très importante de l'action exercée par les Saccharomycètes et les Schizomycètes dans les fermentations et les maladies, question qui est la plus importante, sans nul doute, de toutes celles que le biologiste puisse actuellement aborder. Le défaut de place nous obligera à ne l'envisager que dans ses grandes lignes, mais cependant nous ferons en sorte que le lecteur en ait, après avoir lu ces pages, une connaissance suffisante pour qu'il puisse suivre toutes les discussions qui ont actuellement lieu entre les savants, sur ce sujet.

Nous parlerons d'abord des fermentations produites par les Saccharomycètes et surtout de la fermentation alcoolique, qui est

l'action la plus importante produite par ces êtres. Ce que nous en dirons permettra aux lecteurs de comprendre facilement l'action des Schizomycètes, qui est encore beaucoup moins connue que celle des Saccharomycètes.

La première précaution à prendre, en abordant l'étude des fermentations, consiste à bien se rendre compte du sens qu'il importe d'attribuer au mot *fermentation*. Quelques exemples nous permettraient d'acquérir à cet égard des idées exactes. Si nous prenons comme premier exemple de fermentation celle qui se produit dans les liquides sucrés sous l'influence du *Saccharomyces Cerevisiæ*, nous voyons que le phénomène constatable consiste dans la disparition du sucre et son remplacement par de l'alcool et de l'acide carbonique, plus une petite quantité d'acide succinique, de glycérine, etc. Nous constatons en outre que ces phénomènes sont corrélatifs de la présence et de la vie du Champignon, mais nous ne pouvons pas aller au-delà. M. Pasteur donne à ce phénomène le nom de *fermentation directe* ou *véritabte*, réservant ce nom aux fermentations déterminées directement par des êtres vivants.

Prenons maintenant un autre exemple, choisi parmi les fermentations dites *indirectes* que M. Schutzenberger définit : « des réactions dont la cause dérive d'un organisme, mais peut agir en dehors de lui ». Nous avons étudié plus haut, à propos de la digestion, un grand nombre de ces fermentations. Nous avons vu, par exemple, que, quand on ajoute à de la graisse, le suc sécrété par le pancréas, il y a d'abord émulsion, c'est-à-dire division en gouttelettes très fines de la graisse, puis saponification de cette graisse, c'est-à-dire dédoublement par hydratation des trimargarine, trioléine, tristéarine, etc., en glycérine et acides gras. Voilà le phénomène. Nous pouvons bien en donner la formule chimique, mais nous ignorons comment il se produit, et, si nous le comparons au phénomène de fermentation directe exposé plus haut, nous trouvons qu'il offre avec lui les plus grandes analogies, notamment en ce que dans les deux une très petite quantité de ferment peut agir sur une masse énorme de matière fermentescible. Les fermentations indirectes sont extrêmement nombreuses dans la nature, tout aussi nombreuses au moins que les fermentations directes ; leur résultat est le même que celui de ces dernières et leur mode d'action est tout aussi inconnu. Il nous paraît donc bien difficile d'en faire, comme le veut M. Pasteur, un groupe absolument différent.

Mais nous pouvons pousser plus loin ces considérations et nous verrons, d'une part, que les fermentations directes sont souvent accompagnées ou précédées de fermentations indirectes, dont l'agent provient du ferment direct, et, d'autre part, que les phénomènes chimiques caractéristiques de telle ou telle fermentation indirecte ou directe peuvent être déterminés par des agents chimiques d'origine purement minérale.

Comme exemple du premier de ces deux faits, nous pouvons citer le dédoublement du sucre qui précède la production de l'alcool dans la fermentation directe déterminée par le *Saccharomyces Cerevisiæ*. M. Berthelot a montré qu'avant de fermenter le sucre de canne subit une hydratation et se dédouble en deux glucoses inverses : le sucre de raisin qui dévie à droite le plan de polarisation et le sucre incristallisable qui dévie le plan de polarisation à gauche ; M. Berthelot a fait voir que ce dédoublement est produit par un ferment indirect, soluble, qui est sécrété par les cellules du *Saccharomyces Cerevisiæ* et qui se trouve dans l'eau de lavage de la levure soigneusement filtrée. Le même ferment organisé vivant, produit donc successivement les deux sortes de fermentations admises par M. Pasteur : la fermentation indirecte, consistant dans le dédoublement du sucre de canne en deux autres sortes de sucre, et la fermentation directe ou transformation de ces deux sortes de sucres en alcool, acide carbonique, etc.

Nous avons ajouté plus haut que les fermentations, soit directes, soit indirectes, peuvent être produites par des agents chimiques purement minéraux. Les exemples n'en sont pas difficiles à fournir. Le dédoublement du sucre de canne dont nous venons de parler se produit tout aussi bien sous l'influence des acides que sous celle de la levure. La simple pulvérisation mécanique du sucre suffit même pour la produire en partie ; la saponification des graisses que détermine le ferment soluble du pancréas est également produite par les alcalis bouillants ou les acides.

Nous pourrions multiplier ces exemples à volonté et montrer qu'il n'y a pas une seule fermentation, directe ou indirecte, qui ne puisse être produite aussi bien par des agents purement chimiques et minéraux que par des ferments, soit vivants (ferments directs), soit solubles et produits par des organismes vivants (ferments indirects).

On voit par là combien est erronée cette opinion émise par M. Pasteur, sous forme d'axiome : « L'acte chimique de la fer-

mentation est essentiellement un phénomène corrélatif d'un acte vital, commençant et s'arrêtant avec ce dernier. » Ce qui est vrai, c'est que les fermentations ne sont, comme tous les actes chimiques, que la conséquence d'un acte chimique antérieur. La vie n'étant elle-même, ainsi que tous les autres phénomènes chimiques possibles, qu'un phénomène de mouvement de la matière, ainsi que l'avait fort bien compris Liebig, pourra déterminer les mêmes phénomènes, les mêmes transformations, les mêmes fermentations, si l'on veut user de ce mot, que toutes les autres formes du mouvement. C'est parce qu'il s'est laissé entraîner par ses idées vitalistes, pour ne pas dire religieuses, que M. Pasteur a voulu faire des fermentations des phénomènes d'une nature spéciale et cette première erreur est, sans contredit, la cause de l'obscurité qui règne encore autour des phénomènes de fermentation produits par les êtres vivants et particulièrement par les Saccharomycètes et par les Schizomycètes. Le lecteur me pardonnera de citer, à l'appui de la thèse que je soutiens ici, la page suivante, écrite par l'un de nos chimistes les plus distingués, M. Schützenberger :

« Dans une remarquable leçon sur la dyssymétrie moléculaire (*Leçons de la Soc. chim. de Paris*, 1860), M. Pasteur avait établi une distinction capitale entre les produits organiques artificiels et les composés formés sous l'influence des êtres vivants :

« Tous les produits artificiels des laboratoires sont à image superposable. Au contraire, la plupart des produits organiques naturels, je pourrais dire tous, si je n'avais à nommer que ceux qui jouent un rôle essentiel dans les phénomènes de la vie végétale et animale, tous les produits essentiels à la vie sont dyssymétriques, et c'est cette dyssymétrie qui fait que leur image ne peut leur être superposée. » Et plus loin : « On n'a pas encore réalisé la production d'un corps dyssymétrique à l'aide de composés qui ne le sont pas. »

« Presque au moment où ces paroles étaient prononcées devant la Société chimique de Paris, deux savants anglais (Perkin et von Dupa), parvenaient à transformer l'acide succinique en acide tartrique.

« M. Pasteur reconnaissait lui-même que le produit artificiel de Perkin était un mélange d'acide paratartrique et d'acide tartrique inactif. Or, l'acide paratartrique se dédouble facilement, d'après les belles recherches de Pasteur, en acide tartrique droit

et en acide tartrique gauche, et M. Jungfleisch nous a montré que l'acide tartrique inactif, chauffé avec de l'eau à 175 degrés, se convertit partiellement en acide paratartrique.

« L'acide succinique employé par les chimistes anglais provenait de l'oxydation du succin. Ce n'était pas un produit synthétique; on pouvait croire que, bien qu'inactif, il résultait, comme l'acide racémique, de l'union de deux molécules actives et inverses. Jungfleisch a levé ce dernier doute. Il a préparé, d'après une méthode connue, l'acide succinique synthétique, au moyen du cyanure d'éthylène et de la potasse. Cet acide a fourni de l'acide paratartrique, comme celui du succin.

« Ainsi tombe la barrière que M. Pasteur avait posée entre les produits naturels et artificiels. Cet exemple nous montre combien il faut être réservé dans les distinctions que l'on croit pouvoir établir entre les réactions chimiques de l'organisme vivant et celles du laboratoire. De ce qu'un phénomène chimique n'a pu encore être provoqué que sous l'influence de la vie, il ne s'ensuit pas qu'il ne pourra l'être autrement.

« Personne ne peut plus admettre aujourd'hui que la force vitale a puissance sur la matière pour changer, contre-balancer, annuler le jeu naturel des affinités chimiques. Ce que l'on est convenu d'appeler *affinité chimique* n'est pas une force absolue; cette affinité se modifie d'une foule de manières, dès que les circonstances qui enveloppent les corps varient. Aussi les différences apparentes entre les réactions du laboratoire et celles de l'organisme doivent-elles être cherchées surtout dans les *conditions spéciales*, que ce dernier a pu seul réunir jusqu'à présent.

« En d'autres termes il n'y a pas réellement de force vitale chimique. Si les cellules vivantes provoquent des réactions qui semblent spécifiques pour elles, c'est parce qu'elles réalisent des conditions de mécanique moléculaire que nous n'avons pu encore saisir, mais que l'avenir nous réserve, *sans aucun doute*, de trouver. La science ne peut rien gagner à être limitée dans la possibilité des buts qu'elle se propose et de la fin qu'elle poursuit. »

Ces considérations suffiront sans doute pour montrer au lecteur de quelle importance il était de bien préciser le sens du mot *fermentation* avant d'aborder l'étude des phénomènes qui ont été désignés sous ce nom et avant d'exposer les diverses théories qui ont été émises pour expliquer ces phénomènes.

L'une de ces théories a reçu le nom de *théorie physico-chimique*

ou *théorie du contact* ; elle fut formulée d'abord par Liebig et admise ensuite par beaucoup de chimistes.

Pour Liebig, les ferments sont des substances albuminoïdes jouissant de la propriété de se décomposer elles-mêmes très facilement en entraînant la décomposition des autres substances avec lesquelles elles se trouvent en contact. M. Kingzett a résumé en termes excellents cette théorie, en même temps qu'il a bien précisé le mécanisme des phénomènes qui, d'après elle, se produiraient dans la fermentation. « Tout mouvement mécanique ou autre, dit-il, exerce une action sur la force qui détermine les états des corps. Ainsi, un cristal de sulfate de soude ou simplement un grain de sable plongé dans une solution saturée de sulfate de soude peuvent déterminer rapidement la formation d'une quantité énorme de cristaux de sulfate de soude. De même, lorsqu'on touche, même légèrement, avec une plume ou une baguette de verre, des fulminates d'argent et de mercure, ils font explosion avec violence. Un meilleur exemple encore de ce phénomène est fourni par la réaction qui se produit quand on met en présence du peroxyde d'hydrogène et de l'oxyde d'argent ; il se forme, quand on mélange ces substances, de l'argent métallique et de l'oxygène libre. Le peroxyde d'hydrogène, corps naturellement très instable, se décompose au moment même de sa formation en donnant naissance à de l'eau et à de l'oxygène ; lorsque cette décomposition se produit au contact de l'oxyde d'argent, elle détermine dans ce dernier corps la même tendance à la décomposition. »

Appliquant sa théorie à la levure de bière, Liebig lui-même explique son action sur le sucre de la façon suivante : « La levure de bière, et en général toutes les matières animales et végétales en putréfaction, reporteront sur d'autres corps l'état de décomposition dans lequel elles se trouvent elle-mêmes ; le mouvement qui, par la perturbation d'équilibre, s'imprime à leurs propres éléments se communique également aux éléments des corps qui se trouvent en contact avec elles. »

M. Berthelot a soutenu dans ces derniers temps une opinion analogue. Il fait remarquer (*synthèse chimique*) que les causes qui provoquent les fermentations « paraissent analogues à celles qui donnent lieu aux actions de contact » et fait remarquer que : « un caractère général des fermentations, d'une haute importance au point de vue de la mécanique moléculaire, c'est que ce sont des

phénomènes exothermiques, les réactions chimiques qu'elles provoquent étant en général accompagnées par un dégagement de chaleur : il résulte de ce fait que le ferment ne produit pas le phénomène par son énergie propre ; il ne fait que le provoquer, peut-être à la façon des agents de contact, et par suite de la formation de quelque composé intermédiaire. »

Plus récemment, dans une longue discussion qui eut lieu à l'Académie des sciences entre M. Pasteur et M. Berthelot, celui-ci a soutenu l'opinion qu'il se produit pendant la fermentation du sucre, sous l'influence de la levure, un principe immédiat dans les cellules de la levure, principe éliminé ensuite et agissant sur le sucre pour déterminer sa décomposition en alcool, acide carbonique, etc., en même temps que lui-même se détruit avec une rapidité telle, qu'on ne peut pas constater sa nature.

D'après cette manière de voir, la fermentation alcoolique serait un phénomène de même ordre que les actes de digestion dont nous avons parlé plus haut et les fermentations directes ne différeraient pas des fermentations indirectes.

Une autre théorie de la fermentation, dite *théorie physiologique*, fut émise dès le commencement de ce siècle par Turpin : « Point de décomposition de sucre, dit-il, point de fermentation, sans l'acte physiologique d'une végétation. » Exagérant cette manière de voir, M. Pasteur écrivait en 1872 : « Depuis longtemps, j'ai été conduit à envisager les fermentations *proprement dites*, comme des phénomènes chimiques, corrélatifs d'actions physiologiques d'une nature particulière. Non seulement j'ai démontré que leurs ferments ne sont point des matières albuminoïdes mortes, mais bien des êtres vivants ; j'ai provoqué en outre la fermentation du sucre, de l'acide lactique, de l'acide tartrique, de la glycérine, et plus généralement de toutes les matières fermentescibles, dans des milieux exclusivement minéraux, preuve incontestable que la décomposition de la matière fermentescible est corrélatrice de la vie du ferment, qu'elle est un de ses éléments essentiels ; par exemple, dans les conditions que je rappelle, il est impossible que, dans la constitution des ferments qui prennent naissance, il y ait un seul atome de carbone qui ne soit enlevé à la matière fermentescible.

« Ce qui sépare les phénomènes chimiques de la fermentation d'une foule d'autres et particulièrement des actes de la vie commune, c'est le fait de la décomposition d'un poids de matière

fermentescible bien supérieur au poids du ferment en action. Je soupçonne depuis longtemps que ce caractère particulier doit être lié à celui de la nutrition, en dehors du contact de l'oxygène libre. Les ferments seraient des êtres vivants, mais d'une nature à part, en ce sens qu'ils jouiraient de la propriété d'accomplir tous les actes de leur vie, y compris celui de leur multiplication, sans mettre en œuvre d'une manière nécessaire l'oxygène de l'air atmosphérique. Qu'on se souvienne de ces singuliers Infusoires (1) qui provoquent la fermentation butyrique et la fermentation tartrique ou certaines putréfactions, et qui non seulement peuvent vivre et se multiplier à l'abri du contact du gaz oxygène, mais qui périssent et cessent de provoquer la fermentation si l'on vient à faire dissoudre ce gaz dans le milieu où ils se nourrissent. Ce n'est pas tout. Par des expériences précises, faites avec de la levure de bière, j'ai montré que, si la vie de ce ferment avait lieu partiellement par l'influence du gaz oxygène libre, cette petite plante cellulaire perdait, en proportion de l'intensité de cette influence, une partie de son caractère ferment, c'est-à-dire que le poids de la levure qui prend naissance dans ces conditions pendant la décomposition du sucre s'élève progressivement et se rapproche du poids du sucre décomposé, au fur et à mesure que la vie se manifeste en présence de quantités croissantes de gaz oxygène libre.

« Guidé par tous ces faits, j'ai été conduit peu à peu à envisager la fermentation comme une conséquence obligée de la manifestation de la vie, quand la vie s'accomplit en dehors des combustions directes dues au gaz oxygène libre. »

M. Pasteur, n'ignorant pas que l'alcool peut se produire sous l'influence non seulement du *Saccharomyces Cerevisiæ*, mais encore d'autres organismes inférieurs et même dans les cellules des végétaux supérieurs vivants, ajoute : « On peut entrevoir comme conséquence que tout être, tout organe, toute cellule qui vit ou qui continue à vivre sans mettre en œuvre l'oxygène de l'air atmosphérique, ou qui le met en œuvre d'une manière insuffisante pour l'ensemble des phénomènes de sa propre nutrition, doit posséder le caractère ferment pour la matière qui lui sert de source de chaleur totale ou complémentaire.

(1) Les organismes désignés ici par M. Pasteur sous le nom d'Infusoires sont des Bactériens.

« Je n'ai pas encore suivi convenablement les idées nouvelles dans les organes des animaux. Il est probable que les phénomènes différeront de ceux que présentent les cellules végétales. Vraisemblablement aussi les équations de toutes ces fermentations d'une nouvelle espèce différeront non seulement avec chaque genre de cellules soit animales, soit végétales, mais, pour les unes et les autres, avec leur nature propre. »

En résumé, d'après M. Pasteur, la levure détermine la décomposition du sucre et la fermentation alcoolique en empruntant au sucre l'oxygène nécessaire pour sa respiration. M. Pasteur appuie sa manière de voir sur les faits suivants : quand on sème la levure de bière dans un liquide albumineux ne contenant pas la moindre trace de sucre, mais riche en oxygène atmosphérique, les cellules de la levure bourgeonnent et se multiplient très rapidement ; mais si le même liquide est placé à l'abri de l'oxygène de l'air, le bourgeonnement cesse complètement ; que l'on ajoute alors du sucre à la liqueur, en la tenant toujours à l'abri de l'oxygène atmosphérique, et le bourgeonnement se montre de nouveau. Il semble logique de déduire de ces faits, avec M. Pasteur, que la levure, mise à l'abri de l'air, respire aux dépens du sucre, emprunte au sucre l'oxygène nécessaire à sa respiration ; mais ce n'est là en réalité qu'une simple hypothèse, car nous ignorons complètement ce qui se produit. M. Pasteur lui-même a du reste constaté que, lorsque les liqueurs contenant du sucre et de la levure sont exposées au contact de l'air et étalées sur une large surface, la production de l'alcool et la multiplication de la levure marchent avec une rapidité beaucoup plus grande qu'à l'abri de l'air. « La levure toute formée, dit-il, peut bourgeonner et se développer dans un liquide sucré et albumineux en l'absence complète d'oxygène ou d'air. Il se forme peu de levure dans ce cas, et il disparaît comparativement une grande quantité de sucre, 60 ou 80 parties pour 1 de levure formée. La fermentation est très lente dans ces conditions. Si l'expérience est faite au contact de l'air et sur une grande surface, la fermentation est rapide. Pour la même quantité de sucre disparu, il se fait beaucoup plus de levure. Celle-ci se développe énergiquement, mais son caractère de ferment tend à disparaître dans ces conditions. On trouve en effet que, pour 1 partie de levure formée, il n'y aura que 4 à 10 parties de sucre transformé. Le rôle de ferment de cette levure subsiste néanmoins et se montre même fort exalté,

si l'on vient à le faire agir sur le sucre en dehors de l'influence de l'oxygène libre. »

Si l'opinion de M. Pasteur était exacte, si la levure ne décomposait le sucre qu'en respirant son oxygène, la fermentation alcoolique devrait être moins rapide lorsque la levure trouve à sa disposition de l'oxygène atmosphérique en abondance que lorsqu'elle en est privée; car, dans ce dernier cas, elle serait contrainte de respirer exclusivement l'oxygène du sucre. Les paroles de M. Pasteur citées plus haut contredisent donc formellement son opinion que la levure n'agit qu'en *respirant* l'oxygène du sucre.

Mais la respiration des êtres vivants est toujours accompagnée de nutrition; tandis que, sous l'influence de l'oxygène atmosphérique introduit dans l'organisme, certains principes immédiats se désassimilent, d'autres se forment, grâce aux matériaux fournis à l'organisme par le milieu ambiant. Les levures sont, à cet égard, absolument semblables à tous les autres êtres vivants, et de nombreuses expériences ont montré que le sucre constitue pour elles un excellent aliment. Il est donc permis d'admettre que la fermentation alcoolique est plutôt un acte de la nutrition de la levure que de sa respiration. En adoptant cette manière de voir, M. Schützenberger interprète les faits observés par M. Pasteur et rapportés plus haut, de la façon suivante: « 1° Le concours de l'oxygène et des combustions qui en sont une conséquence est nécessaire au développement et à la multiplication de la vie cellulaire; ce fait est surabondamment établi pour tous les êtres et les organes du règne végétal. 2° La levure possède la faculté de décomposer le sucre qui pénètre par endosmose dans l'intérieur de la cellule, en alcool, acide carbonique, glycérine, acide succinique et oxygène. En effet, M. Mayer a proposé une équation très simple pour représenter les nombres de M. Pasteur relatifs à la formation de l'acide succinique et de la glycérine. Dans cette équation que nous reproduisons: $4(C_{12}H_{14}O_{11} + HO)$ ou $4(C_{12}H_{13}O_{12}) + 6HO = C_8H_8O_8 + 6C_6H_8O_6 + 3C_2O_4 + O_2$, nous voyons apparaître au second membre un excès d'oxygène, et, ajoute M. Monoyer, on peut supposer que cet oxygène en excès sert à la respiration de la levure. Dès lors, l'idée que la fermentation est un phénomène primaire, dû à une activité spéciale de la levure et d'autres cellules (Leclartier, Bellamy), que, comme conséquence de cette fermentation, de l'oxygène devient disponible et peut servir à la respiration et

par conséquent au bourgeonnement de la levure, cette idée, dis-je, n'est pas dénuée de fondement. Dans cette manière d'interpréter les faits, la levure ne deviendrait pas ferment parce qu'elle respire une partie de l'oxygène du sucre, mais elle pourrait respirer une partie de l'oxygène du sucre, et par suite se multiplier, précisément parce qu'elle produit de l'oxygène disponible, en décomposant le sucre. »

« En envisageant la question à un point de vue plus général, ajoute M. Schützenberger, on peut encore dire que la combustion respiratoire est pour l'être vivant une source de force vive nécessaire à son développement. Or, dans la décomposition du sucre, il y aurait, d'après les calculs de M. Berthelot, dégagement de calorique ; la quantité de chaleur mise en liberté dans ce phénomène serait environ un quinzième du calorique dégagé par la combustion complète du sucre décomposé. Dans cette évaluation, on n'a pas tenu compte de la chaleur de dissolution du sucre qui disparaît, ni de celle de dissolution de l'alcool formé, quantités positives qui tendraient à élever le calorique de fermentation. Il n'est donc même pas nécessaire d'avoir recours à l'hypothèse d'une combustion aux dépens de l'oxygène du sucre, pour expliquer comment le phénomène de fermentation peut suppléer la combustion et devenir une source de la force vive indispensable au développement du végétal. »

M. Béchamp a également attribué à un phénomène de nutrition la fermentation alcoolique produite par le *Saccharomyces Cerevisiæ* dans les liquides tenant du sucre en dissolution. D'après ce chimiste, la Levure se nourrirait du sucre ; puis elle rejetterait l'alcool, l'acide carbonique, etc., comme produits de désassimilation. M. Béchamp admet du reste, avec M. Berthelot, que la Levure, avant d'absorber le sucre de canne, si c'est celui-là avec lequel elle se trouve en contact, l'intervertit en glycose et levulose, comme nous l'avons dit à propos de la digestion.

Une opinion analogue à celle de M. Béchamp a été émise par M. Bréfeld. Dans une première série de recherches, M. Bréfeld avait nié que la Levure de bière pût vivre sans oxygène libre, ainsi que l'admet M. Pasteur ; plus tard il est revenu sur cette opinion, mais il admet que la Levure est d'une avidité tellement grande pour l'oxygène libre, qu'elle peut s'en emparer dans des liquides n'en contenant que des quantités extrêmement minimes. Quant à la fermentation alcoolique, elle est pour M. Bréfeld « la manifestation d'un

processus vital anormal, incomplet, dans lequel les matériaux nécessaires à la nutrition de la Levure, tels que le sucre, les principes azotés et minéraux et l'oxygène libre, ne concourent pas simultanément et harmoniquement à sa croissance. Le sucre est assimilé seul ou en proportion beaucoup plus considérable que les autres principes nutritifs ; il est décomposé par les cellules de la Levure, qui le rejettent sous forme d'acide carbonique, d'alcool, etc. »

M. Mayer admet que certains organismes inférieurs peuvent, pendant un certain temps, se passer de l'oxygène atmosphérique, tout en continuant à croître et à se multiplier. En ce qui concerne la Levure de bière, il admet que ce Champignon peut croître pendant un certain temps en l'absence d'oxygène libre, mais que sa croissance est dans ce cas très lente et qu'elle ne peut s'effectuer d'une façon durable et un peu rapide qu'à la condition que le Champignon puisse de temps à autre respirer de l'oxygène libre. Quand l'absence de l'oxygène est prolongée, la Levure cesse de se multiplier, mais sa vitalité n'est pas encore détruite et elle continue à déterminer la fermentation du sucre. Si cependant on la maintient pendant un temps assez long à l'abri de l'oxygène, elle subit des modifications très manifestes : elle cesse d'agir comme ferment et finit par mourir.

D'après Traube, quand on facilite le contact constant et prolongé de l'oxygène libre avec la Levure, celle-ci peut vivre et se développer, dans certains cas, sans produire la fermentation du sucre ; mais cela n'est qu'accidentel, et d'habitude la Levure continue à entretenir la fermentation, tout en respirant l'oxygène libre d'une façon modérée. Traube pense que la fermentation peut être considérée comme suppléant à la respiration de l'oxygène libre ; il s'appuie sur ce fait que la fermentation produite par la Levure est d'autant plus rapide que le Champignon est davantage mis à l'abri de l'oxygène libre, mais il considère la respiration effectuée à l'aide de l'oxygène du sucre comme insuffisante pour entretenir d'une façon durable toutes les fonctions de la Levure. Cette manière d'interpréter les faits est assez analogue à celle de M. Schützenberger énoncée plus haut.

Telles sont les opinions principales qui ont été émises au sujet du mode d'action de la Levure sur le sucre pour déterminer sa décomposition en acide carbonique, alcool, etc. Leur seul exposé et les contradictions qui existent entre elles indiquent suffisamment combien peu de certitude elles présentent. Tandis que certains

observateurs distingués refusent à la Levure la propriété de vivre en l'absence d'oxygène libre, d'autres la lui accordent ; c'est là cependant que se trouve la base de la théorie de Pasteur, et, tant que cette question ne sera pas résolue par des expériences assez certaines pour qu'elles ne puissent pas être contestées, il sera impossible d'admettre définitivement la manière de voir de M. Pasteur. Ce savant se laisse volontiers entraîner par son hypothèse de la division des êtres vivants en *aérobies* et *anaérobies*, les premiers respirant l'oxygène libre, les autres l'oxygène combiné ; mais rien n'est moins prouvé que cette théorie qui sert de point de départ à tous ses travaux.

En définitive, ce que nous savons d'une façon incontestable, c'est que le *Saccharomyces Cerevisiæ*, placé dans une solution de sucre, à l'abri de l'oxygène de l'air ou au contact de ce gaz, détermine la décomposition du sucre en alcool, acide carbonique, etc., phénomène qui a reçu le nom de *fermentation* ; ce que nous savons aussi d'une façon incontestable, c'est que le *Saccharomyces Cerevisiæ* emprunte à la solution et en particulier au sucre les matériaux nécessaires à sa nutrition et à sa multiplication, car il est facile de s'assurer que, dans des conditions favorables, la quantité de Levure augmente à mesure que l'alcool se forme ; nous sommes donc absolument certains que la décomposition du sucre qui se produit sous l'influence du *Saccharomyces Cerevisiæ* est un phénomène concomitant de la vie du Champignon ; et, comme la vie n'est elle-même qu'une succession de phénomènes physiques et chimiques, nous ne pouvons pas douter que la fermentation alcoolique ne soit également un phénomène d'ordre à la fois physique et chimique, mais nous ignorons de quelle façon se produit ce phénomène et quelle est sa nature intime. La Levure agit-elle en respirant l'oxygène du sucre, comme le veut M. Pasteur et comme l'admet aussi Mayer ? Agit-elle par simple action de contact, et le phénomène est-il purement physique, comme le voulait Berzélius ? Détermine-t-elle la décomposition du sucre en se décomposant elle-même, comme le voulait Liebig ? Se nourrit-elle du sucre, pour rejeter ensuite comme produits de désassimilation l'alcool, l'acide carbonique, etc., ainsi que le veut M. Béchamp, ou bien enfin, comme l'admet M. Berthelot, la Levure élabore-t-elle un ferment soluble qu'elle excrète ensuite et qui agit sur le sucre comme la diastase de la salive sur l'amidon ? Quelle est de toutes ces hypothèses la plus probable ? Nous l'ignorons encore, mais,

ainsi que le dit M. Schützenberger, il est un fait bien avéré aujourd'hui, c'est que « les fermentations peuvent être provoquées et le sont plus énergiquement par des êtres organisés spéciaux. Quant à une relation plus précise entre le phénomène chimique et les fonctions physiologiques de l'organisme ferment, elle reste encore à trouver, et tout ce que l'on a dit, écrit et avancé pour résoudre la question manque de contrôle expérimental. »

Les fermentations produites par les Schizomycètes sont beaucoup plus nombreuses que celles que déterminent les Saccharomycètes, mais on ne connaît pas davantage d'une façon positive la manière dont elles se produisent. Les plus importantes de ces fermentations sont : la fermentation visqueuse ou mannitique des sucres, la fermentation lactique, la fermentation ammoniacale, la fermentation butyrique, la fermentation cellulosique, la fermentation putride et celles que M. Schützenberger réunit sous le nom de *fermentations par oxydation*, notamment la fermentation acétique. Nous ne dirons que quelques mots de chacune de ces fermentations.

La fermentation visqueuse se produit dans un grand nombre de sucres, tels que le jus de betterave, le jus de carottes, d'oignons, etc., et dans certains vins ; elle consiste dans la transformation du sucre en gomme ou en dextrine, en mannite et en acide carbonique ; elle est déterminée par un Schizomycète qui, d'après M. Pasteur, consiste en « des petits globules réunis en chapelet, dont le diamètre varie de $0^{\text{mm}},0012$ à $0^{\text{mm}},0014$ ». La fermentation lactique consiste dans la transformation du sucre de lait, du sucre de raisin, etc., en acide lactique. Elle est également déterminée par un Schizomycète. La fermentation ammoniacale se résume dans la transformation de l'urée en carbonate d'ammoniaque. La fermentation butyrique consiste dans la transformation de l'acide lactique et de toutes les substances susceptibles de subir la fermentation lactique, tels que les sucres, les matières amylacées, les acides tartrique, citrique, nucléique, les matières albuminoïdes, etc., en acide butyrique, acide carbonique et hydrogène. On désigne sous le nom de *fermentation putride* l'ensemble des transformations qui se produisent dans les matières albuminoïdes, et particulièrement dans les corps vivants, après la mort. D'après certains auteurs, la putréfaction serait toujours déterminée par la présence des Schizomycètes ou d'autres organismes inférieurs, et M. Pasteur s'est efforcé de démontrer que, quand on met les sub-

stances même les plus altérables à l'abri des germes de végétaux inférieurs contenus dans l'air, la putréfaction n'apparaît pas dans ces substances. Cependant M. Gayon, élève de M. Pasteur et partisan décidé de ses doctrines, a signalé la production dans les œufs de produits de la putréfaction des matières albuminoïdes, sans qu'il fût possible de découvrir dans ces œufs la moindre trace d'organismes inférieurs. « La masse décomposée a une teinte jaune sale, une odeur de matières animales sèches, une grande fluidité. On y remarque en outre un grand nombre d'aiguilles cristallines et de mamelons cristallins, formés de tyrosine. Elle renferme des quantités de tyrosine et de leucine beaucoup plus grandes que dans la putréfaction ordinaire. M. Gayon n'a pu découvrir, dans ces cas, trace d'organismes microscopiques, ni dans l'intérieur, ni à la surface, ni dans l'épaisseur des membranes. »

« Cependant, ajoute M. Schützenberger, la tyrosine et la leucine sont les symptômes palpables, évidents, de la décomposition des matières albuminoïdes. Entre la production de ces corps et les phénomènes appelés *putréfaction*, il n'y a pas, au point de vue chimique, de distinction franche à établir. Ce sont des réactions du même ordre, des décompositions plus ou moins profondes de la molécule protéique ; les traces d'hydrogène sulfuré et d'autres produits fétides, qui communiquent aux putréfactions une odeur si repoussante, ne peuvent servir à établir une ligne de démarcation absolue et philosophique entre la décomposition sans organismes, observée par M. Gayon, et les putréfactions appelées à tort *proprement dites*. Il semble résulter de là que les matières albuminoïdes peuvent éprouver certaines décompositions, certains dédoublements, sans le concours d'organismes vivants. »

Ce que dit M. Schützenberger à propos de la fermentation putride confirme pleinement les considérations générales que nous avons exposées plus haut, à savoir que les phénomènes désignés sous le nom de *fermentations directes*, bien que se produisant d'habitude, incontestablement, sous l'influence des organismes vivants, n'ont cependant rien de spécial, puisqu'ils peuvent également être déterminés par des agents chimiques tout à fait différents. M. Hoppe-Seyler a pu dire avec raison que la putréfaction agit sur les matières albuminoïdes de la même façon que la digestion. C'est avec raison aussi que Mitscherlich a pu écrire : « La vie est une pourriture, » et qu'Hoppe-Seyler peut dire : « Sans vouloir poser en principe l'identité de la vie organique

avec la putréfaction, je dirai pourtant que, selon moi, les phénomènes vitaux des plantes et des animaux n'ont pas d'analogues plus parfaits dans toute la nature que les putréfactions. »

Ce que ces chimistes disent de la putréfaction, nous pouvons le répéter en général de toutes les fermentations directes ou indirectes. Mais nous croyons que Claude Bernard commet une erreur, lorsqu'il écrit : « La fermentation serait le procédé chimique général pour tous les êtres vivants, et même il leur serait spécial, puisqu'il ne se passe pas en dehors d'eux. La fermentation caractérise donc la chimie vivante, et dès lors son étude appartient rigoureusement au domaine de la physiologie. » Nous avons vu déjà en effet que les phénomènes de décomposition et de dédoublement produits par les êtres vivants peuvent être déterminés par des agents purement physiques ou chimiques ; nous avons vu que l'action inversive, exercée par la zymase sur la saccharose, peut être produite par le simple broiement du sucre de canne ; que les acides agissent comme le sucre pancréatique, comme la salive, etc. ; nous pourrions en dire autant de toutes les autres fermentations directes ou indirectes, ainsi que de la putréfaction. Les êtres vivants n'agissent donc que comme des agents physiques ou chimiques, et les phénomènes de la fermentation ne sont que des phénomènes physiques ou chimiques.

Si l'on est bien imbu de ces faits et de ces principes, on comprendra facilement dans quelle erreur tombe M. Pasteur, lorsqu'il assigne à chaque fermentation particulière un ferment ou organisme vivant spécial, et nous n'aurons pas besoin d'accumuler les preuves démonstratives de cette erreur ; bornons-nous seulement à rappeler que la fermentation alcoolique peut être déterminée non seulement par des espèces très différentes de *Saccharomyces*, mais encore par certaines Moisissures, et notamment par le *Mucor mucedo*, par le *Penicillium glaucum*, etc., et par les cellules d'un grand nombre d'organes très divers de végétaux.

Pour terminer l'étude de la question relative à l'action des Schizomycètes, nous devons dire quelques mots des maladies qui leur sont attribuées. La maladie qui a été le plus étudiée à cet égard est sans nul doute le charbon, ou sang de rate, fièvre splénique, etc., qui se montre très fréquemment à l'état épidémique chez les moutons et qui est fréquemment communiquée à l'homme, surtout par les piqûres des mouches. D'après un grand nombre

de savants, le charbon serait toujours produit par des Schizomycètes, autrefois désignés par M. Davaine sous le nom de *Bactéridies* et désignés aujourd'hui sous celui de *Bacterium Anthracis*. Ayant trouvé les bâtonnets de ce petit Champignon dans le sang des animaux morts du charbon, on leur attribua la maladie, et M. Pasteur ne tarda pas à soutenir que jamais le charbon n'existe sur le Schizomycète et qu'on peut impunément inoculer à un animal le sang d'un animal charbonneux, pourvu qu'on l'ait débarrassé de tous ses Schizomycètes et de tous les germes de ces derniers. Tout récemment même, M. Pasteur a recherché la cause déterminante des épidémies de charbon qui sévissent, en apparence spontanément, dans les troupeaux de moutons, et a cru la trouver dans les Bactéridies provenant d'animaux morts de cette maladie et enterrés dans les pâturages, les Bactéridies ou leurs spores étant transportées à la surface du sol par les Vers de terre. Un fait bien constaté par de nombreuses observations et qui paraît incontestable est celui-ci : dans tous les animaux morts spontanément du charbon, on trouve le *Bacterium Anthracis* en plus ou moins grande quantité, et quand on injecte ces Schizomycètes dans le sang d'un autre animal, celui-ci est atteint du charbon et d'habitude succombe; mais il reste à résoudre deux questions : 1° Ne peut-on pas communiquer la maladie en injectant le sang charbonneux débarrassé de ses Bactéries? 2° De quelle façon agissent les Bactéries du sang charbonneux, quand on les injecte dans le sang d'un animal bien portant?

Parmi les nombreuses expériences qui ont été faites en vue de résoudre ces deux questions, il en est une, due à M. Paul Bert, qui offre le plus grand intérêt. M. Bert, s'étant assuré que l'oxygène soumis à une certaine pression tue tous les organismes vivants, s'assura qu'il agissait de la même façon sur les Bactéries et constata que toutes les fermentations produites directement par des organismes vivants, comme la Levure de bière, cessaient de s'effectuer quand on tuait les organismes par l'oxygène comprimé, tandis que les fermentations produites par les ferments solubles comme la diastase, la pepsine, etc., n'étaient pas arrêtées par l'oxygène soumis aux plus fortes pressions; le venin du scorpion, le liquide frais de la vaccine, etc., soumis à la même influence, conservèrent leur action; il en fut de même du pus de la morve; d'où M. Bert conclut que le venin du scorpion, le pus de la morve et la vaccine ne devaient pas leur action spé-

ciale à la présence d'organismes vivants, mais agissaient à la façon des ferments solubles. Il exposa ensuite à l'action de l'oxygène comprimé du sang charbonneux qui contenait une très grande quantité de Bactéries, et il constata que, bien que le sang eût été soumis en couches très minces à l'action de l'oxygène comprimé, il n'avait pas perdu ses qualités ; il put en effet donner le charbon à des cochons d'Inde et les tuer en leur inoculant de ce sang ; ce qui prouvait bien que les Bactéries avaient été tuées par l'oxygène comprimé, c'est que les animaux inoculés avec le sang ainsi traité ne présentaient pas du tout de Bactéries. M. Bert conclut nécessairement de cette expérience que le sang charbonneux privé de Bactéries pouvait transmettre la maladie, et que le principe actif de ce sang devait être un principe soluble, analogue aux ferments solubles, aux venins, etc., qui résistent à l'action de l'oxygène comprimé, et non aux Bactéries elles-mêmes.

A cette expérience, destinée à détruire l'échafaudage de tous ses travaux, M. Pasteur répondit que M. Bert avait bien pu tuer les Bactéries à l'aide de l'oxygène comprimé, que ce fait avait été constaté par lui-même, mais que l'air comprimé ne tuait pas les « germes » des Bactéries et que ces germes, persistant dans le sang après que les Bactéries avaient été tuées par l'oxygène comprimé, seraient les agents actifs de transmission de la maladie ; il admettait que les spores des Bactéries sont capables de résister à une foule d'agents qui tuent les Bactéries elles-mêmes : l'eau bouillante, l'alcool absolu et l'oxygène comprimé. Il faut ajouter cependant que ces « germes » n'étaient démontrés qu'expérimentalement et non par la vue directe ; M. Pasteur, ajoutant à de l'urine neutralisée un peu de précipité alcoolique sec de sang charbonneux, constatait que le liquide non seulement jouissait de propriétés virulentes, mais encore offrait bientôt de nombreuses Bactéries, et il en concluait que ces Bactéries provenaient des « germes » contenus dans le précipité alcoolique charbonneux. M. Bert se laissa convaincre, oubliant qu'à l'aide du sang charbonneux préalablement soumis à l'oxygène comprimé, il avait, comme nous l'avons dit plus haut, inoculé le charbon à des lapins dont le sang n'offrait pas la moindre trace de Bactéries. Si les germes eussent été les agents de transmission, ils auraient évidemment donné, dans le sang des lapins inoculés, naissance à des Bactéries. D'autre part, on pouvait objecter à M. Pasteur que

si l'urine, à laquelle il ajoutait le précipité alcoolique charbonneux dont il a été plus haut question, offrait bientôt des Bactéries, c'est que lui-même en avait introduit un certain nombre en même temps que le précipité.

D'autres expériences de M. Paul Bert étaient d'ailleurs assez probantes pour qu'il ne dût pas se ranger si facilement à l'avis de M. Pasteur. A du sang charbonneux rempli de Bactéries, il ajoute lentement de l'alcool absolu jusqu'à ce que la quantité du liquide soit quadruplée ; puis il filtre le mélange et sèche dans le vide le coagulum préalablement bien lavé dans l'alcool. Ce coagulum injecté sous la peau d'un cochon d'Inde le tua rapidement et le sang de celui-ci donna le charbon à un autre cochon d'Inde et à un chien ; cependant ni le sang du premier cochon d'Inde, ni celui du second et du chien ne contenaient de trace de Bactéries ; d'où la conclusion bien légitime de M. Bert que l'agent infectieux est non pas les Bactéries, mais un principe isolable à la façon de la diastase et autres ferments solubles.

Nous ne savons pas si d'autres expériences ont été faites dans la même direction, mais nous croyons que c'est dans cette voie que les travaux relatifs à la question qui nous occupe devraient être conduits. Si l'on parvient à produire à volonté le charbon à l'aide du sang charbonneux dépourvu de Bactéries et que le sang des animaux infestés ne présente pas de Bactéries, on sera bien forcé d'admettre que la Bactérie n'est pas l'agent actif. Si l'on prétend avec M. Pasteur que le sang charbonneux privé de Bactéries contient des germes, il faudra que l'on montre dans le sang de l'animal inoculé et devenu charbonneux les Bactéries issues de ces germes ou ces germes eux-mêmes, assez nombreux pour que leur existence compromette la vie des animaux qui les logent.

Une objection importante, en effet, peut être faite à la théorie de M. Pasteur. Si, comme il l'admet, les Bactéries sont *seules* les agents actifs de l'infection charbonneuse, il faut expliquer de quelle façon elles tuent l'animal infesté. Agissent-elles, comme l'a prétendu M. Toussaint, d'une façon mécanique, en obturant les capillaires de l'intestin, des poumons et d'autres organes, et en jouant le rôle d'embolies capillaires ? Cette interprétation est peu d'accord avec un grand nombre de cas de charbon bien observés, dans lesquels ou bien le sang ne contenait pas du tout de Bactéries, comme ceux de M. Bert, ou bien n'en contenait qu'une

quantité relativement trop peu considérable pour que ces petits organismes pussent agir mécaniquement.

Donnent-elles la mort, ainsi que l'a prétendu M. Pasteur, en absorbant dans le sang des malades l'oxygène nécessaire à leur respiration, oxygène dont elles privent les éléments anatomiques? Ce mode d'action concorde encore fort peu avec les cas que nous venons de signaler. Elle se trouve encore très nettement contredite par certaines observations récentes de M. Chauveau, par celles de M. Toussaint, relatives à la vaccination charbonneuse et par celles de M. Pasteur lui-même sur la vaccination du choléra des poules. M. Chauveau a montré, en effet, que l'on pouvait impunément inoculer aux moutons de l'Algérie le sang chargé de Bactéries des moutons charbonneux de France. Si les Bactéries n'agissent que mécaniquement ou en prenant au sang son oxygène, il est difficile d'admettre qu'elles ne trouvent pas dans le sang des moutons algériens l'oxygène nécessaire à leur respiration; on doit admettre plutôt que si le sang des moutons algériens résiste à l'inoculation du sang charbonneux et si les Bactéries ne s'y développent pas, ce dont ne parle pas d'ailleurs M. Chauveau, c'est que la constitution de ces animaux leur permet de résister à l'action du principe morbide ou que les Bactéries n'y trouvent pas un milieu suffisamment favorable à leur développement; on sait, en effet, que les Champignons du Muguet et d'autres végétaux parasites ne vivent bien que dans les organismes déjà affaiblis. Les parasites ne peuvent pas prendre le dessus sur les organismes robustes et finissent par disparaître avant d'avoir pu déterminer des accidents graves.

Il est également difficile de faire accorder la théorie d'après laquelle les Bactéries agiraient en enlevant aux globules sanguins leur oxygène, avec les faits de vaccination qui ont été signalés dans ces derniers temps par M. Pasteur, par M. Toussaint et par quelques autres observateurs. On ne comprendrait pas, en effet, que des inoculations successives de Bactéries charbonneuses faites dans des conditions déterminées fussent suffisantes pour priver les Bactéries de la propriété d'absorber l'oxygène du sang.

Il faut donc chercher ailleurs une explication de l'action des Bactéries dans les maladies infectieuses, en admettant que ces organismes existent constamment et nécessairement dans ces maladies. Deux hypothèses se présentent à l'esprit et ont leurs partisans convaincus.

D'après l'une de ces hypothèses, les Bactéries que l'on trouve dans le sang des animaux atteints de charbon ou d'autres maladies infectieuses ne seraient que des épiphénomènes, c'est-à-dire que les Bactéries ne se développeraient que parce que l'organisme serait déjà malade. Cette hypothèse a été soutenue très récemment par M. Lewis. Cet auteur invoque à l'appui de sa manière de voir le fait que les *Spirilla* de la fièvre récurrente existent dans le sang pendant les accès de fièvre, tandis qu'ils disparaissent dans l'intervalle des accès. Il fait remarquer que si le *Spirillum* était la cause de la maladie, il serait difficile de comprendre qu'il ne se formât qu'au moment des accès, c'est-à-dire alors que la maladie offre sa plus grande intensité ; il devrait incontestablement exister auparavant ; il est plus facile d'admettre qu'il ne prend tout son développement que lorsque le milieu est favorable, c'est-à-dire pendant l'accès, tandis que dans l'intervalle, le milieu étant moins favorable, il se détruit plus ou moins complètement, ou se divise en spores, ce qui ne se produit chez ces êtres que quand leur vie est difficile. Beaucoup d'autres faits analogues pourraient être invoqués à l'appui de l'hypothèse dont nous parlons. Nous n'en rapporterons qu'un seul qui est de la plus haute importance. « Il a été prouvé, dit M. Lewis, que les tissus vivants du corps peuvent, dans certaines circonstances, lorsqu'ils sont excités par des irritants purement chimiques, tels qu'une forte solution d'iode ou d'ammoniaque, sécréter un liquide qui, lorsqu'il est transmis d'un animal à l'autre, n'est pas moins virulent que l'exsudation consécutive à l'introduction dans l'organisme d'une substance fourmillant de *Bacilli*. » Des observations sur ce sujet ont été publiées par beaucoup d'expérimentateurs ; le docteur Cunningham et moi-même nous rappelons avoir trouvé un grand nombre de Bactéries dans le sang d'un chien que les irritants chimiques firent mourir. Ces Bactéries ne pouvaient pas avoir causé la mort ; elles ne provenaient pas non plus de l'ammoniaque employée pour produire l'inflammation. Il semblerait, d'après ces résultats, que les éléments et les tissus vivants du corps ont dans l'élaboration des poisons septiques une bien plus grande part qu'on ne leur en assigne d'ordinaire. » Il resterait à voir si les Bactéries développées dans les conditions dont parle Lewis ne seraient pas aptes à transporter en dehors de l'organisme devenu malade à la suite des irritants chimiques le principe nocif produit par cet organisme.

Cela nous conduit à envisager une deuxième hypothèse vers laquelle nous penchons beaucoup et qui consisterait à admettre que, dans la transmission des maladies infectieuses, les Schizomycètes ne sont que des agents de transport d'un principe actif étranger à eux et existant dans le liquide sanguin des animaux malades, mais susceptible de s'accumuler, de se condenser pour ainsi dire dans les Schizomycètes, comme certains autres produits végétaux ou animaux se condensent dans la membrane ou le protoplasma des cellules. Cette hypothèse nous paraît être en complet accord avec des observations très importantes de Panum sur la transmission de l'infection putride, recherches confirmées par d'autres observateurs et notamment par MM. Lewis et Cunningham, et résumées par M. Lewis de la façon suivante : « Panum observa que le coagulum que produit en bouillant un liquide injecté est plus virulent que le liquide lui-même. Les principaux faits démontrés par lui peuvent se résumer ainsi : 1° le liquide parfaitement clair qu'on peut obtenir en filtrant des solutions de substances animales putréfiées à travers plusieurs couches de papier à filtrer communique les mêmes symptômes infectieux que la substance non filtrée ; 2° qu'en faisant bouillir le liquide pendant onze heures on n'altère pas ses propriétés toxiques ; 3° que, bien qu'un extrait alcoolique du liquide soit inoffensif, l'action virulente d'un extrait aqueux du même liquide est très intense. C'est pourquoi Panum conclut qu'un liquide qui peut conserver ses propriétés toxiques après avoir été filtré, bouilli, évaporé au sec, et dont le résidu a été traité par l'alcool froid et par l'alcool bouillant, puis dissous de nouveau et encore filtré, ne peut plus contenir des organismes vivants. »

Des faits également concluants ont été signalés par le docteur W -B. Richardson : il a montré que le liquide sérosanguin de la cavité péritonéale d'un malade atteint de pyoémie communiqua la maladie à plusieurs animaux successivement et que le poison septique qui causait ces désordres pouvait être combiné avec des acides pour former des sels qui conservaient les propriétés infectieuses de la substance primitive. Bergmann est également parvenu à isoler une substance analogue qu'il nomma *leptine* et qui agissait à doses très faibles.

Il est facile d'admettre, nous paraît-il, que si l'organisme vient à produire des principes infectieux de cette nature, ces principes puissent être accumulés par des Bactéries développées consécuti-

vemont à l'infection et que ces Bactéries deviennent dès lors des agents très puissants de transmission de l'infection. Quant au développement rapide des Bactéries dans les organismes malades, il est d'autant plus facile à comprendre que, comme l'ont démontré Lewis et d'autres observateurs, il existe à peu près constamment des Bactéries ou d'autres Schizomycètes dans le sang des animaux et de l'homme les mieux portants; mais, tandis que ces microphytes ne prennent, dans l'état de santé, qu'un faible développement numérique, ils peuvent, au contraire, se multiplier très rapidement dès que, la santé s'altérant, la lutte pour l'existence contre leur hôte leur devient plus favorable.

Tous ces faits et ces considérations suffiront sans doute pour montrer au lecteur que la question du rôle joué par les végétaux inférieurs dans les maladies est loin d'être résolue et qu'elle ne pourra l'être qu'à l'aide de recherches nombreuses et d'expériences conduites, non plus en vue de confirmer une opinion préconçue, comme l'ont été toutes celles de M. Pasteur, mais en vue de découvrir la vérité quelle qu'elle soit.

Quoi qu'il en soit, le nombre des maladies dans lesquelles les Schizomycètes ont été découverts s'accroît chaque jour davantage et le champ des observations s'étend toujours de plus en plus. On a trouvé des microphytes, chez l'homme, dans la fièvre typhoïde, dans la fièvre puerpérale, dans les furoncles et les anthrax, etc., mais partout on ignore le rôle qu'ils jouent dans la production des phénomènes morbides et dans la transmission des maladies.

ABSORPTION ET CIRCULATION DES MATÉRIAUX NUTRITIFS.

1° *Absorption.*

On peut donner le nom d'*absorption* à l'ensemble des phénomènes à l'aide desquels la plante puise dans le milieu extérieur, sol, eau, ou atmosphère, les matériaux nécessaires à sa nutrition, que ces matériaux soient directement utilisables ou qu'ils doivent subir une élaboration préalable dans les cellules vertes; on réserve le terme d'*assimilation* à l'acte par lequel le protoplasma des cellules incorpore à sa propre substance les matériaux élaborés ou naturellement aptes à être directement utilisés pour l'augmentation de sa masse. L'*absorption* n'est, en réalité, qu'un ensemble de phénomènes de diffusion, dans lesquels la compo-

sition chimique du corps absorbant et du corps absorbé joue le plus grand rôle.

Dès le commencement du siècle, Th. de Saussure a montré qu'une plante plongée dans une solution de plusieurs substances différentes absorbe des quantités inégales de chacune de ces substances. On peut ajouter que la même plante, placée dans la même solution, à des moments différents de son existence, n'absorbe pas toujours la même quantité des mêmes principes ; cela est dû à ce que la composition chimique de son protoplasma varie d'un moment à l'autre. A plus forte raison, des plantes différentes se comportent différemment à l'égard de solutions identiques. De Saussure a également prouvé que les solutions absorbées par les plantes sont toujours moins concentrées que celles dans lesquelles les plantes sont plongées ; mais il est un autre fait qu'il ne faut pas non plus perdre de vue et qui est beaucoup plus important, c'est que les plantes accumulent, d'habitude, dans leurs tissus un certain nombre des substances qu'elles absorbent. On sait, par exemple, que les *Fucus* contiennent une quantité d'iode considérable relativement à la très faible proportion de ce corps qui existe dans l'eau de la mer. Il faut évidemment chercher la cause de ces faits dans l'état chimique et moléculaire des cellules absorbantes ; mais si certains principes peuvent ainsi s'accumuler dans les végétaux, il en est d'autres qui, au contraire, paraissent les traverser assez rapidement. En cela les plantes sont tout à fait semblables aux animaux.

Il est une foule de circonstances qui favorisent ou entravent l'absorption, mais comme elles n'ont rien de spécial aux végétaux et rentrent plutôt dans le cadre de la diffusion proprement dite, nous croyons pouvoir les laisser ici de côté.

Les organes d'absorption des végétaux sont particulièrement les racines et les feuilles. Nous devons étudier le rôle de chacune de ces catégories d'organes.

Nous savons déjà que les racines n'absorbent guère que par la surface des poils radiculaires. Les parties vieilles et dépourvues de poils ne jouent à peu près aucun rôle dans l'absorption ; quant à l'extrémité même de la racine protégée par la coiffe dont les cellules se desquament sans cesse, elle ne paraît pas non plus avoir grande importance au point de vue de l'absorption. Les poils radiculaires sont du reste admirablement organisés en vue de l'absorption ; souples et très longs, ils s'enfoncent facilement

dans les interstices des particules du sol et s'appliquent étroitement contre elles, ce qui favorise beaucoup la production des phénomènes de diffusion. Le sol peut, en effet, être considéré comme formé de particules solides, séparées par des couches extrêmement minces d'eau qui est maintenue contre les particules solides par une attraction puissante. Cette attraction devra être vaincue par les poils radiculaires, pour que l'absorption puisse s'effectuer. Ce n'est pas seulement l'eau qui est ainsi fortement retenue par les particules solides du sol; il en est de même d'un grand nombre de principes minéraux que, d'habitude, on considère à tort comme dissous dans l'eau du sol. Du jus de fumier très odorant, contenant un grand nombre de substances diverses, azotées ou non, à l'état de dissolution, étant filtré à travers de la terre de champ, en sort incolore et inodore, et ne contenant plus qu'une très faible partie des principes qu'il renfermait. D'autre part, si l'on fait passer de l'eau pure à travers un sol arable normal, elle n'en sort que très peu chargée des principes, même solubles, contenus dans le sol. La terre se comporte vis-à-vis des principes solubles qu'elle contient comme le fait le charbon vis-à-vis des matières colorantes, des sels et même des gaz contenus dans certaines dissolutions; or, Liebig a montré que « les substances absorbées par le charbon conservent toutes leurs propriétés chimiques, restent ce qu'elles sont, mais perdent leur solubilité dans l'eau ». L'absorption racinaire doit donc porter non seulement sur l'eau du sol, mais encore sur les principes retenus à l'état insoluble par les particules solides du sol. L'absorption de l'eau est facile à expliquer. Les poils radiculaires contiennent un protoplasma beaucoup plus dense que l'eau, et par suite le courant osmotique se fait très puissamment de dehors en dedans; avant que le poil ait absorbé toute l'eau que son protoplasma devrait prendre pour que son pouvoir osmotique ne puisse plus vaincre l'attraction à laquelle l'eau est soumise de la part des particules du sol, les cellules voisines ont emprunté au poil une partie de son eau, et le phénomène continuera avec d'autant plus de rapidité que les cellules se transmettront plus rapidement, de bas en haut, l'eau puisée dans le sol par les poils radiculaires. Grâce à ces échanges, l'équilibre ne s'établit jamais entre les poils radiculaires et le sol, et ce dernier cède son eau aux poils jusqu'au moment où la quantité d'eau est assez réduite pour que l'attraction dont elle est l'objet de la part des particules

solides ne puisse plus être vaineue. C'est alors que la pluie ou l'arrosage deviennent indispensables.

Quant aux principes insolubles que les racines puisent dans le sol, ils ne peuvent être absorbés qu'après avoir été rendus solubles, ce qui s'effectue à l'aide de principes exerétés par les racines. C'est ainsi, par exemple, que le carbonate de chaux, qui est naturellement insoluble est transformé par les racines en bicarbonate et rendu ainsi soluble ; pour cela les racines exercent soit de l'acide carbonique gazeux, soit plutôt un liquide chargé d'acide carbonique. Les racines des plantes parasites absorbent par des procédés analogues l'amidon, le sucre, les graines, l'albumine, etc., des plantes sur lesquelles elles vivent ; cette absorption étant précédée des phénomènes de digestion dont il a été question plus haut.

Les feuilles servent surtout à l'absorption des gaz atmosphériques ; à ce titre elles jouent un rôle important dans la nutrition, car nous savons que les végétaux verts empruntent leur carbone à l'acide carbonique de l'air. Leur rôle dans l'absorption de l'eau est beaucoup moins important, et il a même été complètement nié par certains botanistes ; il est cependant tout à fait incontestable et il a été bien établi par les expériences de M. Bailly, par les miennes et par celles d'un certain nombre d'autres personnes ; mais pour que l'absorption de l'eau par les feuilles s'effectue, il faut, comme pour les racines, que l'organe ne soit pas déjà saturé d'eau.

2^o *Circulation.*

Circulation des liquides venant du sol. — Les matériaux absorbés dans le sol ou élaborés dans les cellules ne peuvent être utilisés par le protoplasma des diverses cellules qu'à la condition d'être transportés dans tous les points de la plante. C'est là ce qui constitue la circulation. Nous étudierons d'abord la circulation des liquides et des substances dissoutes provenant du sol, puis celle des produits élaborés par les cellules.

Après avoir pénétré dans les poils radiculaires par diffusion, l'eau chargée des matières qu'elle tient en dissolution pénètre jusque dans la portion fibro-vaseulaire des racines et s'élève peu à peu, en passant par la tige, jusque dans les feuilles, où les matières minérales et l'eau elle-même subissent les transformations

nécessaires à la formation des aliments véritables de la plante.

De nombreuses et déjà fort anciennes expériences ont mis hors de doute le fait que les liquides venus du sol montent presque exclusivement par la région fibro-vasculaire de la tige. Quand on coupe transversalement tous ces tissus, l'eau cesse de monter en quantité suffisante pour entretenir la vitalité des parties supérieures du végétal; on ne peut pas nier cependant que, même dans ces cas, une certaine quantité de liquide monte par l'écorce en passant de cellule en cellule, ou par les méats intercellulaires. Quant à la partie des faisceaux qui sert plus particulièrement à l'ascension de l'eau, elle a été fort discutée. Dutrochet observa que dans la Vigne les gros vaisseaux servent, au printemps, à l'ascension des liquides du sol, tandis que, plus tard, ces mêmes vaisseaux se montrent uniquement remplis d'air; il constata aussi que le duramen des arbres ne contient pas d'eau et que l'ascension ne se fait que par le bois jeune ou aubier, mais il y a là sans doute une exagération.

Quoi qu'il en soit, les fibres ligneuses représentent les voies habituelles d'ascension des liquides aqueux du sol, soit que l'ascension se fasse dans la cavité même de ces éléments, comme cela a lieu incontestablement au printemps, soit, comme l'a indiqué Hales le premier, que l'eau s'élève de préférence dans l'épaisseur même des parois cellulaires, ce qui a été incontestablement démontré par ses expériences et par celles de Jamin et d'Hofmeister.

Des expériences de Dutrochet ont montré que l'ascension de l'eau se fait dans le bois suivant une direction exactement verticale. Une branche de Vigne étant séparée du cep au printemps, alors qu'elle est remplie de liquide en voie d'ascension, si on la courbe dans le sens de sa longueur, on voit le liquide sourdre au niveau de ses deux extrémités par les gros vaisseaux du bois; mais les gouttelettes n'apparaissent que sur la partie de la section correspondant à la concavité de la branche, parce que les vaisseaux de cette face du rameau ont seuls été comprimés par la courbure. Une seconde expérience de Dutrochet est encore plus démonstrative: il coupe transversalement, au printemps, une branche de Vigne de l'année précédente; la sève coule aussitôt, abondamment, par la surface de section. Il fait alors à la tige une entaille qui pénètre jusqu'à la moelle, et qui est située à 1 pied environ au-dessous de l'extrémité tronquée; à l'instant,

la sève cesse de couler par la partie de cette extrémité correspondant en ligne droite à l'entaille. Il pratique une autre entaille à 1 pouce au-dessous de la première sur un autre côté de la tige ; la sève cesse de couler par la partie de l'extrémité sectionnée qui correspond à cette deuxième entaille. Ces deux entailles intéressant les deux tiers de la circonférence de la tige, il en fait une troisième un peu plus bas que la seconde et en face du tiers de la surface de section par lequel la sève continue à s'écouler. Après cette troisième entaille, tout écoulement de la sève cesse. Ces faits montrent bien que l'ascension des liquides dans le bois des tiges s'effectue en ligne droite ; car s'il en était autrement, comme les entailles ne sont pas faites à la même hauteur, l'eau pourrait toujours monter en zigzag par les portions du bois restées intactes. Une autre expérience, faite par Hartig, conduit au même résultat. Pendant la période de l'ascension la plus active de la sève, il pratique dans un tronc d'arbre deux canaux transversaux disposés en croix ; il bouche trois des ouvertures externes de ces canaux et adapte à la quatrième un tube rempli de pyrolignite de fer. Cette solution remplit les quatre canaux, puis s'élève perpendiculairement dans le tronc de l'arbre et parvient jusqu'aux derniers rameaux en colorant le bois qu'elle traverse ; or, ce dernier n'offre de coloration que dans les portions situées au-dessus des quatre canaux transversaux. Quant à celles qui correspondent aux intervalles des quatre canaux, elles restent incolores.

Nous devons maintenant aborder l'étude des causes qui déterminent l'ascension de l'eau du sol dans les racines d'abord, puis dans les parties aériennes des plantes.

La première de ces causes est l'*absorption radiculaire*. Son rôle a été bien mis en relief par Dutrochet à l'aide de l'expérience suivante : « Je choisis, dit-il, au printemps, une tige de Vigne longue de 6 pieds, et j'en tronquai l'extrémité de laquelle la sève s'écoula goutte à goutte d'une manière continue. Alors, je fis couper d'un seul coup cette tige auprès du sol ; à l'instant l'écoulement de la sève par l'extrémité supérieure de la tige tronquée cessa d'avoir lieu, ce qui me prouva que la force impulsive n'avait point son siège dans les organes de la tige ; je vis même que ces organes étaient entièrement passifs dans cette circonstance, car la sève qu'ils contenaient s'écoulait goutte à goutte par l'effet de la pesanteur ; et cette émission avait lieu par celle des extrémités que je tenais en bas. Cependant, la portion de la tige restée dans

le sol continuait de verser de la sève. Je fis enlever la terre qui la recouvrait ainsi que la racine, et je coupai transversalement cette dernière. La sève s'écoula seulement de la partie inférieure de la racine restée implantée dans le sol. Je poursuivis cette recherche par des sections toujours pratiquées plus bas sur une des racines, et je parvins ainsi jusqu'aux radicelles : il me fut prouvé par là que la cause impulsive qui opérait l'ascension de la sève avait son siège dans les extrémités des racines ou dans le chevelu. » Hofmeister considère l'extrémité jeune et en voie d'accroissement de la racine comme la seule portion active de ces organes, s'appuyant sur ce fait qu'une racine ne fonctionne énergiquement que pendant la période de la croissance.

Quoi qu'il en soit de cette manière de voir, le liquide du sol attiré dans les cellules absorbantes des racines s'y accumule et détermine une distension considérable de leurs parois, à la suite de laquelle l'eau les traverse pour passer dans les cellules voisines, moins turgescents, où elle est attirée par un protoplasma encore très dense. De cellules en cellules, l'eau parvient ainsi jusque dans les vaisseaux et les fibres ligneuses de la racine, dans lesquels elle est poussée de bas en haut par les nouvelles quantités de liquide que les cellules les plus superficielles puisent sans cesse dans le sol. Il se produit ainsi, dans les petites racines, une poussée de bas en haut, qui fait monter l'eau dans les racines principales, dans la tige et dans les rameaux, jusqu'à une certaine hauteur ; si pendant cette ascension on coupe la tige transversalement, le liquide s'échappe, comme nous l'avons vu plus haut, par les ouvertures béantes des éléments du bois et constitue ce que l'on a nommé les *pleurs* des plantes.

Pour démontrer l'existence de la poussée de bas en haut, dont nous avons parlé plus haut, et les phénomènes de tension des parois cellulaires qui en sont le point de départ, Hofmeister emploie un petit appareil extrêmement simple et qui met en relief toute la marche des phénomènes. Un tube en verre, cylindrique, long de 3 ou 4 centimètres, est fermé à une de ses extrémités par un morceau de vessie de porc solidement fixé. On le remplit alors d'une solution épaisse de gomme ; on ferme son autre extrémité avec une membrane de vessie et on y adapte une coiffe en caoutchouc munie d'un petit prolongement tubuleux dans lequel s'adapte un tube en verre, étroit et soudé à la base de façon à être vertical lorsque l'appareil est couché horizontalement. Ce dernier

est plongé alors dans un verre rempli d'eau pure ; il s'établit un courant endosmotique très prononcé ; l'eau pure pénètre dans le cylindre rempli de solution gommeuse ; les membranes qui ferment les deux extrémités du cylindre ne tardent pas à être poussées de dedans en dehors par le liquide qui s'accumule dans la cavité du cylindre ; puis le liquide traverse la membrane située à l'extrémité qui correspond au tube vertical ; il monte dans ce dernier et ne tarde pas à sortir par son extrémité supérieure, qui est effilée et ouverte.

Les expériences faites dans le but de mesurer la force des racines sont toutes établies sur le même principe. On coupe transversalement une tige, à une petite distance au-dessus du sol ; on adapte à la surface de section, à l'aide d'un manchon en caoutchouc, un tube en verre deux fois recourbé sur lui-même. La première branche, qui est adaptée à la tige, est verticale, la deuxième branche est descendante et la troisième est ascendante. La partie inférieure de ces deux dernières et le coude qui les réunit sont remplis de mercure. Ce dernier, avant l'expérience, est au même niveau dans les deux branches. L'espace compris entre la surface du mercure dans la branche descendante du tube et la surface de section de la tige doit être rempli d'eau. Si on laissait de l'air dans cet espace, une partie de l'oxygène serait absorbée par la plante, et le mercure s'élèverait dans la branche correspondante, par suite de la diminution de pression. L'appareil étant en place, l'eau qui monte dans le végétal et qui sort par la surface de section de la tige s'accumule dans la première branche, en s'ajoutant à l'eau qu'elle contient, et le mercure s'abaisse dans l'une des branches de l'appareil, tandis qu'il s'élève dans l'autre. La différence de niveau indique la valeur de la pression exercée par la sève qui sort et par suite la force approximative des racines. Tant que le mercure s'élève dans la troisième branche, la force des racines est évidemment supérieure à la pression mercurielle ; mais quand cette dernière a atteint un certain chiffre, elle arrête l'écoulement du liquide par la surface sectionnée de la plante. La force des racines et la pression mercurielle se font alors équilibre, et il suffit de mesurer la hauteur de la colonne mercurielle soulevée pour connaître la pression produite dans la plante par la force des racines. Dans ce calcul, on néglige forcément la pression due à la capillarité et à l'imbibition qui s'exercent dans les racines et dans la base de la tige.

A l'aide de ces expériences, on a pu constater que la pression de bas en haut peut être suffisante pour faire équilibre à une colonne d'eau de plus de 36 pieds de haut, et pourrait élever les liquides du sol jusqu'à une hauteur de 10 mètres. Dans les petites plantes, cette action peut donc être suffisante pour expliquer l'ascension des liquides du sol jusque dans les organes supérieurs. Si la force des racines ne peut pas faire davantage, c'est qu'elle est contre-balancée par la pression qu'exerce de haut en bas la colonne liquide qu'elle soulève. Si donc la force des racines existait seule, elle serait incapable de faire monter l'eau jusque dans le sommet d'un grand nombre d'arbres et de lianes. Par suite aussi de la résistance qu'oppose à la force des racines la colonne liquide soulevée par elle, cette force doit être d'autant moins manifeste qu'on essaye de la constater sur un point plus élevé du végétal. C'est en effet ce que confirme l'expérience. Plus on place haut sur la tige le manomètre et moins est élevée la colonne de mercure soulevée par la sève.

L'ascension des liquides du sol est beaucoup favorisée par la capillarité des éléments anatomiques et par l'air qu'ils contiennent.

En premier lieu, on sait que l'eau monte d'autant plus haut dans un tube capillaire que celui-ci est alternativement dilaté et rétréci. Or, les fibres ligneuses étant fusiformes et communiquant les unes avec les autres par leurs ponctuations, l'ensemble des tubes capillaires qu'elles forment peut être considéré comme offrant des renflements et des rétrécissements alternatifs.

En second lieu, l'ascension des liquides dans les tubes capillaires est favorisée encore davantage par la présence de bulles d'air alternant avec le liquide. M. Jamin a montré que dans un tube capillaire offrant des étranglements et des renflements alternatifs, si les premiers renferment de l'eau et les seconds de l'air, l'adhésion du liquide aux parois du tube devient assez forte pour résister à des pressions considérables. Avec un tube offrant huit renflements, le liquide résistait à une pression de deux atmosphères ; mais si l'on enlevait l'air et si l'on rendait la colonne d'eau continue, le liquide s'écoulait avec la plus grande facilité. Il a prouvé aussi que des phénomènes analogues se produisent dans un tube capillaire de diamètre uniforme, qui contient des gouttes d'eau alternant avec des bulles d'air. Or, il est rare que les fibres ligneuses ne se trouvent pas dans ces conditions.

L'imbibition joue dans l'ascension des liquides un rôle plus important encore peut-être que la capillarité. Beaucoup de faits montrent que les liquides montent non seulement dans la cavité des éléments anatomiques du bois, mais encore dans l'épaisseur même des membranes de ces éléments. Quand on plonge un morceau de bois dans une solution colorée, il est facile de voir que les membranes des fibres ligneuses ne tardent pas à être imprégnées de la matière colorante. L'énergie de l'action de l'imbibition a été bien mise en relief par Jamin. Lorsqu'on plonge un morceau de craie dans l'eau, cette dernière imbibe la craie en chassant l'air devant elle, et l'air expulsé peut arriver à faire équilibre à une pression de plusieurs atmosphères. Avec un tube plein d'amidon et imbibé d'eau, la pression de l'air expulsé était, au bout de quelques jours, de six atmosphères. L'imbibition de certaines substances par l'eau s'effectue avec une telle énergie, qu'il se fait, d'ordinaire, un dégagement de chaleur très marqué. J. Sachs dit avoir vu le thermomètre s'élever de 2 degrés sous l'influence de l'imbibition de la fécule par l'eau. Pour donner une idée du mouvement de l'eau à travers un corps solide qu'elle imbibe, Jamin remplit deux vases poreux de gypse trituré, puis il réunit les orifices des deux vases à l'aide d'un tube en verre long de plus de 1 mètre, également rempli de gypse pulvérisé; il plonge ensuite l'un des vases dans du sable humide; le liquide traverse les parois poreuses du vase, puis imbibe le gypse qui remplit ce vase, monte le long du tube en verre et va imbiber le gypse du second vase. L'ascension du liquide dure tant que le sable est humide. On peut, à l'aide du manomètre, constater que l'eau produisant cette imbibition fait équilibre à une pression de plusieurs atmosphères.

Des faits analogues peuvent être observés dans les végétaux.

L'endosmose joue encore un rôle important dans l'ascension des liquides. Nous avons vu que c'est à elle qu'est due le phénomène désigné sous le nom de *poussie* des racines. Mais son action se produit encore, sans nul doute, dans toutes les parties du végétal. M. Pettigrew a émis l'idée, sans doute en partie exacte, que les éléments des végétaux constituent un système de siphons destiné à élever et en même temps à faire descendre les liquides dans la plante. « Les feuilles, dit-il, possèdent un riche réseau anatomique de vaisseaux et d'organes que Herbert Spencer tend à regarder comme des organes absorbants. L'auteur veut parler

des terminaisons des faisceaux dans le parenchyme foliaire, terminaisons souvent renflées et formées d'éléments courts qui enfoncent leurs extrémités coniques entre les cellules parenchymateuses. Ces mêmes terminaisons ont été indiquées par H. Spencer dans les racines renflées et gorgées de sucs des Navets, dans les tiges des *Cactus*, etc. Herbert Spencer les considère comme destinées à absorber rapidement les liquides contenus dans les cellules parenchymateuses avoisinantes. Des organes absorbants semblables existent dans la tige et dans les racines. Ils unissent les faisceaux vasculaires entre eux et me paraissent de la sorte les convertir en un système de siphons, dont les extrémités sont dirigées alternativement vers les feuilles et les racines. Si une endosmose intense se produit à l'extrémité du siphon contenue dans la racine, un phénomène semblable peut également se produire dans son extrémité foliaire : la direction du courant sera renversée; mais des forces opposées peuvent agir sur les côtés opposés d'un cercle et cependant agir avec harmonie. Si les courants sont unis par des orifices dirigés vers des directions opposées, et que les deux systèmes de siphons ainsi formés soient anastomosés, un mouvement circulaire des sucs nutritifs, analogue à celui qui existe chez les animaux, pourra être établi. En réunissant ces deux systèmes de siphons, nous obtenons une circulation continue, à la fois vers les feuilles et vers les racines, et susceptible d'être interrompue en même temps dans les deux directions. La circulation peut ainsi, suivant les circonstances, être accélérée ou ralentie. Cela explique comment les colonnes mobiles des liquides peuvent se balancer l'une l'autre, osciller, ou se mouvoir pendant un certain temps et dans une direction opposée pendant une autre période. Cela montre aussi comment la circulation peut être influencée dans toute son étendue par un excitant appliqué sur un point quelconque de son parcours; comment les liquides peuvent entrer par les racines et s'échapper par les feuilles, ou inversement; comment aussi il peut s'établir des courants croisés; et enfin cela fournit une explication des mouvements qui existent dans les vaisseaux laticifères et dans chaque cellule. C'est aussi grâce à cette disposition qu'un excès d'humidité du sol ou de l'air peut passer à travers la plante dans l'une ou l'autre direction; l'eau du sol s'élevant jusque dans les feuilles, où elle est exhalée; l'excès d'humidité de l'atmosphère entrant dans les feuilles et s'échappant par les racines. Dans l'un et l'autre cas, c'est l'en-

dosmose qui agit. Lorsque le liquide monte des racines, c'est que l'endosmose agit pour l'élever ; lorsque le liquide descend des feuilles, c'est que l'endosmose l'attire vers le bas. Lorsque le liquide le plus dense est en haut, le courant est ascendant ; lorsqu'il est en bas, le courant est descendant. Mais une fois les courants établis, ils peuvent agir avec harmonie. Ce n'est pas tout. Il peut arriver qu'un courant endosmotique allant dans une certaine direction coïncide avec un courant exosmotique ayant une direction semblable ; les deux peuvent alors marcher ensemble. Dans ce cas les liquides se fondent passagèrement, d'une façon plus ou moins complète, disposition qui explique chaque forme et variété de mouvements offerts par les plantes. »

L'auteur, commettant une erreur dans laquelle Herbert Spencer est tombé avec lui, paraît admettre que les mêmes éléments, c'est-à-dire les vaisseaux du bois, servent de passage aux liquides venant du sol et aux matériaux venant des feuilles ; il ne distingue pas suffisamment ces deux sortes de liquides, pourtant bien différents, ou plutôt semble ne s'occuper que des liquides du sol et de l'atmosphère ; mais, en négligeant ces erreurs, il nous paraît qu'on doit tenir quelque compte de sa manière de voir, qui, au point de vue purement physique, est parfaitement justifiable par les notions que nous possédons sur l'endosmose. On sait, par exemple, que si l'on plonge dans un vase rempli d'eau pure un tube fermé dans le bas par une membrane animale et rempli d'une solution de gomme ou de sucre, l'eau du vase, pénétrant par endosmose dans le tube, le niveau s'élèvera rapidement dans ce dernier. Si, au contraire, on place un tube rempli d'eau pure dans une solution de gomme, le niveau de l'eau s'abaissera rapidement dans le tube. Dans les végétaux, il paraît bien se passer des phénomènes analogues. En ce qui concerne l'eau venant du sol, il est incontestable qu'elle pénètre dans les poils radiculaires, attirée par les liquides denses qui remplissent ces poils. Poussée ensuite de bas en haut dans les éléments ligneux des racines par la nouvelle quantité de liquide que les racines puisent sans cesse dans le sol, montant aussi dans les vaisseaux et les fibres ligneuses par capillarité et par imbibition, et ayant été dépouillée sur son trajet d'une partie de ses éléments solides, elle parvient aux feuilles avec une faible densité ; là elle se trouve en contact avec des cellules parenchymateuses riches en protoplasma dense, et par suite exerçant sur elle une action endosmo-

tique puissante qui accélère beaucoup son mouvement d'ascension.

Un raisonnement analogue peut être fait pour ce qui concerne les liquides tenant en dissolution les matières nutritives fabriquées dans les feuilles. Les cellules des feuilles étant toujours riches en eau, les matières solubles qu'elles fabriquent sont dissoutes dans un liquide plus aqueux que celui des cellules cambiales des rameaux et des cellules jeunes des bourgeons. Les cellules en voie de multiplication de ces derniers organes sont, en effet, si riches en protoplasma, qu'elles ne contiennent même pas encore de sue cellulaire. Il en est de même des cellules des extrémités des innombrables radicules de la plante. Toutes ces cellules, riches en plasma dense, attirent vigoureusement, par endosmose, de proche en proche, le liquide nutritif très aqueux contenu dans les cellules des feuilles. Un deuxième courant se produit ainsi des feuilles vertes et en plein fonctionnement chlorophyllien vers tous les tissus formés de cellules jeunes, à protoplasma dense, et, si nous n'envisageons momentanément que le système radiculaire, nous pouvons admettre sans hésitation qu'un courant de liquide nutritif devra s'établir des feuilles vers les radicules, en suivant les cellules cambiales et les éléments cribreux du liber. Entre les racines et les feuilles, nous aurons ainsi le double courant en siphon dont parle M. Pettigrew, l'une des branches du siphon étant représentée par le bois, et l'autre par le cambium et le liber, et les deux branches communiquant l'une avec l'autre, en haut par les cellules parenchymateuses des feuilles, en bas par les cellules parenchymateuses des radicules.

M. Spencer a également signalé, parmi les causes qui favorisent l'ascension des liquides du sol, les mouvements de courbure imprimés aux plantes par le vent. Cette manière de voir trouve son point d'appui dans l'expérience suivante. L'auteur coupe sur un Laurier deux rameaux aussi semblables que possible, et plonge les extrémités coupées dans la même solution de campêche; mais l'un des rameaux est laissé en repos, tandis que l'auteur détermine l'autre à se courber alternativement en avant et en arrière, soit en le frappant doucement, soit en le tendant avec les doigts. Au bout d'une heure, le liquide coloré s'était élevé, dans le rameau oscillant, trois fois plus haut que dans le rameau tenu immobile. Il obtint des résultats analogues avec des pétioles et des

feuilles, mais la différence était moins marquée avec des tissus aqueux.

Il y a une quinzaine d'années, M. Bœhm émit l'idée que l'ascension de l'eau dans les plantes était due non pas aux causes dont nous venons de parler, mais à la seule pression atmosphérique, favorisée par la transpiration. Il s'est efforcé de prouver que, « dans les tissus parenchymateux remplis de sève, le mouvement de l'eau, provoqué par la transpiration, est une fonction de l'élasticité des parois cellulaires et que, dans les cellules à parois rigides, l'élasticité de celles-ci est remplacée par celle de l'air renfermé dans les cellules ». Nous croyons inutile d'entrer ici dans aucun détail relativement à cette manière de voir, qui nous paraît loin d'être démontrée.

Ce qui est bien incontestable, c'est que les bulles d'air contenues dans les fibres et les vaisseaux du bois subissent, sous l'influence des variations de la température extérieure, des modifications incessantes de volume qui ne sont pas sans jouer un certain rôle dans la marche des liquides. M. Sachs a montré (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 253) que le bois des différents arbres, frais ou même en partie desséché, laisse échapper du liquide lorsqu'on élève la température autour de lui, ou au contraire absorbe le liquide mis à sa disposition si l'on abaisse la température. Chacun sait qu'un morceau de bois imparfaitement sec, mis au feu, rejette, par ses deux extrémités, une grande quantité de liquide mêlé de bulles de gaz. « Le meilleur moyen, dit Sachs (*Physiol. végét.*, trad. fr., p. 242), d'observer ces phénomènes est de prendre, au printemps, des rameaux frais de 20 à 30 centimètres de long et de 2 à 3 centimètres de diamètre, et de les plonger dans de l'eau à 20 ou 25 degrés centigrades, de telle façon qu'une des extrémités, dont la coupure soit bien franche, s'élève au-dessus du niveau; l'eau ne tarde pas à sortir du bois et se rassemble en une grosse goutte sur la surface de section, en même temps que des deux bouts s'échappent de nombreuses petites bulles d'air. Si maintenant on place le rameau, exactement dans la même position, dans l'eau à 0 ou à 4 degrés, on verra bientôt l'eau qui en était sortie rentrer dans le bois, de telle sorte que la surface de section finira par être parfaitement sèche. » En pesant ces morceaux de bois avant et après les avoir plongés, soit dans l'eau chaude, soit dans l'eau froide, l'auteur déterminait la quantité de liquide éliminé ou absorbé, suivant que l'eau était chaude ou froide.

Il est fort possible que, dans beaucoup de cas, les pleurs des végétaux soient dus non à la poussée des racines, mais à une simple dilatation de l'air contenu dans les vaisseaux. Ce qui tend à le prouver, c'est que, dans certains cas, les pleurs s'arrêtent lorsque la température de l'air s'abaisse, sans que cependant celle du sol ait encore subi de variation sensible. On peut, sur la section transversale d'un végétal, mesurer, à l'aide d'un manomètre à mercure, la variation de pression déterminée dans le bois par l'élévation ou l'abaissement de la température ambiante, la pression augmentant quand la température s'élève et diminuant quand la température s'abaisse, en même temps que la surface de section rejette de l'eau dans le premier cas et en absorbe dans le second.

Il est donc bien incontestable que l'élasticité de l'air contenu dans les végétaux joue quelque rôle dans la circulation des liquides, mais il ne faudrait peut-être pas exagérer l'importance de ce rôle, et tout au moins rien ne prouve que l'air agisse comme le voudrait Bøhm, c'est-à-dire en comprimant, lorsqu'il se dilate, une couche de liquide qui entourerait chacune de ses bulles. Il est bien plus probable qu'il y a alternance des bulles d'air et des gouttes de liquide, les unes et les autres passant de fibres en fibres par les ponctuations, jusqu'à ce qu'elles s'échappent par les orifices des surfaces de section.

La circulation des liquides doit certainement aussi être provoquée, dans une certaine mesure, par les mouvements gazeux que détermine dans le bois des plantes le phénomène de thermo-diffusion si bien étudié, dans ces dernières années, par M. Merget, et sur lequel nous aurons à nous étendre plus bas.

Quelle que soit l'énergie de toutes les causes déterminantes de l'ascension de l'eau, endosmose et diffusion, poussée des racines, capillarité, imbibition des parois des éléments du bois, élasticité de l'air sous l'influence des variations de température et mouvements déterminés par la thermo-diffusion, quelle que soit, dis-je, l'intensité de chacune de ces actions, l'ascension des liquides ne peut se produire d'une façon constante qu'autant que la transpiration s'effectue à la surface des feuilles et de tous les jeunes organes avec une certaine intensité. Toutes les causes modificatrices de la transpiration agissent donc, d'une façon indirecte, sur l'ascension des liquides, et, par l'intermédiaire de celle-ci, sur l'absorption dont les racines sont le siège. Deux cas extrêmes peuvent, en ce

qui concerne les rapports existants entre l'absorption des racines et la transpiration, se présenter.

Dans le premier cas, l'absorption est plus abondante que la transpiration. Dans ce cas, les éléments ligneux des racines et des organes aériens se gorgent d'eau, et finalement le poids de la colonne liquide contenue dans ces organes, agissant sur les radicules, modère ou arrête complètement l'absorption. Cette condition se trouve remplie, dans la majorité des plantes ligneuses, au printemps, alors que, les feuilles n'étant pas encore développées, les racines commencent cependant à absorber, avec une grande activité, les liquides du sol. L'eau, qui s'accumule, à cette époque, dans les parties aériennes de la plante, exerce sur les bourgeons une pression de bas en haut, qui peut être fort considérable et qui n'est pas étrangère à leur rapide développement. M. Bœhm a constaté que des rameaux détachés d'un arbre et plongés par leur extrémité sectionnée dans de l'eau soumise à la pression d'une colonne mercurielle de 7 à 40 pouces offraient un développement plus rapide de leurs bourgeons qu'à l'état normal.

Quand l'absorption par les racines est plus rapide que la transpiration, on constate un autre phénomène, qui indique bien la réplétion du système ligneux du végétal : l'eau s'échappe, au niveau des feuilles, par les stomates les plus voisins des terminaisons des faisceaux fibro-vasculaires, stomates souvent très larges. Ce fait est très fréquemment offert par les jeunes plantes, dont les racines sont beaucoup plus développées relativement que les feuilles, et dans lesquelles, par suite, l'absorption est plus intense que la transpiration.

La saturation de l'atmosphère par la vapeur d'eau a une influence considérable sur l'exsudation aqueuse des feuilles. Il n'est pas rare de voir, le soir, à l'entrée de la nuit, lorsque la rosée commence à tomber, les feuilles des Graminées et de certaines autres plantes herbacées exsuder, au niveau de leurs extrémités et de leurs bords, des gouttelettes de liquide qu'il est facile de confondre, au premier abord, avec la rosée, mais qui proviennent bien réellement des extrémités des faisceaux. La vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère étant, à ce moment, condensée, par suite de l'abaissement de la température, la partie aérienne de la plante se trouve enveloppée d'un air humide, et sa transpiration diminue beaucoup, tandis que, la température du sol n'ayant encore que peu varié, les racines continuent à absorber l'eau avec la même

énergie que dans la journée. Les expériences faites par divers observateurs sur l'exsudation des feuilles des Aroïdées, et particulièrement du *Colocasia esculenta*, ont montré aussi que ce phénomène se produit particulièrement pendant la nuit. Le phénomène s'arrêterait le matin, tandis que, à ce moment, la transpiration redevient active. Cependant Ramey a observé et nous avons nous-même constaté avec lui, pendant tout un été, une exsudation abondante de gouttelettes par des feuilles très développées de *Proteinophallus Rivieri*, en plein soleil, lorsqu'on arrosait la plante assez abondamment pour que l'absorption des racines fût supérieure à l'évaporation.

La saturation de l'atmosphère par la vapeur d'eau et l'élévation de la température du sol agissent, d'après les expériences qui ont été faites, d'une façon prépondérante sur la production du phénomène d'exsudation. Unger a montré que le *Richardia æthiopica* exsude de l'eau par ses feuilles toutes les fois qu'on le recouvre d'une cloche destinée à empêcher la dispersion de la vapeur émise par la plante et par suite à saturer son atmosphère ambiante. Sachs a montré d'autre part que, en élevant la température du sol dans lequel étaient plantés de jeunes pieds de *Brassica Napus*, de Blé, etc., recouverts d'une cloche, on déterminait rapidement l'exsudation de gouttes d'eau au niveau du bord des feuilles.

L'eau qui exsude de la sorte est toujours très peu riche en matières étrangères.

M. Musset a récemment publié un fait qui ne manque pas d'intérêt au point de vue qui nous occupe ici : « Le 22 août dernier, dit-il, à quatre heures du soir, par un temps calme, une température à l'ombre de 24 degrés centigrades et un ciel pur, je fus frappé des évolutions des moucheron sur une des branches étalées de deux Sapinettes, variété d'*Abies excelsa*. A l'entour de quelques ifs, sur un Tilleul et deux pieds très vieux d'*Althæa frutex*, et quelques autres essences, je remarquais de semblables tourbillons d'insectes, mais moins nombreux ; j'aperçus alors, tombant sous forme de pluie, une immense quantité de gouttelettes très limpides, qui, traversant les rayons du soleil, tamisés par les branches feuillues des Sapinettes, devenaient visibles. La même observation put être répétée pendant quinze jours, à toute heure de la journée, souvent bien avant dans la nuit, à la lumière d'une lampe. Si, par les journées chaudes, mais avec un ciel laiteux, on ne peut apercevoir la chute d'aucune gouttelette, il est facile d'en constater

la réalité en étendant une étoffe de soie de couleur sombre. » L'auteur attribue ce phénomène à ce que, vers la fin de l'été et le commencement de l'automne, les phénomènes végétatifs, dont les organes verts sont le siège, diminuent d'intensité, en même temps que ces organes se cuticularisent de plus en plus; la transpiration, ne pouvant plus se faire par toute la surface de la feuille, se trouve ralentie, tandis que la sève continue à monter dans les vaisseaux fibro-vasculaires et, n'étant plus utilisée, est versée au dehors par les ouvertures des stomates.

Cette interprétation nous paraît d'autant plus légitime que les observations de M. Merget, sur lesquelles nous reviendrons plus bas, ont montré que, pendant leur jeune âge, les feuilles exhalent de la vapeur d'eau par toute l'étendue de leurs deux faces, tandis que, plus tard, la face pourvue de stomates est seule le siège de cette exhalation, la vapeur d'eau ne s'échappant plus que par les ouvertures stomatiques. La cuticularisation de l'épiderme est donc, dans une certaine mesure, un obstacle à la transpiration, et, les feuilles étant d'autant plus cuticularisées qu'elles sont plus âgées, leur transpiration devient, par suite, d'autant plus difficile qu'elles sont plus âgées.

Lorsque l'absorption par les racines est moins énergique que la transpiration, des phénomènes d'une nature toute différente se produisent. L'ascension de l'eau est alors très active, mais les conditions du phénomène sont différentes suivant que la plante est herbacée ou ligneuse. Dans les plantes herbacées, le bois, étant peu développé, ne contient qu'une quantité d'eau très minime, et lorsque la transpiration devient plus active que l'absorption radiculaire, la plante se flétrit avec une grande rapidité. Dans les plantes ligneuses, au contraire, le bois accumule dans ses éléments une grande quantité de liquide, par lequel la fraîcheur des feuilles peut être entretenue pendant un certain temps, alors même que l'absorption par les racines diminue, tandis que la transpiration augmente. On sait, par exemple, que, pendant l'été, les arbres résistent beaucoup mieux à la sécheresse que les plantes herbacées.

Circulation des produits élaborés par les cellules. — Les matériaux venant du sol, dont la marche ascendante vient d'être étudiée, servent, dans les cellules pourvues de chlorophylle, à la fabrication des aliments véritables des plantes. Ces derniers, après leur production, doivent être distribués à toutes les cellules du vé-

gétal, et pour cela cheminer de proche en proche jusque dans les parties de la plante les plus éloignées du point dans lequel ils ont été élaborés.

On réunissait autrefois ces substances sous la dénomination de *sève descendante*. Ce terme est, en apparence, justifié par le fait que les substances fabriquées dans les organes verts descendent, en quantité déterminée, dans les parties sous-jacentes du végétal, tronc et racines, soit pour y être consommées par les cellules, soit pour y être mises en réserve ; mais il est, en réalité, faux, parce que les matières élaborées montent en même temps des feuilles adultes vers le sommet des rameaux et, après s'être accumulées dans des organes souterrains, remontent, au printemps, vers les portions les plus élevées du végétal, pour servir à la formation des bourgeons. L'expression de sève descendante doit donc être abandonnée.

La direction suivie par les matières élaborées n'est en réalité déterminée que par la situation relative des organes d'où elles viennent et celle des organes où elles vont. Dans la Pomme de terre, par exemple, les matières élaborées pendant l'été dans les feuilles vertes descendent dans la racine, où elles s'accumulent en immense quantité, tandis que, au printemps suivant, elles s'élèveront de la racine dans les jeunes pousses et jusque dans les fleurs, à la nutrition desquelles elles seront utilisées. Dans ce cas, elles sont, tour à tour, nettement descendantes et ascendantes.

La réalité du transport de certaines matières nutritives élaborées à travers le végétal est un fait aujourd'hui rendu incontestable par un grand nombre d'expériences, dont la valeur ne peut pas être mise en doute, tandis que l'on admettait autrefois que toutes les substances dont l'existence peut être constatée dans les cellules se formaient sur place. Il est, par exemple, probable que les matières albuminoïdes des cellules incolores des végétaux verts ne se forment pas toujours dans ces cellules, mais qu'elles proviennent en partie des cellules vertes, où elles ont été synthétiquement produites, sous l'action de la lumière et de la chlorophylle, par combinaison de corps moins complexes.

On considère aussi comme certain que l'amidon accumulé dans les tubercules des Pommes de terre a été fabriqué, non dans les cellules mêmes du tubercule, mais dans les feuilles vertes, de même que le sucre accumulé dans la racine de la Betterave provient de la transformation de l'amidon fabriqué

dans les cellules vertes des feuilles. Ce qui fait croire à ce transport des matières ternaires, c'est que l'on constate leur présence dans des séries de cellules sur tout le trajet qui relie le parenchyme des feuilles aux tubercules de la Pomme de terre ou aux racines des Betteraves. Il me paraît cependant possible d'admettre, *à priori*, que tout l'amidon de la Pomme de terre ou tout le sucre de la Betterave n'a pas été fabriqué dans les feuilles. Comme nous l'avons dit en parlant de la fonction chlorophyllienne, nous serions volontiers disposé à admettre qu'une partie au moins de ce sucre ou de cet amidon a été fabriquée sur place, par désassimilation du protoplasma, de même que, dans les cellules musculaires des animaux, le protoplasma produit sur place, par oxydation de ses matières albuminoïdes, des corps ternaires, comme l'inosite ou sucre des muscles. Nous croyons donc que M. J. Sachs dépasse les limites des faits observés lorsqu'il dit : « Les combinaisons carbonées, qui se rencontrent partout dans la plante, ne peuvent être créées *que dans les cellules à chlorophylle*, sous l'influence d'une lumière suffisante. Par conséquent, tous les tissus qui échappent à ces deux conditions reçoivent leurs éléments de points plus ou moins éloignés... Les plantes sans chlorophylle, parasites ou non, sont dans la même position ; les combinaisons carbonées leur viennent, pour les unes des plantes vivantes, pour les autres des restes de plantes mortes. » Nous pensons qu'il y a dans cette affirmation absolue tout au moins une exagération, et que, s'il est vrai qu'une partie des matières carbonées des cellules incolores des plantes vertes et des végétaux sans chlorophylle viennent des cellules vertes dans le premier cas, du milieu nutritif dans le second, rien, en revanche, ne prouve qu'il en soit ainsi pour la totalité de ces matières.

Nous croyons inutile d'insister sur ces considérations, qui ont déjà été exposées, et nous nous hâtons d'aborder deux parties de la question qui ne manquent pas d'intérêt : les voies suivies par les matières élaborées dans leur marche à travers le végétal, et les causes qui déterminent le transport de ces matières.

Pour ce qui concerne les voies suivies par les matières élaborées, nous envisagerons d'abord les plantes dépourvues de laticifères ou de canaux sécréteurs intercellulaires. Dans ces plantes, les voies de transport paraissent ne pas être les mêmes pour les matières azotées et pour les substances dépourvues d'azote, telles que l'amidon, les corps gras, l'inuline, les acides, etc.

D'après les recherches d'Hugo Mohl, de Sachs, de Hanstein, etc., les matières azotées, et surtout les matières azotées albuminoïdes, cheminent dans les plantes à travers les cellules criblées ou cellules cambiformes du liber des faisceaux fibro-vasculaires. Lorsque le liber n'existe que dans la portion périphérique des faisceaux, on arrête la marche de ces substances en enlevant le liber périphérique. tandis que, dans les cas, fort nombreux, où il existe également du liber en dedans du bois, la destruction de toute la partie de la tige située en dehors du bois n'empêche pas ces substances de cheminer à travers le végétal. Ces faits se déduisent très naturellement de l'expérience de Hanstein, dans laquelle l'enlèvement d'un anneau d'écorce comprenant le liber, sur un rameau détaché et plongé dans l'eau jusqu'à un niveau supérieur à la région décortiquée, produisait des racines adventives au-dessous de cette région, lorsque le rameau contenait des cellules cambiformes dans la moelle (*Piper medium*, *Peperonia blanda*, *Mirabilis Jalapa*, *Amarantus sanguineus*), tandis qu'il n'en produisait que dans la partie supérieure à la région décortiquée lorsque la moelle ne contenait pas de cellules cambiformes. Avec des rameaux de *Nerium Oleander*, de *Solanum Dulcamara*, de *Vinca minor*, etc., dans lesquels la moelle ne contient pas de véritables faisceaux fibro-vasculaires, mais seulement des séries de cellules cambiformes, on obtenait encore des racines adventives au-dessous de l'anneau décortiqué. Ce fait met bien en évidence que les cellules cambiformes sont les voies de cheminement des substances azotées nécessaires à la production des cellules adventives. On sait d'ailleurs que les éléments vasculaires ou ligneux des faisceaux ne contiennent que très peu ou pas du tout de matières azotées, et Hanstein a montré que la sève qui circule dans les éléments du bois est incapable de subvenir seule à la nutrition des bourgeons et des jeunes rameaux. Toutes les fois qu'il enlevait à de jeunes rameaux un anneau d'écorce comprenant le liber, avant l'épanouissement des bourgeons, ces derniers se développaient moins bien au-dessus de la région décortiquée qu'au-dessous, et si cette dernière était très voisine du sommet du rameau, tous les bourgeons situés au-dessus d'elle mouraient. Enfin, on sait que les cellules cambiformes se montrent toujours remplies de protoplasma et que le contenu d'une cellule communique avec celui des cellules voisines, du moins pendant le printemps et l'été, à travers les ponctuations grillagées de ces cellules.

Hanstein admettait que non seulement les matières azotées, mais encore les matières ternaires et les autres substances nutritives des végétaux, circulaient, d'un point à un autre, dans l'intérieur des cellules cambiformes ; mais cette manière de voir est contredite par ce fait bien connu qu'on ne rencontre que rarement de l'amidon dans ces éléments, tandis qu'on en trouve en grande quantité dans les cellules parenchymateuses, soit de l'écorce et de la moelle, soit du liber et du bois. De ce fait, M. Sachs conclut que la voie de transmission des matières non azotées est représentée surtout par les cellules parenchymateuses des diverses régions du végétal. « Pendant toute la période de végétation, dit-il, certaines couches de parenchyme, dans les nervures, dans le pétiole, dans la tige et jusque dans les bourgeons, contiennent constamment de l'amidon ; c'est évidemment la voie par laquelle ce produit de l'assimilation est amené jusqu'au point où il est employé à la croissance. »

Les liquides qui circulent dans les cellules criblées et cambiformes et ceux qui cheminent dans les cellules parenchymateuses n'ont pas la même réaction. Le premier est clair et transparent et offre une réaction nettement alcaline, due sans doute à la prédominance des substances azotées albuminoïdes. Le second est, au contraire, acide.

Lorsque les matériaux élaborés sont solubles, comme les matières azotées, le sucre, l'inuline, les acides, etc., il est facile de comprendre qu'ils puissent, par diffusion, passer d'une cellule à l'autre, la tension des tissus favorisant encore ce passage à travers les membranes closes. Le contenu de deux cellules contiguës ne pouvant jamais être rigoureusement identique, il est inutile d'insister sur les phénomènes de diffusion qui, nécessairement, se produisent entre elles. Quant à la tension des tissus, nous savons qu'elle existe dans les végétaux d'une façon constante, chaque cellule cambiforme ou parenchymateuse étant soumise à deux pressions latérales dirigées en sens contraire, d'un côté par le bois, d'un autre côté par l'épiderme et les couches sous-épidermiques. Cette pression est bien facile à constater lorsqu'on coupe transversalement la tige d'une plante herbacée. La quantité des sucS élaborés qui s'écoule alors par la surface de section étant bien supérieure à celle qui peut être contenue dans les cellules ouvertes par la section, il est bien évident qu'une partie provient de cellules plus profondément situées, dont elle a tra-

versé les parois du côté où la tension a été diminuée par la section.

Dans les éléments à parois munies de ponctuations grillagées et dans les cellules à ponctuations complètes, la circulation des liquides élaborés est encore plus facile ; sa rapidité ne dépend alors que de la densité des substances en marche.

La circulation des matières insolubles, comme l'amidon, est beaucoup plus difficile à expliquer ; nous devons avouer que les interprétations jusqu'ici données du phénomène nous paraissent assez problématiques pour que nous ayons quelque droit de conserver des doutes au sujet de la réalité du fait lui-même.

M. Sachs pense que l'amidon passe de cellule en cellule en se dissolvant, et probablement en se transformant en sucre pour traverser les parois. Il fait remarquer que, dans toutes les cellules parenchymateuses situées sur le trajet suivi par l'amidon, on trouve contre les parois de petits granules d'amidon et il ajoute : « Je crois que ces granules se dissolvent contre la paroi, la traversent, se précipitent de nouveau de l'autre côté, traversent peu à peu la cellule suivante, s'appliquent contre la paroi opposée, se dissolvent de nouveau, etc... Il n'est pas étonnant qu'on ne puisse pas constater la présence des molécules d'amidon dissoutes ; peut-être le changement d'état est-il accompagné d'une transformation en glycose ; celle-ci, qui se précipite bientôt sous forme d'amidon, n'est jamais assez abondante pour être à portée de nos moyens d'analyse microchimique. » Sachs avoue, du reste, que « souvent aussi, dans les cellules dans lesquelles l'amidon s'accumule d'une manière permanente, nous ne pouvons pas reconnaître sous quelle forme il y pénètre ; » mais il invoque à l'appui de sa manière de voir la petitesse des grains d'amidon qu'on trouve dans les cellules situées sur le trajet de cette substance. Il fait remarquer que, par exemple, dans les Fèves et les Pommes de terre, au moment de la germination, les cotylédons et les tubercules contiennent des grains très volumineux d'amidon, tandis que les entrenœuds ne présentent que des granulations très petites, ces dernières étant, d'après lui, redissoutes avant d'avoir eu le temps de s'accroître par intussusception. Dans les Betteraves, les feuilles produisent de l'amidon qui, en traversant les pétioles, est transformé en glucose ; celle-ci, une fois parvenue dans les cellules de la racine, s'y transforme en sucre de canne. L'auteur voit dans ces transformations un phénomène destiné à favoriser la diffu-

sion, en empêchant l'équilibre de composition chimique de s'établir dans les cellules.

Cette explication du transport des matières élaborées insolubles, dont l'amidon constitue le type, et parmi lesquelles il faut ranger aussi les corps gras, dont les transformations nous sont inconnues, cette explication, dis-je, est certainement fort ingénieuse et plausible, mais il nous paraît nécessaire qu'elle soit appuyée de preuves plus positives que les arguments que nous venons d'énumérer, avant qu'on puisse l'adopter définitivement.

Dans les plantes qui possèdent des vaisseaux laticifères articulés ou non articulés ou des canaux sécréteurs intercellulaires, la circulation des matières élaborées est rendue plus facile par la présence de ces canaux, qui mettent en rapport les unes avec les autres les diverses régions de la plante. Schultz est le premier qui ait signalé les mouvements du latex dans un certain nombre de plantes; mais son opinion était en partie erronée, car il supposait qu'il existait dans chaque canal laticifère deux courants collatéraux, dirigés en sens contraire, l'un ascendant et l'autre descendant. Des observations ultérieures ont montré que les prétendus courants de Schultz n'étaient que des mouvements moléculaires produits dans le latex par la chaleur du soleil, à laquelle il exposait ses plantes: un courant unique, tantôt ascendant, tantôt descendant, a été constaté dans un grand nombre de plantes. Amici a vu que la chaleur active ce courant et que le liquide se dirige du point le plus chaud vers le point le plus froid. Dutrochet a pu reproduire ce mouvement avec le latex jaune de la Chéli-doine contenu dans un tube de verre très étroit; quand on exposait le tube à la lumière solaire, on voyait le latex se déplacer rapidement. Sous l'influence des rayons diffus, le même mouvement ne se produisait pas. La chaleur active aussi le mouvement de trépidation lorsqu'elle reste enfermée entre certaines limites, mais au-delà d'un certain degré elle arrête ce mouvement. Le froid exerce la même action. Dutrochet a montré que, pendant l'hiver, lorsque la température descend au-dessous de zéro, le mouvement de trépidation s'arrête, pour ne plus reparaitre qu'au printemps, et lorsque le thermomètre se rapproche de 8 à 10 degrés au-dessus de zéro.

Les matériaux contenus dans les laticifères et les canaux sécréteurs intercellulaires sont mis en mouvement, non par la contraction des parois de ces derniers, comme on le croyait autrefois,

mais par les actions moléculaires qu'exercent les unes sur les autres les diverses substances, par les phénomènes de diffusion qui se produisent entre elles et les liquides contenus dans les cellules voisines, par les pressions très inégales qu'exercent les cellules limitantes, par les flexions des organes sous l'influence du vent, et surtout par les variations de la température. D'après Amici, il suffit d'approcher la main d'une feuille de Chélidoine pour déterminer la production d'un courant dirigé de la région ainsi échauffée vers les parties plus froides de l'organe. On verra plus bas que les phénomènes de thermodiffusion gazeuse qui se produisent dans les végétaux jouent aussi un rôle important dans la circulation des liquides contenus dans les laticifères.

TRANSFORMATIONS ET UTILISATION DES MATÉRIAUX NUTRITIFS.

Rappelons brièvement la série des phénomènes que nous venons d'étudier, et rapprochons ces phénomènes les uns des autres pour en bien saisir la signification et la valeur au point de vue de la nutrition du végétal, c'est-à-dire de l'augmentation de masse de ses diverses parties.

Le premier acte accompli par tout végétal, en vue de la nutrition, consiste à puiser dans le milieu ambiant les matériaux nécessaires à son accroissement. Nous avons vu que ceux-ci diffèrent suivant que le végétal est pourvu ou, au contraire, dépourvu de chlorophylle.

Dans le premier cas, que nous allons d'abord envisager dans ses détails, la plante peut se contenter de principes immédiats minéraux : acide carbonique de l'atmosphère, eau et sels minéraux du sol. L'acide carbonique de l'air lui cède, sinon la totalité, du moins une partie de son carbone ; l'eau lui fournit son hydrogène et son oxygène, ainsi que les nitrates et les sels ammoniacaux qu'elle tient en dissolution et dans lesquels se trouvent de l'azote : elle fournit encore des carbonates, des phosphates, etc.

A l'aide de ces principes inorganiques, la plante verte fabrique, sous l'influence des rayons solaires, tous les aliments nécessaires à la nutrition de ses cellules. Ces matériaux étant seuls indispensables aux plantes vertes pour qu'elles parcourent toutes les phases de leur existence et atteignent le maximum de croissance assigné à chaque espèce, on peut dire qu'ils servent directement ou indirectement à la production de toutes les substances qui

entrent dans la constitution des végétaux verts : protoplasma, noyau et membranes cellulaires, amidon, inuline, graisses, huiles essentielles, cristalloïdes et cristaux, matières colorantes, corpuscules chlorophylliens, suc cellulaire, etc. Mais tous ces corps ne sont pas directement fabriqués par les organes verts ; ils sont des produits de transformation les uns des autres, et nul problème ne serait plus utile à résoudre que celui de la filiation de chacun d'eux. Malheureusement, la solution de ce problème fait encore l'objet des recherches des chimistes et des naturalistes, et l'on ne peut guère émettre, relativement aux questions multiples qu'il soulève, que des hypothèses plus ou moins plausibles.

Ainsi que nous l'avons dit en étudiant la fonction chlorophyllienne, l'opinion la plus répandue aujourd'hui consiste à admettre qu'il se forme d'abord, dans les cellules vertes, des corps ternaires, particulièrement de l'amidon, de la graisse ou du sucre. Ces corps se produiraient uniquement dans l'intérieur des corpuscules chlorophylliens où nous avons vu que l'on trouve, en effet, à peu près constamment, pendant le jour, soit des grains d'amidon, soit des gouttelettes de graisse. Certains biologistes pensent même que dans les rares cas où les corpuscules chlorophylliens contiennent de la graisse au lieu d'amidon (*Rhizopalis foetalis*, *Cereus variabilis*), la graisse n'est qu'un produit de transformation de l'amidon. « Cette métamorphose, dit J. Sachs, n'est point rare dans les plantes, et en particulier, dans certaines Algues ; d'après de Bary, chez les *Spirogyra* et les *Zygnema*, les grains d'amidon se dissolvent après la copulation, au moment de la maturation de la zygospore, et à leur place apparaissent des gouttes d'huile. »

Les partisans de la théorie que je rappelle admettent volontiers que la glycose peut être, comme l'amidon, un des premiers produits organiques fabriqués par la plante. Dans l'Oignon, par exemple, les couches parenchymateuses qui entourent les faisceaux fibro-vasculaires contiennent une énorme quantité de glycose, tandis qu'aucune cellule verte ne renferme d'amidon. « Considérant, dit Sachs, le rôle de ces deux hydrates de carbone dans l'économie de la plante, il est permis de supposer qu'ici la chlorophylle produit directement la glycose au lieu d'amidon ; grâce à sa solubilité, elle ne reste naturellement pas confinée aux grains de chlorophylle, mais se répand dans toute la cellule. » Ce ne serait là, d'ailleurs, qu'une exception, et M. J. Sachs s'em-

presse d'ajouter : « Mais c'est toujours l'amidon qui reste le produit normal de la chlorophylle dans l'immense majorité des cas ; sa création est la fonction la plus habituelle de cet organe, et est par conséquent l'un des phénomènes les plus importants de l'assimilation. »

En définitive, d'après J. Sachs et la grande majorité des botanistes, les matériaux inorganiques du sol serviraient d'abord à la fabrication, par les organes verts, ou plutôt par les corpuscules chlorophylliens, d'une substance, l'amidon, qui serait elle-même le point de départ de tous les principes immédiats organiques destinés à figurer dans la constitution des végétaux verts.

Rappelons comment, d'après la même théorie, s'effectueraient les transformations destinées à produire ces substances. Ainsi que nous l'avons déjà dit ailleurs, on admet que l'amidon se combinerait avec l'azote des azotates ou des sels ammoniacaux du sol pour produire, plus ou moins directement, des matières albuminoïdes ; « les cellules vertes des feuilles produiront, aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, de l'amidon ou du sucre ; ces combinaisons, se répandant dans le reste des tissus, s'y rencontreront avec des sels ammoniacaux ou des nitrates et s'y transformeront en albumine. »

Les matières albumineuses elles-mêmes se réunissent entre elles et s'associent à de l'eau et à des sels minéraux dissous pour produire le protoplasma des cellules, c'est-à-dire la forme la plus élevée des matières produites par assimilation ascendante. Le noyau est, sans nul doute, le résultat d'une différenciation du protoplasma ; son apparition est toujours ultérieure à celle du protoplasma, et il existe des êtres vivants, comme les Monères, les Schizomycètes, les Saccharomycètes, qui ne possèdent jamais de noyau. Les corpuscules protoplasmiques qui servent de substratum au pigment chlorophyllien sont aussi, sans nul doute, le produit d'une différenciation du protoplasma. Il en est probablement de même des cristalloïdes qu'on trouve dans un grand nombre de cellules des végétaux verts.

L'origine de la cellulose qui forme les parois cellulaires est interprétée de deux façons tout à fait différentes. Les uns la considèrent comme un dérivé direct du protoplasma, les autres comme un produit de transformation de l'amidon, des corps gras, de l'inuline, du sucre, etc., etc.

Nous avons déjà dit que nous considérons la première de ces

hypothèses comme la plus probable. La seconde est adoptée par M. Julius Sachs et un grand nombre d'autres botanistes. « Toute l'histoire du développement anatomique, dit M. Sachs, tend à démontrer que la cellulose est un produit secondaire vis-à-vis du protoplasma, qu'elle se sépare de lui. Ce rapport peut être l'expression d'opérations chimiques très différentes, et comme il n'est pas possible de suivre à l'œil nu les molécules de la cellulose pendant leurs transformations successives, on est facilement amené à des conclusions erronées. » Après avoir passé en revue certaines hypothèses sur lesquelles nous allons revenir et les avoir rejetées, Sachs ajoute :

« Il ne nous reste donc plus qu'à admettre que le protoplasma renferme des molécules qui, sans être encore de la cellulose, ont une plus ou moins grande relation avec cette substance. De pareilles combinaisons sont fréquentes dans la plante ; l'amidon, les sucres, l'inuline offrent tous les caractères désirables ; les graisses elles-mêmes jouent aussi un rôle, au moins médiatement. » Sachs, tout en reconnaissant « les objections que la chimie théorique oppose à cette thèse », s'efforce de l'établir à force d'arguments qui ne manquent pas de séduction. Il invoque, en premier lieu, ce fait que dans les graines en voie de germination, qui contiennent, comme nous le savons déjà, des matières albuminoïdes et des substances ternaires, « les membranes cellulosiques des nouvelles cellules sont d'autant plus développées qu'une plus grande quantité de ces substances (amidon, sucre, inuline, graisse) a été détruite ; n'est-il donc pas bien naturel de penser que ce sont elles qui ont fourni les matériaux de la cellulose, auxquels, du reste, on ne saurait pas quelle autre source attribuer? »

Il est incontestable que dans les graines en voie de germination, que dans les grains de pollen émettant leur tube pollinique, que dans toutes les cellules incolores isolées en voie de multiplication dans un milieu où elles ne peuvent puiser que de l'eau, une partie de la cellulose des cellules nouvelles peut provenir de la transformation des corps ternaires préalablement accumulés. Cette opinion paraît d'autant plus admissible que pendant la germination des graines à cotylédons encore incolores, la quantité des matières ternaires de réserve diminue considérablement, tandis que « les principes azotés diminuent à peine », malgré l'absence de fabrication de ces substances. Enfin, l'amidon et la cellulose ayant une composition chimique très analogue, rien n'empêche de sup-

poser que ces deux substances puissent passer de l'une à l'autre avec une très grande facilité.

Mais, de ce que, dans les conditions spéciales indiquées plus haut, l'amidon serait capable de se transformer en cellulose pour former les membranes cellulaires, doit-on en conclure avec M. Sachs que toute la cellulose des membranes cellulaires résulte toujours de la transformation de l'amidon, de l'inuline, des graisses, etc.? Je ne le pense pas.

Quand on veut s'assurer que des graines en voie de germination ne consomment, en dehors de l'eau, pas autre chose que les matériaux préalablement accumulés dans leurs cellules, il faut ne leur donner que de l'eau distillée, absolument pure. Si, dans ces conditions, on voit les matières azotées ne pas diminuer, tandis que de la cellulose nouvelle se forme et que les matières ternaires anciennes diminuent, on peut bien considérer la cellulose nouvelle comme dérivant des matières ternaires anciennes ; mais on ne doit pas perdre de vue que la germination s'est effectuée dans des conditions anormales, et qu'elle n'est elle-même qu'une phase très passagère de la vie des plantes vertes.

On sait fort bien que dans les conditions normales de leur existence les animaux et les végétaux n'utilisent pas pour leur nutrition, c'est-à-dire pour l'accroissement de leurs tissus, l'azote de l'atmosphère. Cependant cette utilisation se produit, dans une certaine mesure, quand l'animal ou la plante est soumise à une diète absolue.

Un fait analogue peut se présenter relativement à la production de la cellulose. Il est fort possible que dans les conditions indiquées plus haut, c'est-à-dire quand les matières azotées sont à peine suffisantes pour subvenir à la formation du protoplasma des nouvelles cellules, la désassimilation, c'est-à-dire la décomposition de ces matières, devienne peu considérable ou même à peu près nulle. Dans ce cas, il ne se forme pas de nouvelles matières ternaires, et celles qui préexistent sont en partie détruites par la respiration, en partie transformées en cellulose destinée à former les membranes des jeunes cellules.

Mais, dans les conditions normales de la végétation, nous savons que les plantes bien nourries, soit vertes, soit incolores, fabriquent sans cesse des matières azotées ; nous savons aussi que ces dernières sont sans cesse détruites par les oxydations respiratoires. Quels sont les produits de cette destruction, que l'on désigne d'ha-

bitude sous le nom de *désassimilation*? Chez les animaux on sait que de la graisse, du glycogène ou amidon animal, de l'inosite ou sucre animal, etc., sont des produits indubitables de la désassimilation des matières quaternaires. Pourquoi n'en serait-il pas de même dans les végétaux? Pourquoi l'amidon, le sucre, les graisses, la cellulose, ne pourraient-ils pas résulter, sinon en totalité, du moins en partie, de la désassimilation des matières azotées du protoplasma végétal? Pour moi, je n'hésite pas à admettre que quand une spore nue d'Algue s'enveloppe d'une couche de cellulose, cette cellulose est produite directement et sur place par la portion périphérique du protoplasma de la spore. Je n'hésite pas non plus à croire qu'une partie au moins de l'amidon, des graisses, etc., qui se trouvent dans les cellules résulte de la désassimilation des matières azotées. Cela n'empêche d'ailleurs pas d'admettre avec J. Sachs qu'une autre portion de ces corps est produite dans les cellules vertes par assimilation, c'est-à-dire par combinaison du carbone de l'acide carbonique de l'atmosphère avec l'eau du sol.

Nous devons maintenant nous demander ce que deviennent, à quoi servent les matières ternaires produites, ainsi que nous venons de le dire, soit par désassimilation, soit par assimilation. L'une d'entre elles, la cellulose, offre une existence très durable et une permanence relativement considérable. Personne n'ignore que les membranes cellulaires constituées par la cellulose conservent leurs formes et leur composition chimique fort longtemps après la mort du protoplasma qu'elles enveloppaient. Il faut ajouter cependant que dans les vieilles cellules les membranes sont rarement formées de cellulose pure. Celle-ci s'est, d'habitude, transformée en une autre substance, le ligneux, qui est beaucoup plus résistante aux agents de destruction. C'est cette substance qui constitue les membranes de la majorité des vieilles cellules du bois.

La cuticule est également, sans nul doute, un produit de transformation de la cellulose. Il en est de même du liège. « Je remarquerai toutefois, dit M. Sachs, que la lignine, le liège et la cuticule sont des combinaisons plus pauvres en oxygène que la cellulose; on pourrait expliquer leur formation par une sorte de putréfaction; sous l'influence de l'oxygène de l'air, il se produirait de l'eau et de l'acide carbonique; et il resterait une combinaison plus riche en carbone; peut-être les matières azotées qui pénètrent par infiltration dans la membrane y agissent-elles

comme ferments. La lignification serait alors le premier degré de la transformation en humus. »

On a encore considéré comme des produits de la transformation de la cellulose, les cires qui revêtent l'épiderme d'un grand nombre de végétaux, les résines des Conifères et d'autres plantes. Wigand a vu nettement des membranes cellulosiques disparaître et être remplacées par de la résine ; mais la plupart des botanistes admettent plutôt, avec Dippel, que la résine est produite par la transformation de l'amidon. Il est probable que l'amidon, la cellulose et même d'autres corps ternaires peuvent contribuer, en proportions très inégales et variables avec les végétaux et les conditions, à la production des résines.

Quelques chimistes ou botanistes ont encore admis que la pectose et toutes les substances pectiques provenaient de la transformation de la cellulose. D'après Frémy, la cellulose diminue dans les fruits en voie de maturité, à mesure que la pectine augmente.

Parmi les produits indubitables de transformation de la cellulose, il faut placer les gommés, notamment la gomme adragante, la gomme arabique et la gomme nostras, etc., les matières intercellulaires, les mucilages, la viscine des baies du gui, la substance qui unit les grains du pollen des Asclépiadées et des Orchidées en masses nommées *pollinies*. Ces substances sont très probablement destinées à être éliminées ; ce sont des produits excrémentitiels, des matériaux inutilisables par le végétal pour son accroissement.

La cellulose paraît être, dans certains cas, utilisée pour la formation de membranes nouvelles. Ce fait est admis pour la Datte, dont la graine contient un endosperme volumineux, à cellules enveloppées de membranes cellulosiques extrêmement épaisses et dures. Pendant la germination, les membranes se ramollissent, se dissolvent et se transforment en glucose, qui à son tour, d'après la majorité des botanistes, irait se précipiter de nouveau dans les jeunes organes, sous la forme de cellulose. Peut-être, dans ce cas, la cellulose de l'endosperme s'oxyde-t-elle en partie pour produire de la chaleur ; s'il en était ainsi, la germination de la Datte nous présenterait un des rares cas dans lesquels la cellulose est l'objet des oxydations respiratoires. En général, comme nous l'avons dit plus haut, elle est relativement très stable et ne subit que des transformations elles-mêmes stables, comme celles que nous avons signalées plus haut.

L'amidon et les matières grasses sont, au contraire, en grande partie utilisés pour la respiration; c'est à leur oxydation par l'oxygène de l'air qu'est due, très probablement, la majeure partie de la chaleur produite par les végétaux et transformée chez eux en mouvements moléculaires. Pendant la germination des graines, une grande quantité d'amidon est consommée par la respiration, mais, en même temps, la température s'élève beaucoup. On sait, par exemple, quelle quantité considérable de calorique est produite pendant la germination de l'orge dans les germoirs des brasseries.

L'amidon, les matières grasses, l'inuline, les sucres, etc., sont encore utilisés par le végétal à d'autres usages. Je ne reviendrai pas sur le rôle que Sachs leur attribue dans la production de la cellulose. On a admis encore que ce sont ces substances qui sont utilisées pour la production du tannin et des huiles essentielles; mais il n'existe pas d'observations précises établissant, d'une façon scientifique, la réalité de ces transformations, que rien cependant n'empêche, *à priori*, d'admettre comme exactes. Il n'est guère permis non plus de se refuser à admettre que ces diverses substances peuvent se transformer les unes en les autres suivant les circonstances. Certains fruits succulents, en effet, contiennent d'abord de l'amidon, puis du sucre de canne, et enfin de la glucose. Le pétiole et la tige de la Betterave renferment d'abord de la glucose, qui, dans les racines, se transforme en sucre de canne. Un grand nombre de fruits présentent d'abord du tannin, puis du sucre. Dans tous ces cas, on peut supposer que les transformations sont dues à l'action d'un ferment.

Enfin, je me bornerai à rappeler, pour compléter l'histoire des transformations des corps ternaires, que dans les végétaux incolores, et probablement aussi dans les végétaux verts, les corps ternaires peuvent servir à former des matières azotées, en se combinant avec l'azote des azotates minéraux. On a également admis, dans ces derniers temps, que les corps ternaires pouvaient régénérer les matières albuminoïdes par leur combinaison avec une substance azotée, l'asparagine, qui elle-même est un produit de désassimilation des substances albuminoïdes. Nous devons ici dire quelques mots de cette substance. L'asparagine, $C^4H^8Az^2O^3 + H^2O$, d'abord trouvée seulement dans quelques organes végétaux, puis dans la plupart des plantes et des organes, fut considérée par Boussingault comme un principe excrémentiel comparable à

l'urée des animaux, se formant, comme l'urée, sous l'influence de l'assimilation des matières albuminoïdes, et destiné à être détruit ou éliminé par le végétal. Hartig émit plus tard l'opinion que « la présence universelle de ce principe cristallisable dans tout tissu cellulaire jeune montre que sa solution est la forme sous laquelle se transmet, de cellule en cellule, la nourriture azotée des plantes ».

Pfeffer admit de son côté que l'asparagine formée par désassimilation des matières albuminoïdes peut servir à régénérer les matières albuminoïdes par sa combinaison avec les hydrates de carbone. D'expériences nombreuses faites sur un grand nombre de plantes, Borodin conclut, contrairement à l'opinion de Hartig, que l'asparagine se forme sur place et se combine sur place aux hydrates de carbone pour reconstituer les matières albuminoïdes. « Dans le développement des bourgeons, l'asparagine qui se forme n'a pas passé du tronc dans les bourgeons, mais s'est formée en lieu et place, par suite de la décomposition de l'albumine du bourgeon lui-même. D'autre part, c'est du tronc que les bourgeons reçoivent les matériaux de réserve qui ne renferment pas d'azote et qui servent à la régénération de l'albumine. »

Toutes les expériences de Borodin conduisent à ce résultat : que, dès qu'une partie vivante d'une plante devient pauvre en substance non azotée et particulièrement en hydrate de carbone, on y voit apparaître de l'asparagine, qui s'accumule de plus en plus avec le temps. Quoique l'asparagine ne se présente pas dans les organes riches en hydrates de carbone, Borodin croit néanmoins qu'elle s'y forme comme dans les autres, mais que l'on ne peut pas y reconnaître sa présence, parce qu'à mesure de sa formation elle se combine avec les hydrates de carbone pour régénérer les matières albuminoïdes et par conséquent disparaît à mesure qu'elle se forme. « L'asparagine, dit-il, à mesure qu'elle se forme, étant retransformée en albumine, ne n'est que lorsque les hydrates de carbone ont en grande partie disparu que l'asparagine peut se rencontrer dans les cellules. »

CHAPITRE VI.

DE LA RESPIRATION DES VÉGÉTAUX.

§ 1. Nature des phénomènes respiratoires.

On sait fort bien aujourd'hui que les mouvements moléculaires de la matière et les déplacements dans l'espace des corps matériels, en d'autres termes, que les diverses sortes de mouvements nécessitent une certaine quantité de calorique. Pour mieux dire encore, on sait que le mouvement n'est, dans beaucoup de cas, qu'une transformation du calorique. Or, l'une des propriétés les plus importantes de la matière vivante consiste dans un mouvement incessant de ses molécules matérielles, mouvement tellement intense que la forme de la matière vivante se modifie sans cesse et que sa masse entière est susceptible de se déplacer dans l'espace d'une façon en apparence spontanée.

Le milieu extérieur ne fournissant pas à la matière vivante la quantité de calorique nécessaire pour la production et l'entretien de ces mouvements, c'est dans l'oxydation de ses principes constituants qu'elle trouve la source du calorique dont elle ne peut pas se passer et c'est cette oxydation que, d'une façon générale, les biologistes désignent sous le nom de *respiration*. Que cette oxydation ou respiration vienne à cesser ou à diminuer d'intensité au-delà d'une certaine limite inférieure, le calorique cesse d'être produit ou ne l'est plus en quantité suffisante; par suite, les mouvements moléculaires et les mouvements d'ensemble deviennent impossibles; puis, l'état moléculaire particulier à la matière vivante et nécessaire au maintien de ses propriétés est détruit à son tour, ses propriétés caractéristiques disparaissent et la décomposition ne tarde pas à se produire.

D'autre part, la nécessité de la respiration entraîne celle de la nutrition. Si les principes détruits peu à peu par l'oxydation n'étaient remplacés à mesure par des produits nouveaux, si l'équilibre de la perte et du gain n'était convenablement établi, si la matière vivante gagnait moins qu'elle ne perd, elle ne tarderait pas à être

totalemen t détruite ou plutôt transformée en une autre forme de matière.

Nutrition, respiration, chaleur et mouvement sont donc des phénomènes corrélatifs, étroitement enchainés, ne pouvant se produire l'un sans l'autre. La substance vivante, en s'oxydant, autrement dit en respirant, produit de la chaleur ; la chaleur détermine des mouvements moléculaires ; la nutrition répare les pertes produites par la respiration.

Parmi les phénomènes caractéristiques de la respiration, il en est deux qui servent à manifester extérieurement l'accomplissement de cette fonction : l'absorption par l'organisme vivant, animal ou végétal, d'oxygène gazeux, puisé dans l'atmosphère ou dans l'eau, et l'élimination concomitante d'acide carbonique produit dans la profondeur de l'organisme. Mais ce ne sont là que les actes extrêmes de la respiration : quant aux phénomènes respiratoires essentiels et intimes, quant aux actes qui s'accomplissent dans la profondeur même des éléments anatomiques sous l'influence de l'oxygène gazeux, ils ne sont que fort peu connus. Depuis le moment de l'introduction de l'oxygène dans les cellules végétales jusqu'à celui de l'émission de l'acide carbonique, il se produit une longue série de décompositions et de dédoublements de principes immédiats, dont l'acide carbonique, l'eau et un corps renfermant de l'azote (urée chez les animaux, principes variés chez les végétaux) ne sont que les termes ultimes. C'est en provoquant ces décompositions et ces dédoublements des principes immédiats de la plante, que l'oxygène détermine la production de la chaleur et, peut-être aussi, de l'électricité nécessaires à l'entretien des mouvements moléculaires qui caractérisent la vie.

Quelle que soit notre ignorance des phénomènes intimes de la respiration, nous savons que tous les principes immédiats contenus dans les cellules ne s'oxydent pas avec la même facilité et que certains de ces principes représentent plus spécialement, si je puis m'exprimer de la sorte, le charbon destiné à produire la chaleur qui fait mouvoir la machine végétale. En tête de ces principes se trouvent la glucose, les matières grasses et l'amidon. Chez les végétaux comme chez les animaux, ces substances sont celles qui s'oxydent avec le plus de facilité et qui, par conséquent, produisent plus spécialement de la chaleur.

L'intensité des phénomènes respiratoires varie considérablement avec les conditions extérieures et l'état des plantes elle-mêmes.

On peut dire, d'une façon générale, que la respiration est d'autant plus intense que la vitalité de la plante ou de l'organe envisagé est plus considérable. Les végétaux jeunes ont une respiration plus active que les adultes ; dans une plante adulte les jeunes organes dégagent plus d'acide carbonique dans un temps donné et à poids égal, que les organes âgés. Les fleurs respirent plus activement que les feuilles, elles produisent au moment de la fécondation une quantité considérable d'acide carbonique, et la respiration des fleurs mâles est toujours plus énergique que celle des fleurs femelles. Les feuilles grasses respirent moins activement que les autres ; les feuilles caduques sont plus actives que les feuilles persistantes. Les graines en germination respirent avec une activité remarquable, tandis que, mises dans l'impossibilité de germer, elles respirent avec une lenteur telle, qu'elles peuvent se conserver dans le même état pendant un temps pour ainsi dire indéfini, quoique toute nutrition leur soit impossible. Ne se nourrissant pas, mais, en même temps, ne subissant pour ainsi dire aucune perte par le fait de la respiration, elles se maintiennent dans un état d'équilibre qui ne pourra être rompu que par l'intervention combinée de deux agents extérieurs : la chaleur et l'humidité. La même période de repos nous est offerte par un grand nombre de végétaux pendant l'hiver, dans nos climats, et, dans les régions tropicales, durant la saison sèche. C'est à une suspension analogue des phénomènes vitaux et notamment des actes destructifs de la respiration que sont dus le repos hibernale de certains animaux supérieurs et la mort apparente momentanée des organismes inférieurs auxquels on a donné le nom de réviscents. Dans tous ces cas on voit que la respiration marche parallèlement à la nutrition.

La pression et la température ont une influence considérable sur l'activité de la respiration. La pression normale à laquelle l'oxygène est soumis dans l'air ordinaire, pression qui est de $\frac{1}{5}$ d'atmosphère, paraît être la plus favorable ; au-dessus et au-dessous de ce point, qu'on peut nommer optimum, il existe une limite au-delà de laquelle la respiration cesse de s'effectuer. Quant à la température, elle paraît activer d'autant plus la respiration qu'elle est plus élevée, jusqu'au point où cette élévation est assez considérable pour tuer la plante. Ces actions ne s'exercent pas seulement sur la respiration, elles portent sur la nutrition, qu'elles influencent d'une manière très manifeste.

Quant aux relations qui existent entre l'oxygène absorbé et l'acide

carbonique rejeté, il est important de noter que la quantité d'acide carbonique rejetée par les plantes n'est pas toujours exactement proportionnelle à celle de l'oxygène absorbé. La différence est surtout remarquable pour les plantes munies de chlorophylle, pendant la période du jour où elles sont exposées à la lumière. L'acide carbonique produit dans leurs tissus par la respiration est alors décomposé, en grande partie, par les organes verts, avant d'avoir été éliminé, ce qui rend fort difficile l'étude de la respiration des plantes vertes exposées à la lumière.

La nécessité absolue de la respiration pour l'entretien des diverses fonctions des végétaux a été mise en relief par un grand nombre d'expériences qu'il serait trop long de rapporter ici, et dont nous devons nous borner à présenter les principaux résultats. Lorsqu'on place un végétal dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, les propriétés qui sont les premières atteintes sont la sensibilité et la motilité. Dutrochet a montré, il y a déjà longtemps, que dans les plantes douées de mouvements périodiques, ces mouvements ne tardent pas à être suspendus d'abord, puis complètement arrêtés, quand on place la plante dans un milieu dépourvu d'oxygène. D'autres expériences ont montré que les organes irritables deviennent rigides, même dans des gaz indifférents, d'une densité normale, si ces gaz sont entièrement dépourvus d'oxygène. Les mouvements intracellulaires du protoplasma, ceux des grains de chlorophylle, les mouvements d'ensemble des organismes protoplasmiques nus cessent bientôt de se produire dans un milieu dépourvu d'oxygène; puis, les mouvements moléculaires eux-mêmes disparaissent, les échanges nutritifs ne tardent pas à devenir impossibles, et la plante succombe comme le ferait un animal.

D'un autre côté, Kabsch a montré que la sensibilité des étamines de l'Épine-vinette disparaît au bout de quelques heures, quand on place la fleur dans une atmosphère d'oxygène pur. Cette expérience met en évidence un fait très important et déjà constaté à propos des animaux, que l'oxygène, pour agir d'une façon utile, doit parvenir aux êtres vivants dans un état déterminé de dilution. Nous avons déjà vu plus haut que sa pression ne doit être ni trop forte ni trop faible.

La nécessité de l'oxygène gazeux pour l'entretien de la vie des plantes ne se manifeste pas toujours avec une très grande netteté. Si, par exemple, on place une plante verte sous une cloche ne contenant que de l'acide carbonique et qu'on l'expose à la lumière, elle

pourra continuer à vivre pendant un temps relativement fort long, et l'on trouvera bientôt dans la cloche une certaine quantité d'oxygène mélangé à l'acide carbonique qui existait seul au début.

Ce fait est dû à ce que la plante, après avoir décomposé, à l'aide de sa chlorophylle, une certaine quantité d'acide carbonique de la cloche, a rejeté l'oxygène mis en liberté. Cet oxygène, repris ensuite par la plante, sert à entretenir les phénomènes de la respiration. Les plantes dont les tissus sont creusés de vastes lacunes peuvent aussi vivre pendant un certain temps dans une atmosphère privée d'oxygène, parce qu'elles respirent à l'aide de celui qui était accumulé dans leurs lacunes. Elles peuvent donner l'illusion de plantes vivantes sans respirer, mais en réalité elles se comportent comme les autres êtres vivants. Certains végétaux paraissent susceptibles de résister à l'asphyxie pendant un temps fort long et doivent cette propriété à des conditions différentes de celles dont nous venons de parler. La Levure de bière, certaines Moisissures, notamment les *Mucors*, etc., sont dans ce cas. Ces plantes peuvent vivre pendant un certain temps et même se multiplier dans un liquide entièrement dépourvu d'oxygène gazeux. On suppose que, dans ce cas, la plante respire à l'aide d'oxygène qu'elle aurait accumulé dans ses cellules à l'état de combinaisons instables, ou même qu'elle respirerait l'oxygène combiné au carbone et à l'hydrogène à l'état de sucre. Ce sont là, en réalité, de simples hypothèses dont nous avons déjà eu plusieurs fois l'occasion de parler et sur lesquelles il nous paraît inutile d'insister ici.

Les phénomènes caractéristiques de la respiration, notamment l'absorption de l'oxygène et l'élimination de l'acide carbonique, furent d'abord constatés chez les végétaux incolores et sur les parties incolores des végétaux verts et furent tout de suite assimilés aux phénomènes de même ordre qui se produisent dans les animaux. On constata ensuite que les échanges gazeux caractéristiques de la respiration se produisent, dans l'obscurité, entre l'atmosphère et les végétaux pourvus de chlorophylle. C'est seulement à une époque beaucoup plus récente qu'on observa les mêmes phénomènes dans les parties vertes des végétaux exposés à la lumière et qu'on put arriver à la certitude que la respiration est identique dans tous les êtres vivants, animaux ou végétaux, plantes incolores et plantes vertes, et que chez tous elle est essentiellement manifestée par l'absorption de l'oxygène gazeux de l'atmosphère ou de l'oxygène dissous dans l'eau et par l'élimination

de l'acide carbonique résultant des oxydations produites dans la profondeur des cellules.

Pour mettre en évidence le fait de la respiration chez les végétaux incolores, tels que les Champignons, dans les parties non chlorophyllées des végétaux, telles que graines, pétales, étamines de fleurs, etc., il suffit de placer le végétal ou l'organe dans un flacon rempli d'air atmosphérique ; au bout d'un certain temps, on peut s'assurer que l'oxygène a entièrement disparu, tandis que la proportion d'acide carbonique a considérablement augmenté. Quand on fait l'expérience avec une éprouvette graduée et renversée sur du mercure à la surface duquel repose une dissolution de potasse, on voit le mercure monter peu à peu dans l'éprouvette jusqu'à ce que le volume de l'espace plein d'air ait diminué de $\frac{1}{5}$. Or, on sait que cette fraction représente la proportion volumétrique de l'oxygène contenu dans l'air. On peut obtenir des résultats identiques avec les plantes ou les parties des plantes chlorophyllées, mais alors il faut placer la plante à l'abri des rayons lumineux, afin de faire cesser la fonction chlorophyllienne. Nous savons, en effet, que sous l'influence de cette dernière les cellules vertes décomposent l'acide carbonique et mettent de l'oxygène en liberté. Celui-ci étant apte à servir à la respiration, la plante verte éclairée peut se passer, dans certaines limites, de l'oxygène de l'air.

Garreau est le premier physiologiste qui soit parvenu à démontrer que les parties vertes absorbent de l'oxygène et éliminent de l'acide carbonique, c'est-à-dire respirent, même quand elles sont exposées à la lumière la plus intense, en même temps que la fonction chlorophyllienne s'accomplit, c'est-à-dire en même temps qu'elles se nourrissent. Dans un flacon à large ouverture, contenant une couche mince d'eau de baryte et fermé par un bouchon de liège, il introduit, par une ouverture du bouchon, un rameau vert appartenant encore à la plante et il expose le flacon à la lumière du soleil. Les expériences étant faites aux mois de juillet et août, par une température de 20 à 25 degrés centigrades, Garreau observa qu'au bout de trois à six heures des rameaux de *Ficus carica*, de *Syringua vulgaris*, dégagèrent de 8 à 36 centimètres cubes d'acide carbonique qui était absorbé par la baryte. Il en concluait que les parties vertes dégagent de l'acide carbonique, comme le font les parties incolores des végétaux, que cet acide carbonique est le produit de leur respiration et que, par suite les parties vertes respirent de la même façon que les parties

incolores. Il est cependant nécessaire d'ajouter que lorsqu'il négligeait de mettre de l'eau de baryte dans le fond du flacon, il ne constatait pas de dégagement d'acide carbonique. M. Sachs part de ce fait pour objecter que « c'est peut-être la baryte dont l'attraction puissante enlève l'acide carbonique des tissus qui allaient le décomposer. » Il ajoute : « Au commencement de l'expérience, de l'acide carbonique se rencontre dans la sève et dans les cavités aériennes de la plante; les parties non vertes en produisent, en outre, constamment; ce gaz se répand par diffusion jusque dans la sève des feuilles que renferme le récipient; dans ce dernier, la tension est nulle, parce que l'acide carbonique se combine à la baryte; tant que celle-ci n'est pas entièrement saturée, la même chose continue. » M. Garreau admettant que si, lorsque le récipient ne contient pas de baryte, on n'y constate pas à la fin de l'expérience la présence d'acide carbonique, c'est que ce gaz a été décomposé par les corpuscules chlorophylliens, après avoir été préalablement exhalé, Sachs répond que l'acide carbonique peut bien « n'avoir pas été du tout dégagé, mais décomposé dans les tissus mêmes des feuilles. »

Il serait utile qu'il fût répondu à ces objections par des expériences nouvelles, plus concluantes que celles de Garreau. Les conditions nécessaires à remplir pour que ces expériences soient absolument démonstratives, seront du reste très difficiles, sinon impossibles à réaliser, parce que les parties vertes des plantes ne contiennent pas seulement des cellules à corpuscules chlorophylliens; elles renferment aussi une proportion plus ou moins considérable de cellules incolores qui, même à la lumière la plus intense, absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique. Enfin, même dans les cellules riches en corpuscules chlorophylliens, il existe du protoplasma incolore, qui se comporte comme celui des cellules tout à fait dépourvues de matière verte; il se trouve, en outre, dans toutes les cellules végétales, qu'elles soient vertes ou incolores, des produits susceptibles de s'oxyder ou de se dédoubler au contact de l'oxygène qui circule dans les tissus, pour donner finalement de l'acide carbonique et de l'eau; tels sont l'amidon, les matières grasses, etc., qui existent jusque dans la profondeur des corpuscules chlorophylliens. Quand on fait des expériences sur les échanges gazeux des parties vertes des plantes, on agit donc, en réalité, sur des éléments très complexes.

Pour arriver à la constatation précise de la respiration des or-

ganes verts exposés à la lumière, quelques auteurs ont eu l'idée de supprimer toutes les fonctions de nutrition, notamment la fonction chlorophyllienne. Schutzenberger et Quinquaud, notamment, se sont assurés qu'en soumettant des pieds d'*Elodea canadensis* à une certaine température on supprime la fonction chlorophyllienne, tandis que la plante continue à absorber de l'oxygène et à dégager de l'acide carbonique, actes indicateurs de la persistance des phénomènes d'oxydation qui constituent la respiration cellulaire.

Claude Bernard a pu également séparer les phénomènes nutritifs des phénomènes respiratoires en anesthésiant les plantes à l'aide de l'éther et du chloroforme, mais ses expériences ont surtout porté sur des graines en germination, peu riches en chlorophylle. L'une de ses expériences est très simple, facile à faire et cependant très concluante. Dans une éprouvette dont le fond contient de l'eau, il suspend une éponge humide, sur laquelle sont semées des graines de Cresson alénois, puis il bouche l'éprouvette; lorsque les graines ont germé, il ajoute à l'eau que contient le fond de l'éprouvette une certaine quantité d'éther, et ferme de nouveau le vase. Le développement de l'embryon est aussitôt suspendu et ne reprend que quand on débouche l'éprouvette et qu'on remplace l'eau éthérée par de l'eau pure. Pour s'assurer que la respiration continue pendant l'arrêt du développement de l'embryon, il suffit de mettre, dans les éprouvettes bouchées, de l'eau de baryte; il se précipite bientôt du carbonate de baryte. « Chez la graine dont les phénomènes vitaux de la germination sont suspendus par l'anesthésie, dit Cl. Bernard, on observe, comme à l'ordinaire, les phénomènes chimiques de la germination; on constate que l'amidon se change en sucre sous l'influence de la diastase, que l'atmosphère qui entoure la graine se charge d'acide carbonique, etc. »

Faisons remarquer cependant que dans l'expérience qui précède la source de l'acide carbonique n'est que très imparfaitement connue. La vie du protoplasma étant suspendue par l'éther ou le chloroforme, l'exhalation d'acide carbonique qui se produit alors n'indique pas que la respiration du protoplasma lui-même continue à s'effectuer, elle prouve simplement que les matières ternaires et autres produits inférieurs se détruisent encore sous l'influence de l'oxygène atmosphérique.

Quoi qu'il en soit des expériences que nous venons de rapporter, il nous est impossible de douter que les parties vertes des plantes respirent comme les parties incolores et comme les animaux. Nous

savons, en effet, par l'observation directe, que toute matière vivante ne peut conserver ses propriétés particulières, c'est-à-dire vivre, qu'à la condition d'introduire dans sa masse une certaine quantité d'oxygène destiné à produire les oxydations qui donnent naissance au calorique indispensable à l'entretien de l'état moléculaire particulier à la matière vivante. Pourquoi les corpuscules chlorophylliens qui sont formés de protoplasma, c'est-à-dire de la matière vivante par excellence, se comporteraient-ils autrement que toutes les autres formes de la matière vivante ? Enfin, nous avons cité plus haut l'expérience de Jadin, dans laquelle, sous l'action de la lumière, le pigment chlorophyllien lui-même absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, en même temps qu'il se décolore, et nous possédons, d'autre part, des expériences établissant que les feuilles vertes se décolorent en partie quand on les expose aux rayons solaires.

Ces considérations suffisent largement, en dehors des expériences directes, pour démontrer que les parties vertes se comportent, même à la lumière, comme les parties incolores des végétaux, c'est-à-dire absorbent de l'oxygène et rejettent de l'acide carbonique, acte qui résume la respiration de tous les êtres vivants.

Les actes intimes de la respiration sont précédés et suivis de phénomènes accessoires qui ont pour but, soit de mettre l'oxygène en rapport avec les cellules et les principes divers qu'elles contiennent, soit de dégager les principes immédiats formés sous l'influence de l'oxygène et devenus nuisibles. Ils sont aussi accompagnés de phénomènes qui en sont la conséquence, tels que production de chaleur, phosphorescence, etc., et enfin mouvements. Nous allons étudier successivement ces deux ordres de phénomènes.

§ 2. Absorption, circulation et élimination des gaz.

L'oxygène nécessaire à la respiration des plantes est habituellement emprunté par ces dernières soit aux gaz de l'atmosphère (plantes aériennes), soit aux gaz tenus en dissolution dans l'eau (plantes aquatiques). Il faut que ces gaz soient absorbés par la plante et transmis à ses diverses cellules, puisque c'est dans ces dernières que s'effectuent les actes intimes de la respiration. Quelques plantes paraissent susceptibles d'utiliser pour leur respiration un oxygène, non plus libre comme celui des gaz de l'atmos-

phère et de l'eau, mais combiné à d'autres principes immédiats. Il paraît incontestable, par exemple, que les Bactéries qui vivent dans le sang des animaux respirent l'oxygène contenu dans l'oxyhémoglobine des globules rouges du sang. Elles se comportent donc comme les cellules animales. Rappelons, en effet, que dans les animaux supérieurs l'oxygène emprunté à l'atmosphère, après être parvenu dans les capillaires des poumons, se combine à une substance colorante contenue dans les globules, et connue sous le nom d'hémoglobine, pour former un principe nouveau, plus riche en oxygène et d'une coloration rouge vif, nommé oxyhémoglobine. Puis, à mesure que les globules chargés d'oxyhémoglobine circulent dans les capillaires des diverses parties du corps, l'oxyhémoglobine cède son excès d'oxygène aux tissus et se transforme de nouveau en hémoglobine, qui, dans les poumons, reconstituera de l'oxyhémoglobine avec l'oxygène de l'air.

Certains végétaux ont été considérés comme incapables de vivre dans l'oxygène atmosphérique et désignés pour ce motif, par M. Pasteur, sous le nom d'*anaérobies* ; mais nous avons déjà dit que cette opinion est bien loin d'être suffisamment démontrée. Ces végétaux ne respireraient que de l'oxygène combiné.

Cela dit, nous pouvons étudier les conditions de l'absorption et de la circulation des gaz destinés à fournir l'oxygène ou à emporter l'acide carbonique rejeté par la plante.

Dans les végétaux unicellulaires, ou dans ceux qui sont formés seulement d'un petit nombre de cellules disposées soit bout à bout, soit en plaques minces, les phénomènes accessoires de la respiration n'ont que peu d'importance. Si ces végétaux sont aériens, comme un grand nombre de Champignons et d'Algues inférieures, ils sont baignés par l'air atmosphérique, dont l'oxygène n'a qu'à traverser les parois des cellules pour se trouver en présence des principes immédiats constituants de ces dernières. Si le végétal est aquatique, l'oxygène tenu en dissolution dans l'eau se trouve également en contact direct avec toutes les parties du petit végétal, et, attiré par les principes pauvres en oxygène des cellules, il arrive facilement à leur contact. Dans les végétaux dont nous venons de parler, le seul phénomène qui précède l'acte intime de la respiration est donc la dialyse du gaz à travers les parois de la cellule unique ou du petit nombre de cellules qui composent le végétal.

Lorsque les végétaux sont plus élevés en organisation et formés de nombreuses cellules réunies en tissus plus ou moins complexes,

chacune des cellules constituant ne se trouvant plus en contact direct avec l'air atmosphérique si le végétal est aérien, avec l'air ou l'oxygène dissous dans l'eau si le végétal est aquatique, il est nécessaire, après que le gaz a traversé la surface du végétal, qu'il circule dans toutes ses parties, pour y être mis en contact direct avec les divers éléments.

Les procédés employés pour l'introduction de l'air dans la plante et pour sa circulation sont loin d'être toujours les mêmes. Lorsque les plantes sont complètement immergées, comme la plupart des Algues et un certain nombre de Phanérogames, leur surface n'offre jamais aucune ouverture normale par laquelle l'air puisse pénétrer dans la profondeur des tissus; l'oxygène ou l'air dissous dans l'eau ne peut alors, normalement, s'introduire dans les tissus qu'en traversant par dialyse les parois superficielles des cellules épidermiques. Une fois introduit dans la cavité de ces cellules, il doit, par dialyse encore, traverser leurs parois profondes, pour arriver soit dans la cavité des cellules sous-jacentes, soit dans des méats intercellulaires où il circule plus librement. Dans certaines Algues, comme les *Fucus*, dont les cellules ont des membranes très épaissies et gélifiées, ne laissant pas entre elles de méats, l'oxygène nécessaire à l'entretien des actes intimes de la respiration ne peut pénétrer dans les parties profondes du végétal qu'en passant successivement par dialyse d'une cellule à l'autre. Peut-être même, dans ce cas, ne circule-t-il pas à l'état gazeux, mais à l'état de combinaison instable avec certains principes immédiats solubles, que les liquides nutritifs charrient dans toutes les portions du végétal, comme le ferait le sang d'un animal.

Beaucoup de végétaux phanérogames ou du moins d'organes de végétaux aquatiques, de taille souvent considérable, étant dépourvus à leur surface d'orifices qui puissent donner passage aux gaz, c'est encore par diffusion que ces derniers traversent les couches les plus superficielles des tissus, lorsque ces couches sont tout à fait intactes; mais il n'est pas rare qu'elles offrent des ouvertures accidentelles qui facilitent l'entrée et la sortie des gaz.

Ces mêmes ouvertures accidentelles sont encore plus fréquentes à la surface des végétaux aériens et y jouent certainement un rôle important dans l'introduction et la sortie des gaz; mais ces végétaux sont en outre pourvus de stomates qui constituent des passages naturels pour les vapeurs et les gaz, dont la pénétration

dans la plante par diffusion est rendue difficile par une cuticularisation plus ou moins considérable de l'épiderme.

Les plantes aériennes et les parties aériennes des plantes aquatiques ont toujours les feuilles et les jeunes rameaux munis d'orifices particuliers, les *stomates*, par lesquels les gaz peuvent entrer et sortir. Ces orifices communiquent eux-mêmes avec des méats intercellulaires, qui sont très vastes dans les feuilles, et qui, au niveau des faisceaux, sont en communication, par les pores des cellules, avec la cavité des fibres ligneuses et des vaisseaux de divers ordres à membranes perforées.

L'oxygène peut ainsi circuler dans toute l'étendue du végétal, puis se mettre en contact avec les divers éléments anatomiques. Il se produit, on le voit, dans la très grande majorité des plantes, une véritable circulation gazeuse.

La question de la circulation des gaz dans les végétaux a fait depuis quelques années, grâce surtout aux travaux encore à peine connus de M. Merget, professeur à la Faculté de médecine de Bordeaux, des progrès tellement considérables, que nos lecteurs nous sauront sans doute gré d'exposer ici les points les plus importants de cet intéressant problème de biologie. Les recherches dont nous aurons à parler sont d'ailleurs utiles à connaître au point de vue de la biologie générale, quoiqu'elles aient pour objet les seuls végétaux.

En même temps que les liquides venant du sol et les matières nutritives élaborées par les parties vertes circulent dans toutes les parties des plantes, les gaz nécessaires à la respiration ou destinés à être éliminés entrent et sortent des cellules par diffusion à travers les membranes et cheminent dans les vaisseaux, les méats intercellulaires et les lacunes qu'offrent, en plus ou moins grande abondance, les différents tissus. Nous n'entrerons pas ici dans l'étude de ces gaz; nous nous bornerons à rechercher par quelles voies ils pénètrent dans les végétaux et y circulent, et quelles sont les causes qui déterminent leurs mouvements à travers les organes.

On admet, à peu près unanimement, que c'est par les stomates des feuilles qu'entrent et sortent les gaz dans tous les végétaux aériens qui sont pourvus de ces orifices. Cette manière de voir paraît d'autant plus naturelle que les orifices des stomates débouchent dans les vastes lacunes dont est pourvu le parenchyme de presque toutes les feuilles. Il a cependant été formulé une

théorie tout à fait opposée, dont nous devons dire quelques mots, et d'après laquelle les gaz ne pénétreraient dans les plantes que par diffusion à travers la cuticule. M. Garreau a le premier, je crois, appuyé cette opinion par l'expérience, en montrant que l'épiderme dépourvu de stomates des écailles de l'Oignon laisse passer l'acide carbonique dans de l'eau de chaux. Il n'est guère, en effet, permis de douter que l'acide carbonique puisse diffuser à travers la cuticule, mais il y a loin de là à affirmer que c'est uniquement par cette voie qu'il pénètre dans le végétal, comme l'a fait récemment M. Barthélemy, dont les expériences sont, il est vrai, bien peu aptes à produire la conviction dans tout autre esprit que celui de leur auteur, et dont les raisonnements ont encore beaucoup moins de valeur.

Graham a montré que quand on bouche avec une membrane très mince de caoutchouc un flacon rempli de gaz, qu'on expose ensuite au soleil, le gaz, dilaté par la chaleur, exerce bientôt une pression considérable sur la membrane, qu'il fait bomber et qu'il traverse, de sorte que, si l'on refroidit ensuite le flacon, la membrane rentre dans son intérieur et s'applique contre les parois sous l'influence de la pression atmosphérique, ce qui indique bien que le flacon ne contient plus ou presque plus de gaz. C'est à l'aide d'une expérience analogue que M. Barthélemy s'efforce de soutenir sa manière de voir. Comme il lui était difficile d'obtenir une cuticule absolument dépourvue de stomates ou de tout autre orifice, il s'est servi de feuilles de « Bégoniacées tachées de blanc », qui, « excessivement minces déjà sur la plante vivante, se réduisent, en se fanant, à l'état d'une pellicule douée d'élasticité et qui ne représente plus, à peu près, que les couches cuticulaires. » « Ce sont, ajoute-t-il, ces lames colloïdales qui m'ont servi à répéter l'expérience de Graham en la modifiant légèrement. » Une première objection peut, on le voit, être faite de suite à M. Barthélemy : c'est que sa feuille est nécessairement pourvue de stomates, de poils rompus, et sans aucun doute d'un nombre plus ou moins considérable de petits orifices accidentels, qui en font une membrane toute différente de la cuticule intacte d'une feuille fraîche. L'auteur a sans doute prévu cette objection, car il nous dit que, pour s'assurer si la membrane était intacte, il l'a soumise à la dialyse de l'air seul, et que l'air dialysé par elle contenait en moyenne 36,1 pour 100 d'oxygène, chiffre un peu inférieur à celui que Graham avait constaté pour le caoutchouc. Nous avouons

que cette « vérification » ne nous satisfait nullement, parce que la production d'une certaine dialyse à travers les parties intactes de la feuille n'empêche pas les stomates d'exister et que nous ne voyons pas pourquoi leurs orifices se seraient fermés pendant le flétrissement de la feuille. Quoi qu'il en soit, l'auteur, après avoir vu l'acide carbonique traverser sa membrane, en conclut qu'il pénètre dans les végétaux exclusivement à travers la cuticule.

Cependant, les expériences mêmes de M. Barthélemy sont formellement contredites par un observateur de grand mérite, M. Merget, qui, nous allons le voir, s'est beaucoup occupé de cette question et qui dans une lettre m'affirme avoir répété « plus de cent fois » les expériences de M. Barthélemy et n'avoir jamais obtenu que des « résultats négatifs ».

Quant aux arguments formulés par M. Barthélemy contre l'entrée des gaz par les ouvertures des stomates, le lecteur jugera aisément de leur valeur par le suivant, qui nous dispensera de citer les autres. M. Barthélemy suppose d'abord fort gratuitement qu'« on n'a, à vrai dire, pour attribuer aux stomates un rôle de premier ordre dans la respiration, d'autre raison que leur analogie avec la bouche des animaux; » à quoi il répond : « L'analogie de forme avec la bouche des animaux ne saurait être suffisante ni même sérieuse, puisque, chez les animaux supérieurs, les narines plus que la bouche servent à la respiration, et que, chez les insectes et les animaux à respiration cutanée, la bouche n'a rien de commun avec la respiration. » Un peu plus loin il ajoute : « Les lèvres des stomates sont disposées comme celles d'une bouche, et l'on sait que, lorsqu'on aspire par la bouche sans contractions orbiculaires, celle-ci se ferme. Ainsi les stomates, dans les conditions normales, peuvent laisser sortir les gaz de l'intérieur lorsque la pression augmente; mais ils ne peuvent laisser rentrer l'air dans les lacunes. »

Un grand nombre d'excellentes expériences, dont quelques-unes sont déjà fort anciennes, ont mis en évidence le fait indiqué plus haut que, dans les végétaux supérieurs, les stomates jouent le plus grand rôle dans la sortie et l'entrée des gaz et des vapeurs. Nous passerons rapidement en revue les plus importants d'entre ces faits. Raffeneau Delile a le premier montré que, en soufflant dans le pétiole d'une feuille de *Nelumbium speciosum* plongée sous l'eau, on voit sortir par la face supérieure, pourvue de stomates, des bulles de gaz qui viennent crever à la surface du liquide. La

même observation a été reproduite avec d'autres feuilles, notamment avec celles des *Allium*, des *Iris*, de l'*Arum maculatum*, etc. ; mais, pour que les bulles d'air puissent se dégager, il est nécessaire que la feuille plongée dans l'eau conserve à sa surface une couche mince d'air, ce qui est le cas de toutes les feuilles que nous venons de citer. Si l'on frotte leur surface avec la main, de façon à enlever cette couche d'air, le dégagement de gaz par les stomates du limbe ne se produit plus quand on souffle avec la bouche dans le pétiole, parce que les stomates sont bouchés par le liquide que la capillarité retient entre leurs lèvres. L'eau, ainsi retenue, offre une résistance très considérable à la sortie de l'air. Si, en effet, on souffle dans le pétiole d'une feuille d'*Allium* plongée sous l'eau et bien débarrassée d'air par des frictions, on ne peut pas parvenir à faire sortir de bulles d'air ; mais, si l'on aspire fortement, la feuille s'injecte d'eau. La même expérience peut être faite avec un tube capillaire dont l'extrémité effilée, plongée dans l'eau, contient une petite colonne de ce liquide ; si fort que l'on souffle, on ne peut pas faire sortir ce dernier, tandis qu'en aspirant, on en fait rapidement entrer de nouvelles quantités. Il y a donc là une condition dont il faut avoir grand soin de tenir compte dans les expériences relatives à la question qui nous occupe.

Une expérience inverse de celle de Raffeneau Delile a été faite par M. Sachs. Il enfonce dans sa bouche le limbe d'une feuille, serre les lèvres autour de la base du pétiole et souffle ; l'air sort par l'extrémité libre du pétiole ; le limbe étant intact, l'air n'a évidemment pu entrer que par les stomates.

L'expérience suivante d'Unger, reproduite par M. Sachs, met bien en relief le phénomène de la sortie de l'air par les stomates. Il adapte la base d'une feuille creuse d'*Allium Cepa* à l'ouverture de la petite branche d'un tube recourbé dans lequel on verse du mercure jusqu'à ce qu'il y ait équilibre dans les deux branches, de façon à emprisonner de l'air dans la partie supérieure de la petite branche et dans la cavité de la feuille. Si alors, tout l'appareil plongeant dans l'eau, on verse dans la grande branche une nouvelle quantité de mercure, l'air comprimé dans la petite branche sort, par les stomates de la feuille, en grosses bulles qui crèvent à la surface de l'eau.

L'expérience suivante de M. Sachs met bien en relief à la fois la possibilité de l'entrée des gaz par les stomates et la communica-

tion des méats et des lacunes des feuilles avec les vaisseaux du bois. Une cloche fermée d'un bouchon repose sur le plateau d'une machine pneumatique. Sous cette cloche, on place un vase plein d'eau de chaux; à travers le bouchon de la cloche, on fait passer le pétiole d'une feuille, et l'on enfonce son extrémité dans l'eau de chaux. La feuille elle-même est enveloppée d'une cloche renversée, dont l'ouverture est tournée vers le haut. On fait parvenir dans cette cloche un courant de gaz acide carbonique qui, en vertu de sa densité, ne tarde pas à la remplir. On fait alors jouer le piston de la machine; *dès les premiers coups de piston*, on voit l'eau de chaux se troubler; l'acide carbonique, pénétrant dans le limbe de la feuille par ses stomates, circule dans le limbe, puis dans le pétiole, sort par l'extrémité de ce dernier, qui plonge dans l'eau de chaux, et trouble cette dernière. On peut faire la même expérience avec une tige de *Brassica Napus*, de Pomme de terre, etc. Le gaz entré par les stomates des feuilles sort par la section de la tige et trouble l'eau de chaux. On a reproché à cette expérience de faire intervenir une action pneumatique qui ne se produit pas dans la nature; mais il est important de remarquer que, d'après M. Sachs, l'entrée de l'acide carbonique se produit « dès les premiers coups de piston », c'est-à-dire dès que l'équilibre de pression entre l'intérieur de l'organe végétal et l'extérieur est détruit; or nous verrons que cette différence d'équilibre se produit dans un grand nombre de circonstances naturelles.

Les expériences suivantes de M. Merget sont d'ailleurs tout à fait à l'abri de ce reproche. Pour démontrer que les gaz et les vapeurs peuvent entrer et sortir par les stomates, M. Merget s'est d'abord adressé à des vapeurs jouissant de la propriété de colorer les tissus, et il a choisi les vapeurs mercurielles, parce que « des trois modes d'introduction dans les végétaux possibles pour ces vapeurs, le transport par les liquides de l'économie servant de véhicules, la dialyse cuticulaire et la diffusion par des ouvertures libres, le dernier seulement est admissible pour elles, puisqu'elles ne sont ni solubles dans l'eau ni dialysables à travers aucune membrane colloïdale ». La pénétration des vapeurs mercurielles dans le parenchyme des feuilles est révélée par un changement de coloration du protoplasma des éléments anatomiques et sa mort ultérieure. L'auteur, prenant une feuille monostomatée, c'est-à-dire n'ayant de stomates que sur l'une de ses faces, recouvre la moitié droite de la face inférieure et la moitié gauche

de la face supérieure d'un « enduit-réserve » destiné à jouer le rôle d'un obturateur absolu des stomates, puis il expose la feuille aux vapeurs mercurielles. Si la feuille n'a de stomates que sur la face inférieure, « la portion du parenchyme qui correspond à la réserve supérieure n'est aucunement préservée de l'intoxication mercurielle, tandis qu'il y a préservation complète de la portion qui correspond à la réserve inférieure. » Si, au contraire, c'est la face supérieure qui seule offre des stomates, on obtient le résultat inverse, « et cette corrélation entre l'occlusion des stomates et l'annihilation de l'action toxique des vapeurs mercurielles prouve la pénétration de ces dernières par les orifices stomatiques. »

Pour démontrer que les stomates servent aussi bien à la sortie qu'à l'entrée des gaz, M. Merget « injecte au mercure une de ces feuilles, dont les pétioles sont creusés de larges cavités en communication avec les méats du parenchyme, et la presse entre deux doubles de papier sensible à l'azotate ammoniacal d'argent. Dans ces conditions, l'empreinte du limbe qui se forme uniquement sur le double en contact avec la face stomatée atteste que la diffusion sortante des vapeurs mercurielles s'effectue par les ostioles. »

Quand les feuilles sont bistomatées, c'est-à-dire munies de stomates sur leurs deux faces, l'enduit-réserve, appliqué de la même façon que plus haut, n'empêche pas les vapeurs mercurielles de pénétrer dans le limbe, mais il retarde manifestement leur pénétration. Avec les feuilles bistomatées, M. Merget met bien en relief l'entrée des vapeurs par les stomates d'une face et sa sortie par ceux de l'autre face ; pour cela, il applique la feuille intacte sur une feuille de papier sensible à l'azotate ammoniacal d'argent, puis il la recouvre de quelques doubles de papier sans colle, auxquels il superpose une plaque de cuivre amalgamée ; les vapeurs qui se dégagent de cette dernière traversent le papier sans colle, puis pénètrent dans la feuille par sa face supérieure et, en sortant par sa face inférieure, vont tracer une empreinte de cette feuille sur le papier sensible.

M. Merget a fait des expériences avec les gaz ammoniac, acide hypoazotique, acide sulfureux, acide sulfhydrique, cyanogène, chlore, et les vapeurs de brome et d'iode, et a obtenu avec tous ces corps des résultats analogues. « J'ai pu, dit-il, étendre l'application de la méthode des réserves à des gaz dépourvus de toute action sur les tissus végétaux, en injectant préalablement ceux-ci avec des

liquides sur lesquels ces gaz réagissent en donnant des produits colorés. Les résultats qu'ils fournissent sont identiques à ceux qu'on obtient avec les gaz capables de colorer directement les tissus ».

M. Merget a démontré également, par un procédé très simple et très probant, que les vapeurs aqueuses sortent des feuilles adultes par les stomates, tandis qu'à l'état jeune elles se dégagent par diffusion à travers la cuticule. Il emploie pour cela un papier imbibé d'un mélange de protochlorure de fer et de chlorure de palladium obtenu protochimiquement. Ce papier, d'un blanc jaunâtre tant qu'il est sec, acquiert une teinte noirâtre de plus en plus foncée à mesure qu'il devient davantage humide. On fixe facilement la teinte ainsi obtenue en lavant le papier dans une solution de perchlorure de fer. Pour étudier à l'aide de ce papier l'exhalation aqueuse, M. Merget en fait un pli, dans lequel il intercale le limbe d'une feuille restée adhérente à la plante vivante, en le maintenant à l'aide d'une faible pression, de sorte que les parties de la surface par lesquelles il y a émission de vapeurs puissent seules produire un changement de teinte; « c'est bien, d'ailleurs, ajoute-t-il, aux vapeurs émises, et non à des réactions de contact, que sont dues les empreintes ainsi produites, car elles se forment également à travers des doubles de papier perméable. » En opérant avec des feuilles adultes pourvues de stomates sur une seule de leurs faces, M. Merget n'obtint d'empreinte que sur la lame de papier en contact avec cette face. Lorsque c'est la face inférieure qui est seule stomatée, « les nervures se dessinent en blanc sur le fond plus ou moins teinté qui correspond aux surfaces parenchymateuses. Ces surfaces émettent donc plus de vapeurs aqueuses que celles des nervures, quoique leur cuticule soit plus épaisse, plus cirreuse, et qu'elle recouvre des tissus moins pénétrés d'humidité : leur excès d'émission ne peut alors provenir que de la diffusion des vapeurs intérieures à travers les orifices de leurs nombreux stomates. Tant que les stomates ne sont pas formés, les deux faces foliaires exhalent à peu près de la même manière; mais, à mesure qu'ils apparaissent et se multiplient sur la face inférieure, l'exhalation de cette face augmente rapidement, tandis que celle de la face supérieure diminue, par suite de l'épaississement de la cuticule et du renforcement de son dépôt cirieux. Quand le limbe est complètement développé, la face supérieure ne prend plus qu'une part très faible, et le plus souvent négli-

geable, au phénomène de l'exhalation totale, car on peut la priver de sa propriété évaporatrice en la recouvrant d'un enduit-réserve imperméable, sans que la feuille paraisse en souffrir. Cette même feuille, au contraire, s'altère promptement et tombe, ou se pourrit sur place, lorsque l'imperméabilisation est pratiquée sur sa face inférieure.»

Lorsque les feuilles ne possèdent de stomates qu'au niveau de leur face supérieure, cette face seule s'imprime, malgré l'épaisseur de sa cuticule.

Quand elles ont des stomates sur leurs deux faces, deux cas se présentent: ou bien, comme cela existe chez les Dicotylédones, les stomates sont moins nombreux sur la face supérieure que sur l'inférieure, et la première de ces faces donne une image moins foncée que la seconde; ou bien les stomates sont à peu près en même nombre sur les deux faces, comme dans la plupart des Monocotylédones, et les images offrent à peu près la même teinte. Les images fournies par les feuilles des Monocotylédones offrent des lignes sombres, longitudinales et parallèles, qui répondent aux rangées de stomates.

M. Merget a enfin expérimenté avec les gaz constituants de l'atmosphère et recherché par quelles voies les végétaux aériens et aquatico-aériens les admettent et les rejettent. « Cette admission et ce rejet s'opèrent, dit l'auteur, dans des conditions physiques essentiellement différentes, suivant qu'ils résultent soit des mouvements lents et de peu d'étendue auxquels donne lieu le jeu des forces diffusibles moléculaires, soit des mouvements plus rapides et plus étendus provoqués par les différences de pression que certaines causes naturelles produisent entre les deux atmosphères intérieure et extérieure des plantes. »

Pour obtenir artificiellement la circulation des gaz dans les organes végétaux mis en expérience, ainsi que l'entrée et la sortie de ces gaz, et constater les voies par lesquelles ils entrent et sortent, M. Merget a recours aux expériences suivantes :

Une éprouvette, renversée sur une cuve à eau, est remplie d'un gaz inerte, tel que l'hydrogène, maintenu en équilibre de pression avec l'air ambiant. Il introduit dans l'éprouvette le limbe d'une feuille dont le pétiole est maintenu dans l'air, au-dessus de la cuve à eau. Afin d'obtenir des différences de pression très faibles, comparables à celles que présentent fréquemment l'atmosphère intérieure des plantes et l'atmosphère ambiante, et qui mettent

en circulation les gaz, il suffit de faire varier le niveau du mercure dans l'éprouvette à hydrogène. Dans ces conditions, « au bout d'un temps qui peut varier de quelques heures à plusieurs jours, suivant qu'il s'agit de sujets dont les tissus sont parcourus par un réseau plus ou moins développé de canaux et de lacunes, l'éprouvette à hydrogène se vide totalement de ce gaz, qui est remplacé par un mélange des trois gaz atmosphériques, en proportions variables avec le degré de vitesse du passage. » Ce qui prouve bien que, dans ce cas, l'hydrogène d'une part, les gaz atmosphériques de l'autre, sont entrés et sortis par les stomates, c'est que, « en opérant sur des feuilles monostomatées, on constate que l'obturation, par l'application d'un enduit-réserve, de la face dépourvue de stomates est sans influence aucune sur le phénomène des échanges, tandis qu'on le rend impossible en obturant la face stomatée. » Au lieu de faire plonger dans l'éprouvette à hydrogène le limbe de la feuille, on peut y introduire le pétiole, en maintenant le limbe au dehors; les phénomènes se produisent de la même façon, mais la marche des gaz est inverse. L'auteur a opéré aussi avec des rameaux entiers, dont il introduisait dans l'éprouvette tantôt l'extrémité feuillée, tantôt la base. Les résultats obtenus étaient les mêmes qu'avec les feuilles isolées. « On peut aussi, lorsqu'il s'agit de feuilles dont les limbes se mouillent difficilement et dont les pétioles sont creusés de larges canaux, se contenter d'introduire, dans une éprouvette remplie d'eau et renversée sur la cuve à eau, tantôt le pétiole d'une de ces feuilles, le limbe restant en dehors, tantôt le limbe, en disposant extérieurement la section du pétiole. » Quand c'est le pétiole qui a été placé dans l'éprouvette, « on voit qu'il se produit à l'intérieur du limbe une diminution de pression, qui se mesure par l'élévation de la section du pétiole au-dessus du niveau de l'eau dans la cuve, et qui agit alors comme une cause d'appel, sous l'influence de laquelle l'air extérieur, affluant à travers le limbe, vient se dégager dans l'éprouvette par la section du pétiole. » Quand, au contraire, c'est le limbe qui a été introduit dans l'éprouvette, le pétiole étant maintenu dans l'atmosphère, l'air pénètre par la section du pétiole, passe dans le limbe, puis dans l'éprouvette; mais, « quel que soit le sens de son mouvement à travers le limbe, c'est toujours par les stomates que s'opère sa transmission, comme cela résulte, pour les feuilles monostomatées, de l'opposition bien tranchée des effets produits par des ap-

plications alternatives d'enduits-réserves sur les deux faces. »

L'expérience suivante, faite dans les conditions de la végétation la plus normale, met hors de contestation le fait de la sortie et de l'entrée des gaz par les stomates. Un pied de Nuphar en pot étant placé dans une cuve à eau, et toutes les feuilles étant immergées, à l'exception de deux d'entre elles qu'on recouvre séparément d'une cloche pleine d'air, si l'on diminue la pression dans une de ces cloches par aspiration, et si on l'augmente d'autant dans l'autre par enfoncement, l'eau reprend très promptement son niveau des deux côtés. Les deux atmosphères dans lesquelles sont confinées les feuilles sont mises en communication par le réseau continu de canaux et de lacunes qui parcourt les pétioles et le rhizome, et, pour que l'équilibre se rétablisse entre elles, il faut qu'il y ait mouvement sortant de l'air par un des limbes et rentrant par l'autre. Les deux mouvements s'opèrent par la voie toujours libre des orifices stomatiques, car ils sont absolument empêchés par l'obturation des faces supérieures, qui ici sont seules pourvues de stomates. L'expérience est encore plus facile avec des feuilles de *Nymphæa*.

Ces expériences mettent nettement en évidence ce fait que dans les feuilles pourvues d'une cuticule épaisse, l'échange des gaz entre l'intérieur des végétaux et l'atmosphère s'effectue par les stomates; mais, en même temps, certaines d'entre elles montrent que, dans les feuilles jeunes, non encore cuticularisées et dépourvues de stomates, cet échange gazeux se produit par diffusion à travers les parois externes des membranes épidermiques, comme cela est nécessaire pour toutes les grandes Algues marines et les Phanérogames entièrement submergés, qui sont dépourvus de stomates. Il reste encore à déterminer si ces dernières plantes absorbent l'air tenu en dissolution dans l'eau ou si, comme j'ai entendu M. Merget en émettre l'avis, leurs organes sont enveloppés d'une mince couche d'air.

Introduits dans la plante par les ouvertures des stomates ou par diffusion, les gaz circulent dans les méats intercellulaires et dans les vaisseaux et sont ainsi transportés dans les différents organes, où ils pénètrent dans les cellules par diffusion à travers les membranes. Nous n'insisterons guère sur cette partie de la question, qui n'est mise en doute par personne; nous nous bornerons à citer quelques expériences qui mettent en évidence la possibilité de la circulation des gaz dans les vaisseaux du bois. La première

de ces expériences est due à Hales. Une cloche appliquée sur le plateau de la machine pneumatique est fermée dans le haut par un bouchon que traverse un fragment de rameau. L'extrémité inférieure plonge dans un vase plein d'eau. A mesure qu'on fait le vide, l'air pénètre dans les vaisseaux au niveau de l'extrémité supérieure du rameau, et, sortant par leur extrémité inférieure, se dégage en bulles à travers l'eau dans laquelle plonge cette extrémité. M. Merget rend très manifeste la perméabilité des vaisseaux pour les gaz et les vapeurs, à l'aide des vapeurs mercurielles, dont il peut suivre la marche le long des faisceaux. En faisant traverser par ces vapeurs des rondelles de bois, il a pu obtenir sur du papier, sensibilisé à l'azotate d'argent ammoniacal, de belles images de la disposition des éléments du bois.

Il nous reste, pour terminer l'histoire de la circulation des gaz dans les plantes, à résoudre une troisième question, celle des causes qui déterminent les mouvements des gaz. Nous passerons successivement en revue chacune des causes qui ont été signalées, en commençant par celles qui nous paraissent avoir le moins d'importance. Parmi ces dernières, on a signalé les mouvements des organes déterminés par le vent. Sous l'influence du vent, les organes sont courbés plus ou moins brusquement; les espaces intercellulaires d'une de leurs faces sont comprimés, tandis que ceux de la face opposée sont dilatés, d'où passage des gaz des parties comprimées dans les parties voisines, qui ne le sont pas ou qui, au contraire, sont dilatées. Quoiqu'on doive tenir compte de cette influence, elle est évidemment trop accidentelle pour avoir une importance considérable dans la circulation normale des gaz, et nous ne la mentionnons que pour mémoire.

En second lieu, il importe de tenir compte des variations incessantes de composition chimique auxquelles sont soumis les gaz contenus dans les méats intercellulaires et les éléments vasculaires ou fibreux du bois, par suite des échanges qui s'accomplissent entre eux et ceux qui sont contenus dans les cellules. Ces variations, en établissant une différence marquée entre les gaz intérieurs et les gaz de l'atmosphère ambiante, doivent favoriser les phénomènes de diffusion gazeuse qui se produisent entre l'atmosphère intérieure et l'atmosphère extérieure.

En troisième lieu, les variations de volume des cellules sous l'influence de l'absorption des liquidés ou de la transpiration provoquent incontestablement, dans une certaine mesure, les mouve-

ments des gaz, en faisant varier les dimensions des méats intercellulaires dans lesquels ceux-ci sont contenus, le diamètre des méats étant diminué quand la turgescence des cellules voisines augmente, et augmenté quand cette turgescence diminue. Cette cause doit surtout agir dans les feuilles dont les méats sont considérables et dont les cellules perdent, par la transpiration, des liquides qui leur sont ensuite rendus par les rameaux.

Une quatrième cause de la circulation des gaz, beaucoup plus importante que les précédentes, est la différence de pression qui existe entre les gaz intérieurs et l'atmosphère ambiante, les gaz situés dans les vaisseaux et les méats intercellulaires des plantes offrant d'habitude une tension inférieure à celle des gaz de l'atmosphère. Ce dernier fait a été bien démontré par M. Franz Hoehnel. L'auteur coupe sous le mercure un rameau d'une plante ligneuse vivante et voit le mercure pénétrer à la fois dans les vaisseaux sectionnés des deux moitiés du rameau. Comme le mercure, à cause de ses propriétés spéciales, ne peut pas monter dans les tubes capillaires, en vertu de la seule capillarité, on est bien obligé de conclure que, s'il s'enfonce dans les vaisseaux du rameau coupé, c'est en vertu d'une pression atmosphérique supérieure à celle des gaz contenus dans les vaisseaux. Dans une expérience faite au mois de juin avec un rameau de plusieurs années de *Quercus pedunculata*, le mercure s'éleva, dans la portion terminale du rameau, jusqu'à une hauteur de 385 millimètres, et, dans la portion basilaire, jusqu'à 152 millimètres. Dans certaines conditions, le mercure s'enfonçait dans la portion basilaire du rameau jusqu'au niveau de son point d'insertion sur la branche qui le portait. On reconnaît facilement le niveau auquel s'arrête le mercure, parce que, après avoir enlevé l'écorce, les vaisseaux injectés de mercure offrent l'aspect de lignes grisâtres. Comme le mercure ne peut pénétrer dans les vaisseaux qu'après avoir vaincu la résistance que lui offre la capillarité, la hauteur à laquelle il pénètre dans ces vaisseaux n'indique pas exactement la différence de pression qui existe entre l'atmosphère et les gaz intérieurs. Il faut ajouter à la colonne mercurielle soulevée par la pression atmosphérique une colonne équivalente à la résistance capillaire. D'après Hoehnel, cette colonne est, pour le Chêne, de 13 centimètres environ. La pression négative de l'air contenu dans les vaisseaux de cette plante est donc, en réalité, égale à $38,5 + 13$, ou 51,5 centimètres. Dans les vaisseaux de la zone la plus exté-

rieure, le mercure s'élève davantage que dans ceux des zones plus internes et, par suite, plus âgées; la pression de l'air intérieur est donc moindre dans les premiers que dans les derniers. En coupant sous le mercure des tiges de plantes herbacées, l'auteur obtint des résultats analogues. Il en fut de même avec des feuilles; en expérimentant avec celles du *Syringa vulgaris*, il vit le mercure pénétrer dans les vaisseaux de 5 à 40 millimètres. La différence entre la pression intérieure et la pression extérieure est donc beaucoup moindre dans les feuilles que dans les rameaux.

Des branches dont la surface de section est abandonnée à l'air conservent pendant un certain temps une pression négative, mais peu à peu l'équilibre s'établit entre les gaz contenus dans les vaisseaux et l'air atmosphérique. L'auteur attribue la persistance momentanée de la différence de pression, en partie à la présence de tilles obturant plus ou moins la lumière des vaisseaux, et en partie à la persistance de la transpiration dans l'extrémité feuillée des rameaux.

M. Hoehnel a montré, en effet, et cela est d'une grande importance au point de vue qui nous occupe ici, qu'il existe une relation étroite entre la transpiration et la pression des gaz contenus dans les vaisseaux, et que la pression négative de ces derniers est due à la transpiration. Deux rameaux aussi semblables que possible d'une même plante sont coupés en même temps; l'un est abandonné à l'air, l'autre est plongé tout entier dans l'eau, de façon à empêcher la transpiration, qui, au contraire, continue à se produire librement pour le premier. L'équilibre de pression entre l'air des vaisseaux et l'atmosphère s'établit plus rapidement dans le rameau qui ne transpire plus que dans l'autre.

L'influence de la transpiration sur la pression des gaz contenus dans les vaisseaux, et par suite sur la circulation de ces gaz et sur celle des liquides, est d'ailleurs facile à expliquer. Les vaisseaux contenant à la fois des liquides et des gaz, si les liquides contenus dans les portions supérieures de la plante s'évaporent avec une certaine rapidité, il se produit de haut en bas un appel incessant de nouvelles quantités de liquides, et l'air entremêlé se trouve soumis à une pression de moins en moins grande. D'autre part, à mesure que la pression diminue dans les vaisseaux, l'absorption par les racines augmente, et des quantités nouvelles de liquides venus du sol montent dans les organes. Transpiration, pression des gaz intérieurs et absorption des raci-

nes sont donc étroitement liées ensemble, et l'on peut sans crainte d'exagération affirmer que la transpiration est le régulateur le plus puissant de la circulation des liquides et des gaz.

La pression des gaz contenus dans les plantes est encore placée sous la dépendance de la température, mais les idées exposées encore aujourd'hui dans tous les ouvrages classiques doivent être beaucoup modifiées par un certain nombre de faits très importants dont la connaissance est toute récente. L'opinion aujourd'hui généralement admise, en ce qui concerne l'influence de la température extérieure sur la circulation des gaz, est nettement énoncée par Sachs dans la proposition suivante : Parmi les causes qui « tendent constamment à mettre l'air en mouvement dans la plante », il cite : « les oscillations de température, qui font sortir une partie de l'air contenu dans la plante lorsque celui-ci se dilate, et qui, au contraire, en attirent de l'extérieur lorsqu'il se contracte. » Il semble, en effet, que tout abaissement de la température extérieure, en diminuant le volume du gaz contenu dans la plante, doit avoir pour résultat nécessaire d'en attirer une nouvelle quantité de l'extérieur ; tandis qu'une élévation de température, en faisant dilater les gaz intérieurs, doit avoir pour conséquence l'expulsion au dehors, par les stomates ou les ouvertures accidentelles, d'une partie de la masse gazeuse contenue dans le végétal.

D'après les expériences récentes de M. Merget, c'est cependant tout le contraire qui se produit ; l'échauffement d'une partie d'un végétal, bien loin de déterminer la dilatation et l'expulsion des gaz qu'il renferme, provoque au contraire l'entrée d'une nouvelle quantité de gaz venant du dehors. Comme ces faits ont une importance capitale au point de vue des échanges gazeux qui s'effectuent incessamment entre les êtres vivants et leur milieu ambiant, nous croyons que le lecteur nous saura gré d'entrer à leur sujet dans des détails un peu circonstanciés.

L'échauffement d'un corps poreux *sec* détermine la sortie des gaz qu'il renferme par les pores superficiels ; mais, si ce corps a été préalablement mouillé, l'échauffement détermine à la fois la sortie de l'eau qu'il contenait et l'entrée des gaz du dehors sous une pression qui croît avec la température et qui peut atteindre plusieurs atmosphères. Tel est le phénomène capital qui, découvert par M. Merget, a été désigné par lui sous le nom de *thermo-diffusion gazeuse des corps poreux et pulvérulents humides*. « Le

mode le plus direct de vérification expérimentale de ce phénomène consiste, dit M. Merget, à prendre un bloc d'un corps poreux quelconque, de plâtre par exemple, dans lequel on creuse une cavité cylindrique où l'on engage un tube ouvert aux deux bouts. Le tube est fixé au bloc de plâtre par l'une des extrémités à l'aide de plâtre gâché, tandis que son extrémité libre est mise en relation avec un manomètre à mercure. Si le plâtre est bien sec, l'échauffement du bloc, dans une étuve, dans la flamme d'une lampe à alcool, dans celle d'un bec de gaz ou au-dessus d'un feu clair, détermine la dilatation de l'air intérieur, qui, libre de s'échapper au dehors par les ouvertures des pores superficiels, reste constamment en équilibre de pression avec l'air extérieur, ainsi que le montre le stationnement du mercure dans le manomètre. Les choses ne se passent plus de la même façon lorsqu'il y a eu préalablement imbibition du bloc par l'eau ou par un liquide volatil quelconque; dans ce cas, dès qu'on commence à le chauffer, la dénivellation du mercure accuse un accroissement immédiat de la pression intérieure, et cet accroissement est toujours en rapport avec celui de la température de l'échauffement. Si l'on sépare le manomètre et qu'on plonge dans l'eau l'extrémité libre du tube, l'air, qui afflue sous pression à l'intérieur du bloc de plâtre par tous les pores superficiels, rencontrant, au niveau de l'orifice du tube qui plonge dans l'eau, une résistance qu'on peut toujours rendre inférieure à sa pression, se dégage par cet orifice avec une vitesse qui se règle toujours, elle aussi, sur la marche de l'échauffement. » L'auteur a reproduit devant nous cette dernière expérience avec une simple pipe en terre, dont le fourneau avait été rempli de terre de pipe et dont le tuyau servait de tube de dégagement. Dès que la pipe, préalablement imbibée d'eau, était placée au-dessus de la flamme d'une lampe à alcool, l'extrémité libre de son tuyau plongeant dans un verre d'eau, on voyait se dégager par ce tuyau des bulles de gaz d'autant plus nombreuses et pressées que l'échauffement du fourneau de la pipe était plus considérable. Les mêmes expériences peuvent être faites avec des vases de pile en terre poreuse, dans lesquels on introduit un tube en verre ou en métal, maintenu au centre de l'orifice par du plâtre gâché, la cavité du vase étant conservée libre ou, au contraire, remplie d'une poudre fortement tassée, tous appareils fort simples que M. Merget désigne sous le nom de *dialyseurs*.

« En dehors de toute interprétation théorique, dit M. Merget, ce

qu'on peut affirmer avec assurance, c'est que les phénomènes de thermodiffusion des corps poreux et pulvérulents humides offrent un exemple très net de transformation de la chaleur en mouvement, car le gaz extérieur qui pénètre dans ces corps se refroidit en les traversant, et c'est la force vive devenue disponible par suite de la transformation calorifique moléculaire que l'on retrouve dans le mouvement de masse du gaz affluant du dehors vers l'intérieur du corps poreux.

« Ces faits jouent un rôle important dans certains phénomènes naturels. Nos vêtements, les pierres de nos maisons, le sol, lorsqu'ils sont tant soit peu échauffés, après humectation préalable, fonctionnent comme des appareils thermodiffuseurs, et cela avec une activité parfois surprenante. Chez les animaux, les phénomènes thermodiffusifs interviennent certainement dans la respiration pulmonaire et trachéenne; mais c'est chez les végétaux surtout que ces phénomènes ont une importance capitale. »

M. Merget considère en effet les animaux et les végétaux, envisagés physiquement, comme des corps poreux humides. En ce qui concerne les végétaux, qui seuls font l'objet de la présente étude, ses expériences, auxquelles il nous a été donné d'assister, confirment pleinement cette manière de voir. Il prend une feuille de *Nelumbium speciosum* fraîchement coupée, adapte à l'extrémité libre de son pétiole, qui est pourvu de larges lacunes, un tube en caoutchouc, qui lui-même communique avec un manomètre à eau, puis il expose le limbe aux rayons du soleil et constate dans le manomètre une dénivellation permanente qui peut s'élever jusqu'à 3 décimètres. Si l'on détache le manomètre et que, le limbe de la feuille étant toujours exposé aux rayons du soleil, on plonge son pétiole dans l'eau, en recouvrant son extrémité sectionnée d'une éprouvette, on voit se produire par la surface de section un dégagement gazeux qui peut s'élever jusqu'à 60 centimètres cubes par minute. Le gaz ainsi dégagé et recueilli dans l'éprouvette est toujours de l'air à peu près pur, avec un très faible excès d'oxygène, provenant de la réduction des traces d'acide carbonique que contient l'air atmosphérique transmis à travers le limbe. Si l'on se reporte à ce que nous avons dit plus haut relativement au rôle des stomates dans les échanges gazeux, on voit que cette expérience fournit un nouvel argument en faveur de l'opinion si inutilement combattue par M. Barthélemy, d'après laquelle l'air s'introduit dans les plantes par les stomates. Il est en effet

inadmissible que, dans le cas actuel, une quantité d'air aussi considérable que celle qui est signalée par M. Merget puisse pénétrer dans la plante par simple diffusion à travers la cuticule. En exposant le limbe des feuilles, non plus aux rayons solaires, mais à un feu clair de charbon, M. Merget put obtenir « un litre d'air par minute, c'est-à-dire des centaines et des milliers de fois le volume de la feuille par heure, et cela pendant plusieurs heures sans interruption, quelquefois pendant des journées entières. Pour entretenir la continuité d'un débit aussi considérable, il fallait évidemment qu'il y eût, à chaque instant, rentrée par le limbe d'un volume d'air égal à celui qui sortait par le pétiole, et je me suis assuré que cette rentrée a lieu bien réellement par les stomates, dont l'occlusion entraîne la cessation immédiate de tout dégagement gazeux ».

L'air n'est pas le seul gaz qui diffuse de la sorte; M. Merget a obtenu les mêmes résultats avec l'oxygène, l'azote, l'hydrogène, l'acide carbonique, l'oxyde de carbone, le protoxyde d'azote.

Les feuilles de *Nuphar*, de *Nymphaea*, de *Limnocharis*, etc., se comportent comme celles du *Nelumbium*, mais avec une activité thermodiffusible moindre, sans doute à cause de la moindre largeur de leurs lacunes.

Ces faits jettent une vive lumière sur les mouvements gazeux qui peuvent se produire dans les végétaux. « Si, m'écrivit M. Merget, vous prenez deux feuilles de *Nelumbium*, insérées sur le même rhizome, lequel est largement canalisé, comme les pétioles, et que l'une d'elles soit plus fortement solarisée que l'autre, il y aura circulation aérienne plus ou moins rapide, à travers tout le régime, de la feuille la plus solarisée à l'autre. » L'air, entrant par les stomates dans le limbe de la première, ira sortir par les stomates de la seconde.

M. Merget continue : « S'il s'agit d'une feuille dont le pétiole ne soit pas largement canalisé, quand elle est également échauffée par tous les points de sa surface, l'air extérieur qui a pénétré dans son parenchyme s'y maintient sous pression pendant toute la durée de l'échauffement; dès que la solarisation cesse, la pression se détruit, l'air intérieur sort pour rentrer encore lorsque les radiations solaires se remettent en jeu, et ces alternatives rythmées d'entrée et de sortie, d'aspiration et d'expiration, doivent se succéder à des intervalles très rapprochés dans les conditions normales de la vie végétale, par suite du balancement perpétuel

des feuilles, du déplacement des diverses parties, etc. Si tous les points de la surface foliaire ne sont pas également échauffés, il y a rentrée de l'air extérieur par les parties chaudes et sortie par les parties froides, avec circulation gazeuse très active des premières vers les secondes, dans l'intérieur du limbe. C'est ce qu'on démontre aisément en exposant au soleil une feuille de *Nelumbium*, sur le limbe cupuliforme de laquelle on a placé de l'eau; il se dégage alors, d'une manière continue, au-dessous de ce liquide des bulles gazeuses très abondantes, qu'on peut recueillir dans une éprouvette, et qui donnent, à l'analyse, de l'air complètement pur. Si l'on opère avec une feuille coupée, il faut avoir soin de boucher hermétiquement la section du pétiole, afin d'empêcher que l'air se dégage par là. »

On peut appliquer ces faits à tout l'ensemble des parties aériennes du végétal, dont la surface est munie d'un grand nombre d'orifices naturels, comme les stomates, ou accidentels, comme les cicatrices des faisceaux des feuilles, les lenticelles, les fissures de toute nature. « Étant admis, dit M. Merget, que, pour toutes les feuilles (et il aurait pu ajouter pour toutes les parties du végétal), l'échauffement met en jeu toutes les forces thermodynamiques, qui trouvent leurs conditions d'activité dans la structure et dans l'état hygrométrique des tissus; comme cet échauffement, en l'état ordinaire, c'est-à-dire lorsqu'il provient de la chaleur du soleil, est loin de se produire uniformément aux points frappés par les rayons solaires, l'air intérieur, par suite de l'excès de pression qu'il acquiert, se détend sur celui des parties froides, qu'il presse, en le contraignant à s'échapper par les stomates (et les orifices accidentels) des surfaces épidermiques correspondantes, pendant que l'air extérieur afflue par les stomates (et les orifices accidentels) des surfaces solarisées. Il s'établit donc alors un véritable courant circulatoire gazeux des parties vertes qui respirent à celles qui ne respirent pas, avec un double mouvement corrélatif d'aspiration pour les premières et d'expiration pour les secondes. » Dans les plantes aquatiques, l'intensité de cette circulation est rendue plus grande par la présence de vastes lacunes, mais les phénomènes sont au fond les mêmes.

« A un autre point de vue, ajoute M. Merget, les phénomènes thermodynamiques qui résultent, pour les plantes aquatiques, de leur échauffement par les rayons solaires, ont une influence marquée sur l'activité de leur développement végétatif, en détermi-

nant, par les excès de tension intérieure qu'ils produisent, les rhizomes et les racines à s'enfoncer dans le sol avec la force de pénétration qui les caractérise. »

Ce qui prouve bien que tous ces faits sont d'ordre purement physique, c'est que M. Merget reproduit les expériences que nous venons de citer avec des feuilles desséchées jusqu'à devenir cassantes. Il suffit de remouiller le limbe de ces feuilles, en le pressant entre deux linges imbibés d'eau, pour voir se produire, quand on les expose au soleil ou qu'on les chauffe, une circulation gazeuse aussi rapide que si elles étaient fraîches. Il a obtenu encore les mêmes résultats avec des feuilles préalablement injectées au chlorure de calcium, et par conséquent bien réellement mortes.

« Vous remarquerez, m'écrit M. Merget, que la connaissance de la fonction thermodiffusive des végétaux fait disparaître l'antinomie à laquelle on se heurtait, quand on voulait, avec les anciennes idées, se rendre compte des mouvements gazeux qui accompagnent la réduction chlorophyllienne. Si l'on admet, en effet, que l'échauffement d'une feuille détermine l'air confiné à sortir, on ne comprend pas comment l'acide carbonique peut arriver dans le limbe pour y être réduit au moment de la solarisation, tandis qu'il y afflue avec l'air extérieur et circule activement sous l'influence de l'inspiration thermodiffusive. »

L'expérience suivante est d'un haut intérêt au point de vue de la physiologie même des végétaux, et particulièrement de l'activité de la fonction chlorophyllienne. Si, sous l'influence de la lumière, même la plus faible, on plonge dans de l'eau chargée d'acide carbonique une feuille aquatico-aérienne dont le pétiole soit largement canalisé, en faisant rendre l'extrémité coupée de son pétiole sous une éprouvette pleine d'eau, cette feuille, malgré les apparences, se trouve dans des conditions irréprochablement normales au point de vue de l'accomplissement possible de la fonction chlorophyllienne. La couche d'air qui lui est adhérente forme, en effet, autour d'elle une atmosphère qui l'empêche d'être mouillée; ce gaz, passant par les orifices des stomates, pénètre dans les méats du parenchyme foliaire et de là dans les cellules chlorophylliennes, où il est réduit sous l'influence de la lumière. L'oxygène provenant de cette réduction, s'engageant dans les voies de sortie où il rencontre le minimum de résistance, parcourt rapidement les canaux du pétiole, par la section duquel il se dégage dans l'éprouvette. Certaines feuilles, comme celles du

Nuphar, peuvent donner au soleil jusqu'à 10 centimètres cubes de ce gaz par minute. La production de ce volume d'oxygène suppose la réduction d'un volume égal d'acide carbonique; cela porte à 6 litres environ la proportion de ce dernier gaz qu'une feuille de *Nuphar*, solarisée pendant dix heures par une chaude journée d'été, se trouve en état de réduire; et le carbone qu'elle en retire pour la nutrition de ses tissus dépasse le poids relativement énorme de 3 grammes. Comme on peut d'ailleurs faire durer le phénomène plusieurs jours de suite, on voit que ces expériences, en permettant d'étudier la fonction chlorophyllienne dans des conditions qui exagèrent remarquablement son activité, sont particulièrement propres à faciliter l'observation de son mécanisme et à montrer comment elle donne naissance à des hydrates de carbone dont la formation est le point de départ de toute organisation végétale. Il y a là, certainement, matière à d'intéressantes recherches, et celles que M. Merget a commencées sur ce sujet l'ont déjà conduit à des résultats de nature à éclairer quelques points de l'importante question de la transformation de la matière dans les végétaux.

Quand une feuille dont le pétiole est creusé de larges canaux est immergée dans de l'eau chargée d'acide carbonique, le dégagement d'oxygène par la section du pétiole est instantané. On peut conclure de là que l'acide carbonique diffusé dans le limbe s'introduit, en conservant l'état gazeux, dans l'intérieur des cellules chlorophylliennes dont les parois présenteraient des ouvertures *ad hoc*. Ces mêmes ouvertures livreraient aussi passage à l'oxygène qui les traverserait également à l'état gazeux et se diffuserait à la sortie dans les méats du parenchyme foliaire, pour passer de là dans les grands canaux du pétiole. Ce qui tendrait à prouver la réalité de ce double mouvement gazeux à travers les parois cellulaires, c'est qu'on peut faire momentanément disparaître la fonction chlorophyllienne dans les feuilles, en injectant celles-ci avec de l'eau chargée d'acide carbonique, et la faire reparaître sans affaiblissement sensible après dessiccation.

M. Merget a fait des expériences analogues sur les fruits. Il indique, au point de vue de la fonction chlorophyllienne, deux groupes distincts de fruits, les uns pourvus de stomates à travers lesquels pénètre l'air atmosphérique et sort l'oxygène, les autres dépourvus de stomates. L'acide carbonique arrive à ces derniers par des voies diverses, mais le plus ordinairement ils le reçoivent

des feuilles qui le leur transmettent par les canaux aërifères des pétioles, des rameaux et des pédoncules. L'oxygène, qui est mis en liberté sous l'influence de la lumière, reste à l'intérieur des fruits pendant la première période de leur développement, en y déterminant des réactions chimiques qui le fixent; plus tard, il est restitué à l'atmosphère, dans laquelle il s'exhale par les stomates des feuilles, après avoir parcouru en sens inverse le trajet déjà suivi par l'acide carbonique.

Les phénomènes de thermodiffusion exercent encore une action importante sur les mouvements des liquides venant du sol et des matières élaborées dans les feuilles. « Quand l'air extérieur, m'écriit à cet égard M. Merget, pénètre dans les cavités du parenchyme foliaire, comme il y est toujours en pression, cette pression s'exerce inévitablement sur les liquides contenus dans la trame des tissus et les détermine à se mouvoir des lieux de réplétion vers les lieux de déplétion. Vous pouvez vous en assurer par une expérience bien simple. Sur un pied de *Ficus elastica* tenu à l'ombre, coupez une feuille bien fraîche et maintenez la section du pétiole dans l'eau, jusqu'à ce que l'écoulement du suc laiteux ait cessé complètement. Si vous changez alors cette eau pour la remplacer par de l'eau bien limpide, vous verrez, en exposant le limbe au soleil, l'écoulement recommencer immédiatement, pour cesser encore en revenant à l'ombre, et pour reparaitre, à plusieurs reprises, par de nouvelles expositions au soleil. Donc, pendant le jour, et sous l'influence de la chaleur solaire, les matériaux nutritifs élaborés dans les feuilles sont poussés *mécaniquement* de ces organes vers les rameaux et les tiges, où il y a déplétion par suite de la diminution de la tension de l'écorce. Pendant la nuit, au contraire, l'écorce, se remettant en tension, presse les mêmes matériaux des points où la tension est maximum vers ceux où elle est minimum, c'est-à-dire vers les bourgeons terminaux, dont l'accroissement nocturne est plus considérable, en effet, que l'accroissement diurne. »

La thermodiffusion rend compte du fait signalé récemment par M. Vesque, mais mal interprété par lui, que, lorsqu'on élève la température de l'atmosphère autour des organes aériens d'une plante, il se produit un ralentissement dans l'absorption de l'eau par les racines. Sous l'influence de l'élévation de la température, les gaz pénètrent en effet sous pression dans la plante et exercent sur les liquides intérieurs une pression du haut en bas, dont la

conséquence nécessaire doit être la turgescence des cellules des radicules, et par suite le ralentissement de l'absorption radiculaire.

C'est sans doute aussi par les phénomènes de thermodiffusion qu'il faut expliquer l'accélération de la respiration végétale sous l'influence de l'élévation de la température ambiante. Une plus grande quantité d'air s'introduisant alors dans le végétal par les stomates des feuilles et les ouvertures accidentelles de la surface de tous les organes, les diverses cellules reçoivent en un temps donné une plus grande quantité d'oxygène, lui-même soumis à une plus forte pression, et, par suite, les oxydations de toute sorte dont les principes immédiats des cellules sont le siège deviennent beaucoup plus intenses, ainsi que cela se produit chez des animaux placés dans une atmosphère plus riche en oxygène que l'atmosphère normale.

Enfin, nous pouvons trouver dans les phénomènes de thermodiffusion une explication naturelle de la rapidité singulière avec laquelle les plantes croissent dans les pays chauds. Pendant la journée, et sous l'influence de la température très élevée de l'atmosphère, une énorme quantité de gaz s'introduit dans les tissus, apportant aux cellules, avec excès, l'acide carbonique nécessaire à la fabrication des aliments véritables de la plante, et aussi l'oxygène indispensable à la respiration. Tous les phénomènes de nutrition sont ainsi activés, et l'accroissement rapide des plantes, sous les climats chauds et humides, n'a plus rien qui doive nous étonner.

La thermodiffusion gazeuse des corps humides signalée par M. Merget est donc un phénomène de la plus haute importance et dont on devra désormais tenir le plus grand compte dans tous les cas où l'on pourra soupçonner son existence.

Comparativement à l'action puissante exercée par les phénomènes de thermodiffusion, les autres causes de la circulation des gaz sont sans contredit bien peu importantes. Il serait utile, cependant, que cette étude fût reprise dans tous ses détails, dans le but de déterminer l'importance relative des diverses causes qui, concurremment, déterminent les mouvements des liquides et des gaz dans les organes des végétaux. Une étude faite avec des vues d'ensemble est d'autant plus nécessaire que chaque phénomène est en relation étroite avec tous les autres phénomènes et que absorption, circulation, transpiration, nutrition et respiration

sont autant de fonctions si étroitement liées entre elles qu'il est impossible d'en connaître une convenablement si l'on n'a pas une connaissance exacte de toutes les autres.

§ 3. Chaleur, lumière et électricité produites par les plantes.

La production de chaleur, de lumière et d'électricité accompagnée, chez tous les êtres vivants, les différents phénomènes chimiques et physiques dont ces êtres sont le siège.

La chaleur est produite surtout par les oxydations respiratoires. C'est lorsque la plante absorbe le plus d'oxygène et dégage le plus d'acide carbonique, c'est-à-dire lorsqu'elle respire avec le plus d'activité, que la chaleur produite atteint son maximum. Parmi les corps qui dégagent le plus de chaleur en s'oxydant, se trouvent, en première ligne, l'amidon et la glucose, qui, ainsi que nous le savons, se forment et se détruisent sans cesse dans la majorité des plantes et des organes végétaux en voie d'accroissement, c'est-à-dire en pleine activité vitale. La plus grande partie de la chaleur produite par les végétaux étant transformée sur place en mouvements moléculaires, il est habituellement fort difficile de mettre en évidence la quantité des radiations caloriques qui est émise à l'extérieur. Pour cela, deux moyens ont été employés, le thermomètre, qui indique seulement la différence de la température entre le milieu extérieur et les organes végétaux mis en expérience; et le calorimètre, qui, dans ces derniers temps, a pu permettre de constater la quantité totale de calorique émise par des végétaux ou des organes végétaux, notamment par des graines en germination.

C'est avec le thermomètre que Lamarek signala, le premier, en 1777, une élévation considérable de la température dans la spathe de l'*Arum italicum*, au moment de la floraison. C'est encore avec le thermomètre que des observateurs ultérieurs montrèrent que les fleurs, les fruits, les graines en germination, les organes foliacés, la souche herbacée de la tige, en un mot, toutes les parties vivantes des végétaux, produisent de la chaleur, et mirent en relief le rapport constant qui existe entre l'élévation de la température dans un organe végétal et l'activité des phénomènes nutritifs et respiratoires dont il est le siège. On constata ainsi que dans les parties vieilles des végétaux, telles que le bois,

la moelle, le liège, dont les cellules ne contiennent plus de protoplasma, la température ne s'élève pas, tandis que dans les parties jeunes il y a toujours production de chaleur. Des grains de blé en voie de germination font monter le thermomètre de 10 à 12 degrés; des graines de navet peuvent donner une élévation de 20 degrés. Les fleurs produisent aussi, au moment de l'épanouissement et de la fécondation, une élévation considérable de température.

Les expériences faites à l'aide du calorimètre sont encore trop peu nombreuses pour qu'on en puisse tirer des déductions générales importantes. On a pu, cependant, étudier la quantité de calories dégagées par un poids déterminé de certaines graines pendant l'unité de temps et constater que cette quantité augmente graduellement depuis le commencement de la germination pour diminuer au bout d'un certain temps, après avoir atteint un maximum qui varie avec chaque espèce de graines. Cette question est une de celles qu'il importerait d'étudier avec soin, en comparant la quantité de calories produites par un végétal ou un organe végétal avec les quantités d'acide carbonique et d'oxygène dégagées ou absorbées.

Dans quelques végétaux, de même que chez certains animaux, les phénomènes respiratoires sont accompagnés d'un dégagement de lumière qu'on a désigné sous le nom de *phosphorescence*. Ce fait a été signalé par Fabre dans l'*Agaricus olearius*, par M. Tulasne dans l'*Agaricus igneus* d'Amboine, l'*Agaricus noctilucens* de Manille et l'*Agaricus Gardneri* du Brésil. On l'a aussi constaté dans l'appareil végétatif de l'*Agaricus melleus*, que l'on désignait autrefois sous le nom de *Rhizomorpha*. M. Nuesch (voir *Revue internat. des sc. nat.*, 1878) a signalé récemment un fait très remarquable de phosphorescence de la viande, due à la présence de très nombreuses Bactéries. Toutes les viandes d'une boucherie offraient au bout de peu de temps le même phénomène, qui ne s'était d'abord manifesté que sur quelques morceaux. La phosphorescence disparaissait dès que la viande commençait à exhaler l'odeur de la putréfaction. En frottant les mains sur ces viandes, on les rendait phosphorescentes pour plusieurs heures. En examinant au microscope la matière raclée à la surface de la viande, on voyait un grand nombre de points ou de traits lumineux répondant à autant de Bactéries. La phosphorescence de ces corps disparaissait rapidement quand on soumettait la préparation aux

vapeurs d'alcool, d'acide phénique, etc., c'est-à-dire quand on tuait les Bactéries.

La lumière dégagée par les végétaux phosphorescents est blanche, c'est-à-dire formée par les divers rayons du spectre. Fabre compare la phosphorescence de l'Agaric de l'Olivier à une lumière douce, blanche et tranquille, analogue à celle du phosphore dissous dans l'huile. Cette phosphorescence disparaît avec la vie; elle est accompagnée d'un dégagement d'acide carbonique plus considérable que celui qui se produit quand la plante ne brille pas. Elle s'éteint dans l'hydrogène et l'acide carbonique; elle est donc en rapport direct avec la respiration, ainsi qu'on le constate chez les animaux qui jouissent de cette propriété. Tulasne indique dans les Rhizomorphes des faits qui amènent à la même conclusion; il a vu, en effet, que les fentes et les crevasses de ces végétaux manifestent une phosphorescence plus vive quand elles ont été mises en contact avec l'air pendant vingt-quatre heures. Mayen a constaté que la phosphorescence des Rhizomorphes augmente dans l'oxygène et disparaît dans le vide et les gaz impropres à entretenir la respiration. D'autre part, cependant, la phosphorescence diminue dans l'oxygène pur; on sait qu'il en est de même pour le phosphore, et le lecteur n'a pas oublié que la respiration des végétaux est moins active dans l'oxygène pur ou dans l'air soumis à une forte pression que dans l'air ordinaire dans lequel l'oxygène est soumis seulement à une pression d'un cinquième d'atmosphère. Les variations de la température extérieure ont une action manifeste sur la phosphorescence des végétaux; celle-ci cesse au-dessous de 3 à 4 degrés; elle atteint son maximum d'éclat vers 8 à 10 degrés et se maintient jusqu'à 30 degrés, température à laquelle la respiration diminue d'ordinaire d'intensité et le végétal commence à souffrir.

Il ne faut pas confondre la phosphorescence respiratoire dont nous venons de parler avec celle qui se produit sous l'influence de la putréfaction des matières végétales; cependant nous devons ajouter que la cause déterminante de la seconde doit être cherchée, comme celle de la première, dans les phénomènes chimiques et surtout dans les oxydations énergiques dont les substances organiques en voie de putréfaction sont le siège.

Les phénomènes chimiques et physiques très multiples dont les cellules végétales sont le siège, les combinaisons et les décompositions incessantes qui se produisent entre leurs principes et

ceux qui viennent du dehors, les mélanges qui s'effectuent entre leurs parties solubles, le contact incessant de principes à réactions alcalines et acides ne peuvent manquer de déterminer chez les plantes comme chez les animaux la production de courants électriques plus ou moins faciles à mettre en évidence. Cette question n'a été encore que peu étudiée, mais l'existence des courants auxquels nous faisons allusion ne peut plus être mise en doute et l'on a même pu s'assurer que, d'une façon générale, l'intérieur des plantes terrestres est toujours électro-négatif, tandis que la surface est électro-positive. La racine fait cependant exception; sa surface est électro-négative et son intérieur électro-positif quand on intercale une plante vasculaire sur le trajet d'un galvanomètre, en plaçant l'un des fils de la tige sur les feuilles et l'autre sur la racine, on constate que le courant se dirige de la tige vers la racine.

Quelques auteurs ont cherché l'explication de la différence qui existe entre la tige et la racine dans la nature des tissus qui forment la périphérie de la racine; on sait, en effet, que l'épiderme de la racine n'est pas un véritable épiderme. Nous pensons que cette raison n'a pas la valeur qu'on lui attribue. Dans les feuilles les nervures sont électro-positives par rapport au parenchyme.

CHAPITRE VII:

DE LA TRANSPIRATION.

Les cellules végétales contiennent, nous le savons, une grande quantité d'eau ; il n'est donc pas étonnant qu'elles dégagent presque constamment de la vapeur d'eau ; celle-ci est d'abord déversée dans les méats intercellulaires et dans les lacunes, puis elle s'échappe au dehors par les ouvertures des stomates ; c'est ce phénomène qui a reçu le nom de *transpiration*. Comme les feuilles sont les organes les plus riches en méats et en lacunes, comme aussi elles sont très riches en cellules parenchymateuses à parois minces et qu'elles sont plus particulièrement, à cause de leur situation et de leur forme, exposées à toutes les influences extérieures qui peuvent favoriser l'évaporation, comme enfin ce sont les feuilles qui sont les organes les plus riches en stomates, c'est en elles que se trouve le siège principal de la transpiration. Des méats intercellulaires qui séparent leurs cellules, la vapeur d'eau parvient rapidement dans la chambre respiratoire des stomates et s'échappe au dehors par les ouvertures de ces derniers.

M. Merget a bien mis en évidence, dans ces derniers temps, à l'aide d'expériences très ingénieuses, le rôle des stomates dans l'exhalation de la vapeur d'eau. Il a montré que cette exhalation ne s'effectue pas, comme quelques auteurs l'avaient avancé, par la cuticule, mais uniquement par les stomates. Il emploie des papiers hygrométriques très sensibles, au chlorure de palladium et de fer, avec lesquels il met en contact les deux faces des feuilles encore attachées à la plante. Il constate ainsi que la face dépourvue de stomates n'agit pas sur le papier, qui reste blanc, tandis que celle qui en est pourvue colore le papier très rapidement, sauf au niveau des nervures. Avec les feuilles des Monocotylédones, dont les stomates sont disposés en rangées longitudinales parallèles, il obtient des images dans lesquelles des lignes foncées correspondent aux rangées de stomates. Lorsque les feuilles ont des stomates sur les deux faces, elles colorent le papier des deux côtés ; quand il y a davantage de stomates sur une face que sur

l'autre, c'est la face la plus riche en stomates qui colore le papier avec le plus d'intensité. Fait curieux : avec des feuilles panachées, les parties vertes colorent fortement le papier, tandis que les parties blanches n'agissent que peu ou pas du tout. Quand on enduit la feuille d'un mélange de cire vierge et d'axonge, de façon à oblitérer les orifices des stomates, la feuille tombe et pourrit rapidement. Si l'on n'enduit que la face dépourvue de stomates, la feuille continue à vivre.

Merget s'est également assuré, en employant des vapeurs mercurielles, que la cuticule des plantes ne se laisse pas traverser par les vapeurs ; les vapeurs mercurielles ne pénètrent dans la plante que par les orifices des stomates.

Il faut éviter de confondre la transpiration des plantes avec la simple évaporation qui se produit à la surface des corps poreux et humides. Ce sont là deux phénomènes absolument différents. Dans une plante qu'on a tuée après avoir mesuré la quantité de vapeur d'eau transpirée en un temps donné et dans des conditions déterminées, on constate qu'après la mort l'évaporation est, dans les mêmes conditions, beaucoup moindre que ne l'était la transpiration. On constate aussi que l'évaporation cesse de se produire dans une atmosphère saturée d'humidité, tandis que, dans ces conditions, la transpiration, quoique ralentie, continue à s'effectuer. La lumière active la transpiration, tandis qu'elle n'agit pas sur la simple évaporation.

La quantité de vapeur d'eau éliminée par la transpiration peut atteindre, surtout pendant le jour, des proportions très considérables. « Un grand Soleil en pot transpire, en moyenne, pendant les douze heures du jour, 625 grammes d'eau. Un plant d'Avoine, pendant la durée entière de la végétation, évaluée à quatre-vingt-dix jours, dégage 2^k,278 d'eau ; ce qui donne par jour, pour 4 hectare d'Avoine, contenant un million de plants, 25000 kilogrammes d'eau. Un champ de Maïs dégage, par hectare contenant trente plants au mètre carré, en dix heures de jour, 36300 kilogrammes d'eau. Un champ de Choux, où les plants sont espacés de 50 centimètres, dégage par hectare, en douze heures de jour, 20000 kilogrammes d'eau. Un Chêne isolé, portant environ sept cent mille feuilles, a transpiré de juin à octobre, en cinq mois, une quantité totale de 111 225 kilogrammes d'eau. » Il est facile de juger, d'après ces quelques chiffres, empruntés par Van Tieghem à divers observateurs, quelle énorme quantité

d'eau est transpirée par les prairies, les forêts et les champs pendant la durée d'une seule journée, et l'on comprend facilement que les forêts aient une influence considérable sur l'état hygrométrique des régions dans lesquelles elles se trouvent.

Parmi les conditions qui favorisent ou entravent la transpiration cellulaire, il faut placer en première ligne l'absorption de l'eau par les racines. Absorption et transpiration sont deux phénomènes marchant parallèlement et dépendant l'un de l'autre. Quand la transpiration augmente, l'absorption tend également à augmenter ; quand la première diminue, la seconde tend également à diminuer. Nous avons déjà signalé ce fait en parlant de l'absorption, nous n'avons à nous occuper ici que des causes qui sont susceptibles de modifier la transpiration.

Parmi ces conditions, l'une des plus importantes est la grandeur des méats ou des lacunes avec lesquels les cellules se trouvent en rapport et la quantité de vapeur d'eau qu'ils contiennent ; plus les espaces intercellulaires sont vastes, moins ils contiennent de vapeur, plus la transpiration se fait aisément à la surface des cellules. Toutes les conditions qui facilitent l'exhalation des vapeurs contenues dans les méats et les lacunes intercellulaires favorisent donc par ce fait même la transpiration des cellules. L'élévation de la température extérieure et intérieure, en faisant dilater les vapeurs, facilite leur élimination et, par suite, augmente la transpiration. La diminution de la pression extérieure agit de la même manière. C'est, également, parce qu'elle favorise l'exhalation à la surface des feuilles, que la sécheresse de l'air détermine une augmentation de la transpiration cellulaire, tandis que la saturation de l'atmosphère la diminue en ralentissant l'élimination de la vapeur contenue dans les méats. La transpiration cellulaire peut cependant continuer à s'effectuer dans une atmosphère saturée d'humidité, si la température intérieure du végétal est plus élevée que celle du milieu ambiant, parce que la vapeur contenue dans les méats et les lacunes possède alors une tension supérieure à celle de la vapeur contenue dans l'atmosphère et peut, par conséquent, sortir par les stomates. Parmi les agents extérieurs qui agissent puissamment sur la transpiration, il en est un dont le mode d'action nous est tout à fait inconnu, je veux parler de la lumière. Les végétaux incolores, comme les végétaux verts, transpirent davantage à la lumière qu'à l'ombre, mais la différence est beaucoup plus sen-

sible pour les végétaux pourvus de chlorophylle que pour les autres, et ce sont les rayons qui sont le plus absorbés par la chlorophylle, c'est-à-dire les rayons bleus et violets, qui sont les plus puissants accélérateurs de la transpiration.

Parmi les conditions, inhérentes aux plantes elles-mêmes, qui activent ou ralentissent la transpiration, il faut placer en première ligne la surface des feuilles et le nombre des stomates. Dans des conditions extérieures identiques, la transpiration est d'autant plus abondante que la surface des feuilles par rapport à celle de la tige est plus grande. C'est sans doute pour ce motif que les Graminées sont de toutes les plantes celles qui transpirent le plus, toutes les conditions étant identiques. Les plantes à croissance rapide et douées de feuilles minces et délicates transpirent beaucoup plus que celles dont les feuilles sont coriaces, ou bien épaisses et charnues, ou couvertes d'une cuticule épaisse. Dans un membre déterminé, une feuille par exemple, la transpiration atteint son maximum au moment où le membre achève sa croissance ; jusqu'alors elle a été sans cesse en augmentant ; plus tard elle décroît graduellement. Si l'on envisage tout le règne végétal, on constate que les plantes herbacées sont celles qui transpirent le plus ; les plantes arborescentes à feuilles caduques viennent ensuite ; puis les plantes à feuilles persistantes ou charnues.

Quant au rôle de la transpiration et à l'utilité de cette fonction dans la vie de la plante, ils ne nous sont que peu ou pas connus. On pourrait croire, au premier abord, que la transpiration, en facilitant le passage à travers la plante d'une énorme quantité d'eau, favorise la pénétration des matières nutritives que cette eau tient en dissolution. Cela n'est cependant que peu exact. Nous savons déjà que les matériaux nutritifs tenus en dissolution dans l'eau pénètrent dans le végétal non pas en proportion avec la quantité que l'eau en contient, mais en proportion de l'attraction dont ils sont l'objet de la part des principes contenus dans les cellules. En d'autres termes, nous savons que l'eau du sol, en pénétrant dans le végétal, n'entraîne pas nécessairement avec elle tous les matériaux solubles qu'elle contient ; ces derniers ne pénètrent dans le végétal que s'ils y sont attirés par les principes chimiques contenus dans les cellules. Si la transpiration est utile, c'est en activant la circulation des liquides dans l'intérieur du végétal et le transport des matériaux nutritifs mais il y a là encore plus d'une question qu'il serait important d'élucider.

CHAPITRE VIII.

ACCROISSEMENT DES VÉGÉTAUX.

Nous avons étudié dans un chapitre précédent (p. 176) l'accroissement des cellules végétales envisagées isolément ; nous devons ici compléter cette étude par celle de l'accroissement des tissus, des organes et de l'ensemble du végétal, sans oublier du reste que cet accroissement n'est que la conséquence de celui des cellules, puisque tout végétal, organe ou tissu, n'est, en réalité, qu'une colonie de cellules plus ou moins nombreuses.

Tandis qu'en parlant de l'accroissement des cellules isolées nous n'avions pas à nous occuper de leur multiplication, nous devons distinguer deux procédés différents d'accroissement des tissus et des organes : l'un qui repose sur la multiplication des cellules et l'autre qui a son point de départ dans la seule augmentation de volume des éléments. Le premier a pour siège unique la portion génératrice du tissu ou de l'organe, il constitue l'accroissement proprement dit ; l'autre a pour siège les cellules qui ont cessé de se multiplier et qui se bornent à s'étendre dans une ou plusieurs directions, il porte le nom d'*élongation*. Ces deux procédés d'accroissement se combinent pour réaliser la croissance de la plante et faire atteindre à chacune de ses parties les dimensions caractéristiques de l'espèce à laquelle elle appartient.

L'élongation se distingue nettement de l'accroissement, non seulement par le procédé à l'aide duquel elle détermine la croissance de la plante, mais encore par son siège, qui ne correspond jamais à la partie dans laquelle existe le tissu générateur de la partie qui s'accroît sous son influence. Dans les racines et les tiges qui s'allongent par le sommet, le siège de l'élongation la plus considérable est toujours situé à une certaine distance au-dessous du méristème générateur. Dans les tiges, le point de l'élongation maximum se trouve, d'ordinaire, à 10 ou 20 centimètres du sommet. Dans les racines en voie d'accroissement terminal, le point d'élongation maximum est un peu plus rappro-

ché du sommet. Les entre-nœuds des tiges, envisagés séparément, offrent parfois, soit au niveau de leur extrémité supérieure, soit, plus fréquemment, au niveau de leur extrémité inférieure, une zone de tissu générateur qui continue, pendant un certain temps, à produire de nouvelles cellules; c'est, dans le premier cas, un peu au-dessous de cette zone génératrice, et dans le second, un peu au-dessus d'elle que se trouve le point d'élongation maximum. Dans certaines feuilles, le point d'élongation maximum varie avec l'âge.

Au début, la feuille possède, au niveau de son sommet, du tissu générateur qui sert à son allongement à la façon des méristèmes générateurs du sommet des tiges et des racines; mais bientôt les cellules de cette région cessent, dans un grand nombre de plantes, de se diviser et subissent une élongation rapide et considérable qui gagne de proche en proche les cellules situées près de la base. Au niveau de cette dernière, persiste une zone qui déterminera désormais l'accroissement général de la feuille; le point d'élongation maximum est alors situé à une certaine distance au-dessus de cette région génératrice. Il est des feuilles qui se comportent tout autrement et qui, comme les tiges, conservent au niveau de leur sommet un méristème générateur dont les cellules ne cessent de se multiplier que quand la feuille a atteint sa longueur normale, caractéristique de l'espèce. Le point d'élongation maximum est alors situé, comme dans les tiges, à quelque distance au-dessous du sommet de la feuille. Les feuilles de Fougères sont bien connues sous ce rapport.

La plupart des organes, en même temps qu'ils s'allongent, acquièrent une épaisseur considérable. Nous avons déjà étudié la façon dont les cellules se multiplient pour produire cet épaississement, dans les différents membres des végétaux supérieurs; nous n'y reviendrons pas ici; bornons-nous à ajouter qu'après s'être multipliées, ces cellules s'allongent non pas longitudinalement, mais radialement, ou bien à peu près également dans toutes les directions; c'est par cet accroissement qu'elles déterminent véritablement l'épaississement de l'organe.

Il est à peine utile d'ajouter que la forme des organes et leurs dimensions dans telle ou telle direction dépendent surtout de la direction dans laquelle les cellules s'allongent.

Quel que soit le siège du point d'élongation maximum d'un végétal, ce point est toujours, en même temps, celui qui offre la

plus grande flexibilité et la plus faible élasticité. L'expérience suivante permet bien de s'en assurer. Après avoir cueilli une branche en voie d'accroissement rapide, on la saisit, d'un côté, par un point de sa base dans lequel toute croissance a cessé, et, de l'autre, par son bourgeon terminal, puis on la courbe fortement en tirant sur le bourgeon. On constate alors que la courbure présentée par la branche ne représente pas exactement un arc de cercle, mais un ellipsoïde qui, appliqué sur un carton muni de cercles concentriques, offre sa plus forte courbe, celle dont le rayon est le plus petit, dans un point éloigné du bourgeon terminal de 10 à 20 centimètres, c'est-à-dire dans la région de l'élongation maximum. Au-dessus et au-dessous de ce point, le rayon de courbure est moindre. C'est donc la région d'élongation maximum qui s'est fléchie le plus fortement. Si maintenant on abandonne le sommet de la branche à lui-même, la région qui se redresse le moins complètement est celle qui s'était le plus fléchie. Cette région est donc moins élastique que les autres. Nous trouvons dans ce fait l'explication des déviations qui se produisent si facilement dans les organes en voie d'élongation sous l'influence des agents extérieurs. La région d'élongation maximum est aussi plus extensible que celles qui sont au-dessus et au-dessous d'elle, ainsi que le montre l'expérience suivante : après avoir coupé un rameau en voie de croissance rapide, on marque les deux extrémités d'un entre-nœud par deux traits noirs, puis on applique le rameau sur une règle divisée en millimètres ; le saisissant alors au-dessus et au-dessous de l'entre-nœud marqué, on le distend autant que possible en évitant d'atteindre le point de rupture des tissus ; on s'assure ainsi que les entre-nœuds en voie d'élongation sont ceux qui se laissent le plus allonger, qui sont les plus extensibles, mais, en même temps, que ce sont ceux qui reviennent le moins facilement à leur longueur primitive, c'est-à-dire qui sont le moins élastiques. Après avoir courbé un rameau en voie d'accroissement rapide, il est facile de s'assurer par des mensurations que sa face concave est diminuée de longueur, tandis que sa face convexe a acquis une longueur plus grande.

Ces faits étant connus, il importe de rechercher quelles sont les conditions indispensables à l'élongation des tissus et des organes et quelles sont les influences extérieures qui la favorisent ou, au contraire, l'entravent.

Quelle que soit la structure de la région en voie d'élongation,

deux conditions sont indispensables à la production de cette dernière : l'imbibition des tissus par les liquides nutritifs et une certaine tension résultant, soit de l'imbibition elle-même, soit des tractions exercées par les différents tissus les uns sur les autres, par suite de leurs inégalités d'extension et d'accroissement. Examinons, par exemple, ce qui se passe dans un entre-nœud de tige en voie d'elongation. Nous savons que cet entre-nœud offre de dehors en dedans : une couche de cellules épidermiques, une zone plus ou moins épaisse de parenchyme cortical, une zone de faisceaux libéro-ligneux, et, au centre, un cylindre de parenchyme médullaire. De même que nous avons vu se produire, dans les diverses couches des membranes cellulaires épaisses, des tensions inégales destinées à favoriser l'imbibition, nous voyons se produire dans les divers tissus de l'entre-nœud des tensions inégales qui favorisent l'imbibition et l'accroissement de chacun de ces tissus successivement. Lorsqu'on plonge dans l'eau un entre-nœud de tige, il est facile de constater que le parenchyme médullaire est celui qui s'imbibe le plus rapidement ; il arrive à une turgescence considérable de toutes ses cellules, qui tend à le faire, à la fois, allonger et élargir ; comme la moelle adhère très intimement à la face interne du cylindre ligneux, elle exerce sur ce dernier une traction, dans le sens du grand axe, qui tend à l'allonger. Les faisceaux ligneux, à leur tour, exercent une action analogue sur le parenchyme cortical et celui-ci sur l'épiderme ; mais, tandis que la moelle, soumise à une tension considérable par sa propre turgescence, exerce sur les tissus extérieurs la traction dont nous venons de parler, ces derniers réagissent, en vertu de leur élasticité, et exercent sur la moelle une forte traction qui tend à la raccourcir. On dit que leur tension est *négative* par rapport à celle de la moelle, qui est dite *positive*. Mais il faut remarquer que si la tension du bois est négative par rapport à celle de la moelle, elle est, au contraire, positive par rapport à celle de l'écorce ; la tension de cette dernière, négative par rapport au bois, est positive à l'égard de l'épiderme ; la tension de ce dernier est seule exclusivement négative. La preuve de ces faits se trouve dans l'expérience suivante : on coupe un entre-nœud à ses deux extrémités et on en détache successivement des bandes d'épiderme, d'écorce et de bois ; ces bandes se montrent toutes plus courtes que l'entre-nœud entier ; la moelle, au contraire, se montre bien plus longue que cet entre-nœud ; débarrassée des tensions négatives qui con-

trariaient son élongation, elle s'est allongée, tandis que le bois, l'écorce et l'épiderme, débarrassés des tractions de la moelle et n'étant plus soumis qu'à leur tension négative propre, se sont raccourcis.

La conséquence de ces tensions, au point de vue de la nutrition, est facile à saisir. La turgescence des cellules de la moelle a pour premier effet l'accroissement de ces cellules, qui, en déterminant l'élongation des cellules du bois, favorise l'imbibition de leurs membranes poreuses et, par suite, leur accroissement en longueur ; le même effet est produit par le bois sur l'écorce et par l'écorce sur l'épiderme. D'autre part, les cellules de la moelle qui se sont allongées, étant devenues susceptibles d'une nouvelle extension, s'imbibent de nouveau, deviennent turgescents, et tous les phénomènes que nous venons de décrire se produisent de nouveau. La région libéro-ligneuse, l'écorce et l'épiderme jouissent d'ailleurs, par eux-mêmes, d'une tendance manifeste à l'imbibition et à la turgescence, mais cette tendance est favorisée par la tension qu'exerce sur ces régions la moelle, dont les cellules s'imbibent plus rapidement et plus énergiquement que celles des autres tissus. Dans le bois, la turgescence ne peut se produire que fort peu, à cause des ponctuations ouvertes qui font communiquer les cavités des cellules; la tension positive ne peut y être déterminée que par l'imbibition des membranes. Les cellules à parois épaisses du tissu collenchymateux de l'écorce et les cellules libériennes sont également plus susceptibles de turgescence; leur tension positive est surtout produite, comme celle des fibres ponctuées du bois, par l'imbibition des membranes. La propriété que la moelle possède à un haut degré d'absorber l'eau permet encore de supposer qu'elle met obstacle à l'imbibition des tissus extérieurs à elle, en leur empruntant une partie de l'eau qu'ils contiennent pour augmenter sa propre turgescence. Quant à la raison de cette propriété que possède la moelle de s'imbiber très facilement, de devenir rapidement turgescents, il faut la chercher dans sa constitution anatomique ; elle est formée, en effet, de cellules grandes à parois minces, molles, très facilement perméables et très extensibles.

La moelle tend sans cesse à s'allonger, mais elle est en partie empêchée de le faire par la tension négative des tissus extérieurs à elle ; elle doit donc s'élargir de toute la quantité qu'elle s'allongerait si elle était libre. Il en résulte qu'elle exerce sur les tissus extérieurs une pression de dedans en dehors qui tend à les dilater.

Pour constater cette action, il suffit de pratiquer sur une tranche transversale de tissu en voie d'élongation une fente radiale ; on voit aussitôt cette fente s'élargir beaucoup sous la pression exercée de dedans au dehors par le tissu médullaire. Dans certains cas, cependant, quelque tendance qu'ait la moelle à se dilater, les couches périphériques ont la même tendance, à un degré plus prononcé encore, et elles exercent sur la moelle une tension positive de dedans en dehors, qui peut aller jusqu'à disjoindre les cellules du parenchyme médullaire et à déterminer dans ce parenchyme la production de cavités plus ou moins vastes.

Lorsque les entre-nœuds sont parvenus à un certain âge, les tensions transversales exercées par la zone libéro-ligneuse sur la moelle prennent le dessus sur toutes les autres tensions, même sur les tensions longitudinales; celles-ci diminuent alors d'intensité parce que les parois cellulaires épaissies ont perdu leur extensibilité. Les cellules de la zone cambiale, restant seules minces et extensibles, sont aussi seules susceptibles d'atteindre une turgescence considérable et d'exercer des tensions positives. Ces tensions s'exercent, par le fait même de la situation du cambium, à la fois dans la direction des tangentes et dans la direction des rayons. Le résultat est une pression exercée de dedans en dehors sur le liber et sur l'écorce, qui ne tardent pas à se fendiller longitudinalement pour permettre la dilatation de la zone cambiale. Mais, avant de céder, l'écorce et l'épiderme réagissent et exercent sur la zone cambiale une pression passive de dehors en dedans, qui est surtout très prononcée à la fin de la belle saison, parce que la formation des couches nouvelles de bois et de liber augmente la pression active exercée par la zone libéro-ligneuse de dedans en dehors.

Dans les racines, les tensions produites par la turgescence des cellules ne sont pas les mêmes que dans la tige. Près du sommet, dans le point où la racine est formée d'un cylindre libéro-ligneux axile, entouré d'un parenchyme, il est probable que c'est ce dernier qui, grâce à ses cellules facilement extensibles, exerce une tension positive sur la partie fasciculaire ; mais si l'on coupe, dans le sens de la largeur, un fragment de racine en ce point, on ne constate aucune courbure. Quand le segment est plus loin du sommet, il se fait une courbure en dehors des deux moitiés longitudinales du segment, indiquant que le cylindre axile exerçait une tension positive sur les tissus périphériques.

Dans les faits exposés ci-dessus, nous avons considéré l'accroissement comme se produisant d'une façon uniforme dans tous les éléments similaires d'une portion d'organe déterminée et ayant pour résultat une élongation telle de cette partie, que tous les points de la circonférence restent symétriques. Une série de lignes longitudinales et parallèles, tracées à la surface d'un organe accru de cette façon, auront toutes la même longueur et seront toutes verticales et parallèles à un axe longitudinal passant par le centre de l'organe. Quoique fréquent, ce mode d'élongation est loin d'être constant.

Dans le plus grand nombre des plantes, au contraire, les divers membres s'accroissent inégalement au niveau de leurs diverses faces, de façon à déterminer soit une simple courbure du membre, si l'inégalité de croissance ne porte que sur deux des faces de l'organe, soit un mouvement d'hélice, si l'inégalité de croissance porte alternativement sur toutes les faces du membre, soit, enfin, une tension, s'il y a inégalité de croissance entre les portions périphériques du membre et sa portion centrale. Nous allons envisager successivement ces différents cas.

Dans un grand nombre d'axes secondaires ou d'appendices, la face externe s'accroît, d'ordinaire, plus rapidement que la face interne, qui est en contact avec l'axe générateur; par suite de cette inégalité de développement, le jeune axe devient convexe en dehors et concave en dedans. On a désigné ce phénomène sous le nom de *nutation*. D'habitude, cette inégalité d'accroissement des deux faces externe et interne de l'axe disparaît après l'épanouissement des bourgeons, et l'accroissement devient égal sur toutes les faces. Dans un grand nombre de plantes et d'organes axiles, cependant, il en est autrement. Il est fréquent, par exemple, de voir les pédoncules floraux s'accroître plus rapidement par la face interne que par la face externe, de façon à se courber vers le sol. On dit, dans ce cas, qu'il y a *hyponastie*. D'autres fois, au contraire, c'est la face externe qui prend le plus grand accroissement, et l'axe se recourbe de façon à diriger la fleur en haut et en dedans; on dit qu'il y a *épinastie*. Les causes de l'hyponastie et de l'épinastie ne sont pas bien connues.

Dans certains cas, on peut attribuer l'hyponastie au poids des feuilles ou des fleurs; en effeuillant un rameau hyponastique de Coudrier, on peut, par exemple, faire disparaître l'hyponastie et voir le rameau se relever vers le ciel; on peut aussi faire rele-

ver certains pédoncules floraux hyponastiques en coupant la fleur ; mais, dans certains cas, le poids des organes suspendus à l'axe ne joue certainement aucun rôle, car on voit certains pédoncules, qui sont hyponastiques pendant la floraison, devenir épinastiques pendant la maturation du fruit, qui cependant est plus lourd que la fleur. L'héliotropisme et le géotropisme dont nous avons parlé à propos de l'accroissement des cellules, et sur lesquels nous reviendrons ultérieurement, jouent aussi, dans beaucoup de cas, un rôle important dans les phénomènes de nutation, rôle sur lequel nous devons insister quand nous étudierons leur action.

L'hyponastie et l'épinastie se présentent assez fréquemment dans les embryons des Phanérogames. Il est fréquent de voir, au moment de la germination, les tigelles sortir de terre avec une inflexion marquée de leur sommet, qui dirige vers le sol le bourgeon terminal. Le même embryon offrant cette courbure de la tige quand on le fait germer en dehors du sol et même dans un récipient qui tourne lentement autour d'un axe horizontal, nous sommes en droit d'admettre que l'hyponastie est, dans ce cas, indépendante de l'héliotropisme et du géotropisme, et dépend de l'organisation même de la plante et de ses propriétés héréditaires. Plus tard, du reste, l'hyponastie pourra disparaître par suite d'un accroissement momentanément plus rapide de la face concave du sommet de l'axe.

Les racines et les jeunes radicules offrent fréquemment aussi des courbures hyponastiques et épinastiques momentanées, et qui paraissent indépendantes de l'héliotropisme et du géotropisme.

Mais les organes qui offrent le plus habituellement un accroissement inégal sur les deux faces sont les feuilles véritables ou transformées, comme les folioles qui entrent dans la composition des fleurs.

Dans le bourgeon, les feuilles subissent toujours un accroissement plus considérable de leur face externe, qui les rend concaves en dedans et détermine leur application contre le sommet de l'axe. Les folioles staminales de certaines plantes, par exemple de la Fraxinelle, sont hyponastiques avant la déhiscence des anthères et épinastiques après la déhiscence ; mais, dans ces organes plus encore que dans les axes, la nutation déterminée par l'organisation de la plante se combine tellement avec l'action de l'héliotropisme et du géotropisme, qu'il est souvent bien difficile de déterminer le rôle joué dans les courbures par ces diverses causes.

Dans les *tiges volubiles*, l'enroulement trouve sa cause première dans l'organisation même de la plante, et il se fait, d'habitude, toujours dans le même sens pour une même plante. Certaines plantes, cependant, s'enroulent indifféremment de gauche à droite ou de droite à gauche ; mais ces cas sont exceptionnels.

L'enroulement des plantes volubiles est indépendant de tout contact de la plante avec les corps extérieurs.

L'accroissement inéquilatéral des tiges volubiles est toujours accompagné d'un mouvement de torsion. La tige volubile se tord sur elle-même à mesure qu'elle s'enroule contre son support, de sorte que chacune de ses faces se trouve successivement en contact avec le support. Indépendamment du mouvement général de torsion dont la tige volubile est le siège, les feuilles y déterminent des torsions locales. Comme chaque face se trouve successivement en contact avec le support, il arrive toujours un moment où une feuille se trouve être appliquée par son point d'insertion contre le corps étranger ; la base du pétiole, se trouvant comprimée par le tour de l'hélice, glisse entre le support et la tige et détermine une torsion locale de cette dernière, suffisante pour que le point d'insertion du pétiole échappe au contact du support.

Les phénomènes mécaniques qui se produisent dans les *vrilles* sont de même ordre ; mais les vrilles diffèrent essentiellement des tiges volubiles en ce que ces dernières s'enroulent en dehors du contact de tout corps étranger, tandis que l'enroulement des vrilles ne commence à se produire qu'après que l'organe a rencontré un corps étranger. Lorsque ce contact fait défaut d'une façon absolue, la vrille, demeurée droite, ne tarde pas à mourir. Souvent, à défaut de corps étrangers, les vrilles s'enroulent sur elles-mêmes en hélice, en dirigeant leur sommet vers leur base. Dès que le sommet d'une vrille a touché un corps étranger, non seulement il s'enroule en hélice autour de ce corps, mais encore la base de la vrille, qui n'est en contact avec rien, commence à se contourner en spirale. L'enroulement des vrilles diffère encore de celui des tiges volubiles en ce que, dans ces dernières, l'hélice marche dans le même sens dans toute la hauteur de la tige, tandis que les tours d'hélice de la vrille changent de direction de distance en distance ; s'ils marchent de droite à gauche, par exemple, ils changent, à un moment donné, brusquement de direction, pour se diriger de gauche à droite ; ce phénomène se

reproduit souvent cinq ou six fois sur une vrille un peu longue et étroitement enroulée ; on a donné le nom de *points de retournement* aux points de la vrille au niveau desquels se produisent ces changements de direction. Pour les vrilles comme pour les tiges volubiles, la mise en contact du sommet de l'organe avec les corps voisins est favorisée par un mouvement révolutif qui dirige le sommet successivement vers les différents points de l'horizon et que Darwin a désigné sous le nom de *circumnutation*. Nous aurons à en reparler en détail dans le chapitre suivant.

Les expériences faites par divers observateurs ont montré que l'enroulement des vrilles est, comme celui des tiges volubiles, indépendant de l'influence de la lumière et de la pesanteur, ce qui permet d'admettre que sa cause réside surtout dans l'organisation même de la plante ou de l'organe.

CHAPITRE IX.

DES MOUVEMENTS ET DE LA SENSIBILITÉ CHEZ LES VIVANTS.

Nous avons dit plus haut (p. 352) que : « Nutrition, respiration, chaleur et mouvement sont des phénomènes corrélatifs, étroitement enchaînés, ne pouvant se produire l'un sans l'autre. » « La substance vivante en s'oxydant, ajoutez-vous, autrement dit en respirant, produit de la chaleur ; la chaleur diminue les mouvements moléculaires ; la nutrition répare les pertes produites par la respiration. »

Nous avons déjà étudié trois termes de ce cycle dynamique : la nutrition, la respiration et la production du calorique ; il nous reste à étudier le dernier : les mouvements.

Nous savons déjà que ni la respiration ni la nutrition ne sont des actes spéciaux aux êtres vivants ; tout ce que nous avons dit de ces phénomènes tend nettement à montrer qu'ils ne diffèrent que par l'intensité des phénomènes analogues offerts par les corps non vivants ; que la nutrition, par exemple, n'est qu'un accroissement effectué par intussusception de molécules nouvelles entre les molécules préexistantes du corps qui se nourrit, et que la respiration n'est qu'un ensemble d'oxydations tout à fait semblables à celles qui se produisent dans tous les corps inorganiques ou organiques mis en présence de l'oxygène.

Ce que nous avons dit de la cause productrice des mouvements moléculaires des êtres vivants, en parlant de la respiration, doit nous conduire à supposer qu'eux aussi sont comparables à ceux qui se produisent dans les corps non-vivants. Mais nous allons avoir à décrire chez les végétaux des mouvements tout à fait comparables à ceux des animaux, et méritant l'épithète de « spontanés », qu'on accorde à ceux des animaux ; il importe donc de nous demander si les mouvements dits « spontanés » sont exclusifs à la matière vivante, ou si, au contraire, ils peuvent, comme la nutrition et la respiration, être assimilés, pour ce qui concerne leur nature intime, aux mouvements dits « provoqués » que présente la matière non vivante.

Pour résoudre cette question, il est nécessaire de nous demander d'abord ce qu'est le « mouvement » et d'où il dérive.

Je crois ne pouvoir mieux exprimer ma pensée à cet égard que je ne l'ai fait dans les pages suivantes de l'Introduction à mon *Manuel d'Histoire naturelle médicale* :

« On admettait autrefois que la matière était naturellement immobile, et l'on supposait qu'elle ne pouvait être mise en mouvement que par des forces étrangères à elle, et par-dessus tout, par une force suprême, créatrice de la matière elle-même et des forces qui la meuvent, Dieu.

« L'idée de l'immobilité devait naturellement venir à l'esprit des anciens philosophes, qui n'observaient la matière que sous des masses considérables, ne changeant de place que sous l'influence d'un agent dont la puissance s'épuisait en déterminant le déplacement de la masse. La constatation des mouvements des astres et de la rotation de la terre elle-même fut un premier coup porté à cette manière de voir erronée, qui fut définitivement renversée le jour où les physiciens établirent, d'une part, que toute modification dans l'état calorique, lumineux ou électrique d'un corps est accompagnée de mouvements de ses molécules, et d'autre part que tout mouvement moléculaire produit de la chaleur, de la lumière et de l'électricité, qui de nouveau se transforment en mouvement ; en d'autres termes, que la lumière, la chaleur et l'électricité ne sont que des formes du mouvement des molécules matérielles. La matière apparaissait ainsi dans un état de mouvement incessant. La mobilité se montrait comme propriété essentielle de la matière et l'inertie ne répondait plus à rien dans la nature, telle du moins qu'elle se manifeste actuellement à notre observation.

« Ne pouvant nier la mobilité actuellement incessante de la matière, certains auteurs ont cru pouvoir admettre que, primitivement inerte, la matière avait été mise en mouvement, à un moment déterminé, par un agent extérieur à elle. Mais c'est là une hypothèse d'autant moins admissible qu'elle ne repose sur rien et qu'elle est en contradiction avec tous les faits que nous connaissons le mieux.

« Quel motif avons-nous, en effet, de supposer que la matière a jamais été à l'état inerte, alors que nous la constatons dans un état de mouvement incessant et indestructible ? Quel motif aussi avons-nous de supposer l'existence d'un agent extérieur à la mai-

tière, alors que les propriétés manifestées par cette dernière nous suffisent pour expliquer tous les phénomènes dont nous constatons en elle la production ?

« Si l'on admet que la matière a été à un moment donné absolument immobile, il faut supposer que l'agent auquel elle a dû sa mise en mouvement était lui-même mobile, car un agent inerte n'aurait, en aucune façon, eu la puissance de produire le mouvement ; il faut aussi supposer, d'une part, que cet agent jouissait d'une mobilité éternelle, qu'il a toujours été lui-même en mouvement, et d'autre part qu'il est matériel, car un agent immatériel ne pourrait posséder la mobilité qui consiste dans les changements de position des molécules matérielles, ni encore moins la faculté d'agir sur les corps matériels pour les mettre en mouvement.

« Le jésuite Secchi lui-même reconnaît, indirectement mais formellement, ce principe, quand il dit en parlant de l'éther : « Sa matérialité est démontrée par l'échange de travail qui s'accomplit souvent entre lui et la matière pesante. » L'agent extérieur ayant imprimé le mouvement à la matière, qu'on l'appelle Dieu ou de tout autre nom, ne pourrait donc avoir détruit l'inertie première et supposée de l'univers qu'à la condition d'être lui-même matériel.

« Si, pour éviter cette déduction nécessaire, on admet que la matière a été éternellement mobile, cette mobilité suffisant pour expliquer tous les phénomènes qui se produisent dans la matière, Dieu devient inutile, aussi bien que toute autre force extérieure. Enfin, si l'on admet que, la matière n'existant pas, Dieu l'a créée et lui a imprimé, au moment même de sa création, un mouvement qui ne s'est plus éteint, on se trouve en présence de la difficulté indiquée plus haut, l'impossibilité dans laquelle se trouve un agent immatériel d'imprimer le mouvement à un corps matériel, et on en crée une nouvelle : l'impossibilité dans laquelle se trouverait le Dieu supposé de faire quelque chose avec rien, que Lucrèce formule si admirablement : *Nullam rem e nihilo gigni divinitus unquam.*

« Ainsi, en refusant à la matière dont nous constatons directement l'existence, que nous ne pouvons ni créer ni détruire, dont nous ne percevons pas les limites, dans laquelle nous constatons une mobilité moléculaire incessante et impossible à arrêter, en refusant, dis-je, à cette matière perceptible, l'infinité, l'éternité et

l'éternelle mobilité, nous nous trouvons dans la nécessité de supposer qu'il existe en dehors d'elle un agent que nous ne percevons en aucune façon et que cependant nous serions obligés d'admettre éternel, infini et éternellement mobile, c'est-à-dire matériel.

« N'est-il pas plus simple de considérer la mobilité comme une propriété de la matière qui constitue l'univers perceptible, propriété aussi essentielle que la forme, la pesanteur, etc.? C'est ce qu'admet Secchi, quand il dit : « La matière est continuellement en mouvement; » mais un intérêt d'un autre ordre, un motif extrascientifique, lui fait écrire quelques pages plus loin cette phrase contradictoire : « Le caractère fondamental de la matière est l'inertie. » Mais comment pouvez-vous admettre que l'inertie est le caractère fondamental de la matière et comment pouvez-vous percevoir ce caractère, alors que vous constatez que « la matière est continuellement en mouvement ? »

« Si Secchi ne recule pas devant une pareille contradiction, c'est qu'il n'ignore pas que reconnaître à la matière la propriété de mobilité au même titre que la propriété de pesanteur, c'est nier la nécessité de tout agent, de toute force, étrangers à la matière et indépendants d'elle. En effet, comme il l'a écrit lui-même en termes d'une absolue précision et d'une grande netteté : d'une façon générale, il est exact que tout dépend de la matière et du mouvement, et nous revenons ainsi à la vraie philosophie, déjà professée par Galilée, lequel ne voyait dans la nature que mouvement et matière ou modification simple de celle-ci par transposition des parties ou diversité de mouvement. *Ainsi disparaît cette légion de fluides et de forces abstraites* qui à tout propos étaient introduits pour expliquer chaque fait particulier... Dès l'instant où l'on aura compris que *tout se fait par le mouvement*, les recherches deviendront plus faciles, une nouvelle voie sera tracée qui conduira plus directement à la solution des problèmes, c'est-à-dire à l'explication des phénomènes, car un problème bien posé est déjà à moitié résolu... Un phénomène sera réellement expliqué, lorsqu'on connaîtra *la quantité de travail dépensée à le produire, et le mode de transformation du mouvement qui lui a donné naissance.*

« Nous n'avons qu'à appliquer ces principes à l'étude des phénomènes qui paraissent le plus exclusivement limités à la matière vivante, pour nous assurer que les êtres vivants ne jouissent

d'aucune propriété qui ne se rencontre également dans la matière non vivante.

« Revenons à la question des *mouvements dits spontanés*. Il nous sera maintenant facile de la résoudre.

« On sait qu'en chauffant un morceau de soufre on détermine sa dilatation, c'est-à-dire que, sous l'influence de la chaleur, les molécules qui le composent s'écartent les unes des autres. En refroidissant le même corps on détermine sa contraction, c'est-à-dire le rapprochement de ses molécules. Quoique ces mouvements moléculaires soient rendus manifestes par les craquements que fait entendre le bâton de soufre quand il se dilate, leur étendue est très faible, et pour constater scientifiquement leur production, nous serions obligés d'employer des instruments d'une grande précision. On sait aussi que les moindres variations de température suffisent, dans certains cas, pour déterminer la rupture du verre le plus épais. Tout le monde a vu des verres de lampe, des verres à boire, se briser sans avoir subi aucun choc, uniquement parce qu'un changement brusque et localisé de température avait déterminé l'écartement des molécules en un point limité de leur étendue. Ici encore, nous ne déduisons la cause de la rupture que des connaissances que nous avons des phénomènes calorifiques et des mouvements moléculaires provoqués par la chaleur; mais c'est seulement à l'aide d'instruments fort délicats que nous pourrions constater expérimentalement la nature et l'étendue des mouvements produits par cet agent.

« Il est d'autres cas dans lesquels ces mouvements sont assez étendus pour qu'il soit facile de les constater à l'aide de l'observation la plus simple, de mesurer leur intensité et leur étendue et d'apprécier très nettement la cause qui les a provoqués. Du mercure ou de l'alcool, enfermés dans des tubes étroits, montent et descendent dans ces tubes avec une grande rapidité, s'allongent ou se raccourcissent dans des proportions considérables, suivant qu'on leur ajoute ou qu'on leur enlève du calorique. La cause des mouvements moléculaires qui se produisent dans ces corps étant la même que dans les cas précédents, si ces mouvements sont à la fois plus généralisés et plus étendus, nous savons très bien qu'il ne faut en chercher le motif que dans la constitution moléculaire de l'alcool et du mercure, constitution qui les rend plus aptes à obéir aux agents extérieurs, nous dirions volontiers plus sensibles à l'excitation produite par ces agents. Nous espérons con-

vaincre bientôt le lecteur qu'il n'y aurait aucune témérité de notre part à employer ces expressions, mais nous devons marcher à pas lents sur la route que nous suivons.

« Si nous abandonnons de l'alcool ou de l'eau pure à l'action de la chaleur, nous savons qu'ils ne tarderont pas à se dégager peu à peu du vase qui les contient pour se répandre dans l'atmosphère ; c'est-à-dire qu'ils subiront non plus un simple allongement, mais *un véritable changement de place, un mouvement d'ensemble qui n'est dû, d'ailleurs, comme l'allongement ou le raccourcissement dont nous parlions plus haut, qu'à une modification de leur état moléculaire.* Sous l'influence des rayons caloriques du soleil, l'eau du marais ou du lac abandonnera le sol pour aller se condenser dans l'atmosphère en un nuage, qui n'est autre chose que le même lac suspendu dans les airs. On pourra, il est vrai, nous objecter qu'ici le changement d'état est tellement considérable, qu'il ne peut pas être comparé à ce qui se produit dans une Matière qui se déplace ; mais cette objection est plus spécieuse que fondée ; si ce changement d'état atteint des proportions inconnues à la matière vivante, cela est dû uniquement à la constitution moléculaire spéciale à ces corps et à l'énergie de l'agent qui exerce sur eux son action. Il nous serait facile de multiplier les exemples des mouvements, soit localisés, soit généralisés, provoqués par la chaleur ; mais nous croyons inutile d'y insister, et nous passerons à un autre agent, la lumière, dont l'action sur les corps inorganiques nous offrira des effets analogues et peut-être plus remarquables encore, parce que les mouvements qu'elle détermine rappellent davantage ceux que nous constatons dans la matière vivante.

« Tout le monde connaît le petit instrument inventé depuis peu, qui, formé d'ailes noires et blanches, se meut avec une rapidité souvent très grande sous l'influence des rayons lumineux. Sans changement d'état appréciable dans leur constitution moléculaire, les ailettes de métal de ce petit appareil effectuent, sous l'action de la lumière, des mouvements d'ensemble qu'on aurait crus spontanés à l'époque où les phénomènes lumineux étaient moins connus des physiciens.

« Les observations suivantes, dues à M. J. Cohn, sont encore plus remarquables, et montrent jusqu'à quel point nous devons nous tenir sur la réserve quand il s'agit d'expliquer les mouvements de la matière vivante. On sait que certains spores d'Al-

gues, vertes sur toute leur étendue, sauf au niveau du rostre, qui est incolore, placées dans l'eau et exposées à la lumière, ne tardent pas à s'amasser dans la partie du vase la plus exposée aux rayons lumineux. On n'a pas manqué de voir là un phénomène de sensibilité à la lumière et un mouvement spontané de la part de la spore qui se dirige vers le rayon solaire. M. Cohn fait remarquer cependant que ces organismes exposés à la lumière se meuvent toujours en ligne droite, en dirigeant vers la lumière l'extrémité antérieure hyaline de leur corps, tandis que la partie postérieure, colorée en vert par la chlorophylle, est tournée vers le point opposé. En second lieu, tandis que dans l'obscurité ils tournent indifféremment de gauche à droite ou de droite à gauche, sous l'influence de la lumière, au contraire, le sens de la rotation reste toujours le même ; chez les Euglènes, la rotation a toujours lieu dans le sens du mouvement diurne de la terre. Les mouvements de ces spores, étudiés de près, ne sont donc pas aussi spontanés qu'ils pourraient le paraître à un examinateur superficiel. Pour avoir une idée au moins approximative des causes qui déterminent fatalement ces mouvements, en apparence indépendants des agents extérieurs, spontanés, M. Cohn a eu l'idée de construire des spores artificielles, constituées par un petit fragment de carbonate de chaux ovoïde, vernissé sur toute son étendue, sauf au niveau de sa petite extrémité. Plaçant ce petit appareil dans de l'acide chlorhydrique étendu, il l'a vu se mouvoir spontanément, en tenant toujours sa grosse extrémité en avant, en même temps qu'il se dégage par la petite extrémité de l'acide carbonique. En rapprochant cette expérience des phénomènes présentés par les spores vertes exposées à la lumière, M. Cohn croit pouvoir admettre que l'oxygène mis en liberté par la chlorophylle sous l'influence de la lumière et particulièrement des rayons chimiques, se dégage par l'extrémité postérieure des spores, qui seule contient la matière colorante et pousse la petite masse dans la direction opposée. Cette théorie est appuyée par son auteur sur ce fait que les rayons chimiques seuls, et particulièrement le bleu, attirent fortement ces petits êtres. Nous ne voulons pas prendre la responsabilité de cette manière de voir ; mais nous y voyons une preuve qu'en cherchant avec soin la cause des phénomènes les plus manifestement particuliers aux êtres vivants, on peut arriver à trouver que ces mouvements sont dus, comme ceux de la matière non vivante, à des agents extérieurs.

« Il est incontestable que des faits analogues à ceux que nous venons de citer pourraient être multipliés à l'infini et que les mouvements déterminés par la lumière sur des corps analogues seraient d'autant plus complexes que la constitution de ces corps serait elle-même plus compliquée ; cette complexité de mouvements pourrait devenir assez grande pour qu'il devînt bien difficile d'en déterminer la cause, si surtout on tient compte de l'action simultanée qu'exerceraient incontestablement sur eux, comme sur tous les autres corps, la chaleur, et deux autres agents dont nous n'avons pas encore parlé, l'électricité et la pesanteur, dont les effets nous sont beaucoup moins connus que ceux de la chaleur et de la lumière.

« Disons un mot de l'électricité. Est-ce qu'un ignorant, en voyant une aiguille aimantée, quelle que soit la position qu'on lui donne, se retourner toujours de façon à diriger l'une de ses extrémités vers un même point de l'horizon et prendre une inclination déterminée, ne serait pas tenté de croire à un mouvement spontané ? Est-ce qu'en voyant des parcelles de fer s'attacher à un aimant avec une énergie considérable ou le suivre à distance dans toutes les directions, le même homme ne serait pas tenté d'attribuer au fer une sympathie pour l'aimant, semblable à celle qui fait rapprocher deux cellules sur le point de se conjuguer ? Est-ce qu'il ne considérerait pas volontiers les mouvements de ces molécules de fer comme spontanés ? Est-ce que dans l'expérience du canard aimanté que J.-J. Rousseau raconte dans son *Émile*, les saltimbanques du dix-huitième siècle ne devaient pas facilement persuader à leur public ignorant qu'ils étaient doués du pouvoir de se faire obéir à la simple parole par un animal artificiel ?

« Les mêmes réflexions pourraient être faites au sujet des phénomènes d'attraction et de répulsion qui sont produits dans les corps inorganiques par la pesanteur ; mais, malheureusement, si les grandes lois en sont bien connues, si l'astronome peut, aujourd'hui, sans difficulté, calculer la marche des astres soumis à la gravitation, nous ne savons presque rien des phénomènes déterminés par la pesanteur dans des corps de petite taille, mis en présence les uns des autres et exerçant, sans contredit, une attraction ou une répulsion mutuelle les uns sur les autres. Il est probable que la connaissance de ces phénomènes nous faciliterait la compréhension de bien des faits encore inexplicables, parmi les-

quels nous nous bornerons à citer les mouvements dits *browniens*, dont les causes déterminantes, encore inconnues, sont, sans doute, très complexes.

« Tous les hommes qui ont l'habitude des observations microscopiques savent ce que les physiciens entendent par *mouvement brownien*. Ils ont tous vu les corpuscules extrêmement petits, suspendus dans un liquide, se mouvoir avec rapidité sur la plaque de verre, se rapprocher les uns des autres, puis s'éloigner par des mouvements brusques, et personne n'ignore que ces corps se meuvent sous l'influence de modifications dans leur état et leurs rapports, qu'il est impossible d'apprécier et de constater autrement que par l'effet qu'elles produisent, mais qui n'en sont pas moins incontestables et dues à des agents extérieurs. Ce qui est moins connu, mais ce qui a été bien mis en relief par les observations récentes de M. Stanley Jevons, c'est que les mouvements browniens sont modifiés, accélérés, ralentis ou même tout à fait arrêtés par une foule d'agents physiques ou chimiques qui exercent des effets analogues sur les mouvements de la matière vivante. M. Jevons a constaté que ce sont les particules suspendues dans l'eau pure qui offrent les mouvements browniens les plus rapides. La chaleur diminue ces mouvements, tandis que le froid les accélère ; l'acide sulfurique et les acides minéraux les arrêtent promptement ; un millionième seulement d'acide sulfureux, versé dans le liquide contenant les particules agitées de mouvements browniens, suffit pour rendre ces particules immobiles et déterminer leur chute au fond du vase. L'iodure et le chlorure de potassium, les alcalis caustiques, les sels métalliques sont aussi des agents modérateurs du mouvement brownien, mais à un moindre degré. Ajoutons que ces substances ont toutes, à des degrés divers, la propriété de rendre l'eau conductrice de l'électricité, ce qui doit nous amener à supposer que les mouvements browniens sont dus à des causes multiples. Il est, en effet, incontestable que la chaleur et la lumière, dont nous connaissons la puissance d'action sur des corps beaucoup plus volumineux, ne restent pas étrangères à la production de mouvements accomplis par des corpuscules si minimes, qu'il suffit d'une impulsion extrêmement faible pour modifier leur état. L'électricité et la pesanteur interviennent aussi sans aucun doute, et nous avons ici un exemple bien frappant des effets considérables que peuvent produire ces divers agents en combinant leur action. Si nous ignorions que les cor-

puscules agités de mouvements browniens sont inorganiques, ne serions-nous pas tentés de dire qu'ils se meuvent d'une façon spontanée? C'est, sans contredit, à cette conclusion que serait conduite toute personne ignorante des phénomènes physiques.

« Les phénomènes de diffusion dont la matière vivante est sans cesse le siège, phénomènes à la fois physiques et chimiques, peuvent aussi être invoqués pour expliquer les mouvements localisés, en apparence spontanés, présentés par cette forme de la matière. Hofmeister a particulièrement invoqué à cet égard la variabilité du pouvoir d'imbibition de la matière vivante : « Il faut supposer, « dit-il, que le protoplasma est composé de *particules microscopiques différentes et douées d'un pouvoir d'imbibition variable*; « toutes sont entourées de couches aqueuses; si la diminution et « l'augmentation dans le pouvoir d'imbibition alternent réguliè- « rement sur des séries continues de molécules, l'eau chassée des « parties qui se trouvent dans la première de ces conditions sera « absorbée par celles qui se trouvent dans la seconde et sera ainsi « mise en mouvement. Un arrangement convenable dans les sé- « ries de molécules pourra rendre possible la propagation du « mouvement dans toute la masse du protoplasma. Pour les or- « ganes protoplasmiques dans lesquels les courants sont varia- « bles, il faut supposer des changements dans la direction suivant « laquelle l'imbibition augmente et diminue. On explique ainsi « facilement toutes les irrégularités des courants et l'on comprend « comment, dans le plasmodium des Myxomycètes, certaines ré- « gions restent en dehors des courants; ce sont simplement des « parties dans lesquelles le pouvoir d'imbibition ne varie pas. »

« Il est incontestable que les phénomènes d'imbibition invoqués par Hofmeister peuvent jouer un rôle considérable dans la production des mouvements de la matière vivante, mais ce n'est certainement pas à une cause unique qu'il faut attribuer ces mouvements. La matière vivante est, comme la matière non vivante, soumise en même temps à l'action de tous les agents physiques et chimiques, et les mouvements qui se produisent en elle ne peuvent être que la résultante de toutes les vibrations variables dans leur intensité et leur direction qui lui sont transmises par le milieu extérieur.

« M. Wolff a récemment signalé un fait qui met bien en relief la puissance des échanges chimiques et physiques qui s'opèrent entre les corps au point de vue des mouvements de ces corps. Il

a fait voir que, lorsqu'on place sur une lame de verre une goutte du liquide qui recouvre la membrane pituitaire de l'abeille, et qui est constitué par des globules arrondis suspendus dans un sérum, il suffit d'approcher du porte-objet une lame de scalpel trempée dans une goutte d'un liquide odorant pour voir les globules du mucus pituitaire entrer en mouvement, sans aucun doute par suite de la pénétration des molécules gazeuses dans le globule du mucus ; le mouvement des globules met ensuite en vibration les cils dont sont munies les cellules olfactives.

« Si nous tenons compte de la complexité de composition chimique et de constitution moléculaire de la matière vivante, si nous avons bien présent à l'esprit ce fait incontestable, que pas une des molécules qui constituent le plus petit être vivant ne ressemble entièrement à ses voisines par ses propriétés physiques et chimiques, et, par conséquent, ne devra obéir de la même façon à un même agent extérieur ; si, d'autre part, nous envisageons la multiplicité de ces agents, la constance et l'énergie de leur action, si nous ne perdons pas de vue que tout atome matériel est doué d'une mobilité incessante et que tout mouvement moléculaire provoque d'autres mouvements sans que jamais il puisse s'éteindre, nous serons naturellement amenés, en présence des faits connus que nous venons de citer, et en tenant compte du nombre incalculable de ceux que nous ignorons encore, nous serons, dis-je, forcément amenés à admettre que *les mouvements solidaires spontanés de la matière vivante ne sont que des mouvements analogues à ceux dont nous venons de parler*, et qu'ils sont également déterminés par les mouvements moléculaires des milieux matériels dans lesquels se trouvent les êtres vivants, ou, pour nous servir de termes plus vulgaires, par des agents extérieurs, tels que la chaleur, la lumière, l'électricité et la pesanteur.

« Pour que nous pussions admettre dans la matière vivante des mouvements véritablement spontanés, il faudrait, en premier lieu, qu'on nous la montrât d'abord inerte, puis entrant en mouvement d'elle-même et sans qu'aucune impulsion lui fût communiquée par le milieu matériel environnant, et, en second lieu, qu'on nous la montrât en mouvement dans un milieu tel qu'elle n'y fût soumise à aucune influence extérieure, *c'est-à-dire dans un milieu encore inerte*. Or, nous savons déjà que l'inertie n'existe nulle part dans l'univers, et qu'aucun atome de matière ne peut être soustrait à l'action des atomes qui l'entourent. Dans de telles

conditions, nous sommes bien forcés d'admettre que tous les mouvements de la matière vivante sont de même ordre que les mouvements de la matière non vivante, et que les premiers ne sont pas plus spontanés que les derniers. Si les mouvements de la matière vivante sont plus étendus que ceux de la matière non vivante et se produisent sous des influences moins énergiques, cela tient uniquement à la plus grande complexité de composition chimique et de constitution moléculaire de la première.

« Le rôle du biologiste devra donc être de chercher quel est le mode d'action de ces agents sur les êtres vivants et quelle est la nature des phénomènes déterminés par eux dans ces êtres ; en un mot, le biologiste devra faire pour la matière vivante ce que le chimiste et le physicien font pour la matière non vivante.

« Cherchons maintenant quel sens il faut attribuer à ce que l'on nomme la *sensibilité* de la matière vivante. Les détails dans lesquels nous sommes entrés au sujet des mouvements nous permettront d'être très bref au sujet d'une propriété qui était autrefois considérée comme l'apanage exclusif non seulement de la matière vivante, mais encore de certaines formes spéciales de cette matière, des êtres auxquels on réserve la dénomination d'*animaux*. Lorsque nous voyons un animal inférieur, une Monère, par exemple, se mouvoir sous l'influence d'un rayon de chaleur ou de lumière, nous disons que cet animal est sensible à la chaleur ou à la lumière ; mais il est important de noter que sa sensibilité ne nous est révélée que par les mouvements qu'il accomplit. Des phénomènes analogues ayant été constatés dans les végétaux, on a été, de nos jours, amené à étendre à cette forme de la matière vivante la propriété de sensibilité. Il était, en effet, bien difficile de la refuser aux spores des Cryptogames, aux Diatomées, etc., qu'on voit se rendre dans la partie la plus éclairée du vase qui les contient. On ne pouvait pas non plus se dispenser de l'accorder aux corpuscules chlorophylliens des cellules vertes qui se déplacent sous l'influence de la lumière, qui recherchent les rayons diffus, tandis qu'ils fuient les rayons directs du soleil, et la sensibilité, manifestée par de tels mouvements, a fini par être considérée comme une propriété essentielle de toute matière vivante. Mais, pour être logique, ne doit-on pas l'attribuer aussi aux spores en carbonate de chaux de M. Cohn ? Ne doit-on pas l'accorder aux parcelles de fer qui suivent l'aimant dans toutes ses directions ; au canard artificiel de J.-J. Rousseau ; à l'aiguille

qui obéit au magnétisme terrestre? Ne doit-on pas l'accorder même au bâton de soufre qui se dilate sous l'action de la chaleur et se contracte sous l'action du froid? Les mouvements accomplis par ces corps inorganiques ne nous indiquent-ils pas que ces corps sont sensibles aux agents dont l'action s'exerce sur eux, c'est-à-dire subissent fatalement l'action de ces agents? et si, comme nous l'avons montré, les mouvements dits *spontanés* de la matière vivante ne sont, comme ceux de la matière non vivante, que des mouvements provoqués, ne doit-on pas donner un même nom à la propriété qu'ont également, quoique à des degrés inégaux, ces deux formes de la matière d'entrer en mouvement sous l'influence des mêmes agents? Nous pensons qu'il est impossible de se soustraire à cette conséquence logique, et nous n'hésitons pas, pour notre compte, à considérer la sensibilité comme une propriété commune à tous les corps, qu'ils se présentent ou non sous l'état particulier que nous nommons *la vie*. Cette propriété, en apparence si mystérieuse, n'est d'ailleurs pas autre chose que celle dont jouissent essentiellement tous les atomes matériels, d'obéir aux impulsions qu'ils exercent les uns sur les autres.

« Nous avons ainsi fait un pas considérable de plus dans l'étude que nous avons entreprise, en montrant des ressemblances là où l'on établit généralement des différences. Nous répéterons seulement ce que nous avons déjà dit à propos de la nutrition, de la respiration et des mouvements, que si la matière vivante est plus sensible à l'action des agents extérieurs que la matière non vivante, il faut en chercher la raison uniquement dans la complexité plus grande de sa composition chimique et de sa constitution moléculaire, qui, en donnant à ses molécules constituantes une instabilité plus grande, les rend aptes à obéir à des impulsions extérieures qui seraient incapables de produire la même action sur les corps non vivants dont l'équilibre moléculaire est plus stable. »

Les mouvements des végétaux et des animaux sont de deux sortes : ceux qui se produisent dans l'intimité du corps protoplasmique lui-même, et qui consistent en un déplacement de ses molécules ; et celui qui consiste dans un changement de lieu, soit du corps protoplasmique cellulaire, soit de l'animal ou du végétal tout entier.

Nous commencerons cette étude par les mouvements de la première catégorie, parce que nous les considérons comme plus faciles

à expliquer à l'aide de nos connaissances physiques et chimiques que les autres, et nous envisagerons d'abord les mouvements qui se produisent dans une cellule végétale fermée, c'est-à-dire pourvue d'une membrane d'enveloppe assez rigide pour que les mouvements intimes du protoplasma ne puissent pas déterminer le déplacement de la cellule. On a donné à ces mouvements le nom de *mouvements intracellulaires*.

A. DES MOUVEMENTS INTRACELLULAIRES.

On peut distinguer deux sortes de ces mouvements : les uns placés sous la dépendance d'un ou plusieurs centres bien déterminés autour desquels les molécules protoplasmiques se groupent dans un ordre déterminé ; les autres, indépendants de tout centre.

Lorsque les mouvements intracellulaires sont en relation avec un ou plusieurs centres situés dans l'intérieur même du protoplasma, comme le noyau, ou des points qui par leur nature ne paraissent pas différer des autres parties de la masse protoplasmique, toutes les molécules protoplasmiques semblent être attirées par ces centres. Un exemple très frappant de cet ordre de mouvements moléculaires est offert par la disposition, dite *en soleil*, que prennent, dans un grand nombre de cellules embryonnaires, certaines granulations, lesquelles se disposent en rangées à peu près rectilignes et rayonnantes autour du noyau. Ce sont des mouvements du même ordre qui se produisent dans le protoplasma de certaines cellules reproductrices des végétaux inférieurs dans lesquelles les cellules se produisent par formation libre. Autour d'un point central grisâtre, se produit, par écartement des granulations, une zone claire qui représente une jeune cellule en voie de formation, dont le point central grisâtre constitue le noyau. La zone claire et le point central grisâtre augmentent sans cesse de dimension, parce que, d'une part, des granulations foncées viennent s'ajouter au noyau, et que, d'autre part, du protoplasma clair s'ajoute à celui qui représente le début du corps cellulaire.

Dans le premier cas que nous avons cité, tous les mouvements intracellulaires se produisent autour d'un centre unique, le noyau de la cellule, tandis que dans le second il se forme autant de centres de mouvements qu'il doit y avoir de cellules produites aux dépens du protoplasma.

C'est encore par des mouvements de cet ordre que s'effectue la formation des corpuscules chlorophylliens dans l'épaisseur de l'utricule azotée des cellules, que se produit la segmentation du noyau, que se forme dans les cellules en voie de division la plaque protoplasmique décrite par M. Strasburger, dans laquelle se dépose la cellulose destinée à compléter la cloison de séparation.

Des mouvements analogues se produisent dans le protoplasma des cellules du *Spirogyra*, lorsque l'utricule azotée et les rubans chlorophylliens de ces cellules se condensent en une masse unique destinée à se conjuguer avec le protoplasma semblablement condensé d'une autre cellule.

Dans tous ces cas, et dans une foule d'autres plus ou moins semblables, les mouvements, dont le protoplasma est le siège s'effectuent toujours dans une direction déterminée à l'avance par une sorte de centre d'attraction qui est lui-même constant pour chaque cas spécial. Hofmeister a montré, par exemple que dans un bourgeon, aucune cellule ne s'accroît au delà d'une certaine limite sans que son protoplasma se segmente et que la position de la cloison séparant les deux masses protoplasmiques nouvelles est toujours perpendiculaire à la direction du plus grand accroissement. Les mouvements dont le protoplasma est le siège sont donc soumis ici à des influences absolument fixes et irrésistibles, mais dont nous ignorons à peu près complètement la nature.

Indépendamment des mouvements intracellulaires soumis à l'action d'un ou plusieurs centres qui en déterminent la direction, le contenu protoplasmique des cellules peut offrir des mouvements absolument indépendants de tout centre fixe. Il existe deux sortes de ces mouvements : les uns consistent en un simple déplacement des granulations contenues dans le protoplasma, on leur a donné le nom de *courants intracellulaires*; les autres consistent en déplacements de certaines portions du protoplasma; nous les étudierons sous le nom de *déplacements intracellulaires*.

Courants intracellulaires : on peut diviser les courants intracellulaires en deux catégories : les uns suivent les contours de la cellule (rotation); les autres se présentent sous l'aspect d'un ou plusieurs courants principaux, ordinairement parallèles au grand axe de la cellule, mais n'offrant pas la même direction dans les différentes régions, et pouvant acquérir des vitesses très différentes dans les divers points du protoplasma.

Les mouvements de rotation existent d'une façon très manifeste

dans les longues cellules cylindriques des *Chara*, où ils ont été décrits depuis longtemps. C'est dans cette plante que fut signalée pour la première fois, en 1774, par Corti, la circulation intracellulaire. Les courants y sont mis en évidence par les granulations contenues dans la substance protoplasmique. On les voit suivre d'habitude une direction spiralée le long des parois cellulaires, en même temps qu'ils tournent sur leur axe. Si l'on suit une de ces granulations, on la voit apparaître successivement en haut, sur l'une des faces de la cellule, l'antérieure par exemple, et en bas sur l'autre face, c'est-à-dire la postérieure. La ligne suivie est donc une spirale. La direction n'est d'ailleurs pas constante, et les courants se renversent fréquemment; mais dans les *Chara*, les *Vallisneria* et d'autres plantes aquatiques, toute la masse protoplasmique se meut dans la même direction.

Dans les poils des *Cucurbita* et d'autres plantes aériennes, la même cellule offre d'ordinaire plusieurs courants principaux, marchant dans des directions différentes, mais habituellement parallèles au grand axe de la cellule. Dans le plasmodium des Myxomyètes, M. de Bary a distingué deux sortes de courants, qu'il désigne, à cause de leurs directions, sous les noms de *centripètes* et *centrifuges*, les premiers partant du sommet de rameaux du plasmodium et se dirigeant vers la masse centrale de ce dernier, tandis que les seconds partent du centre et se propagent dans les rameaux. Lorsque le courant est centrifuge, il peut se faire que, malgré son existence, le rameau se raccourcisse peu à peu, en rentrant dans la masse du plasmodium, ou qu'au contraire il s'allonge de plus en plus. Dans le premier cas, le courant se ralentit, tandis que dans le second il s'accélère. Les courants centrifuges augmentent presque toujours de rapidité à mesure qu'ils s'éloignent de la masse centrale. Ces deux faits conduisent M. de Bary à admettre que les courants centrifuges sont déterminés beaucoup plutôt par une sorte d'attraction qu'exerce la substance protoplasmique des extrémités des rameaux que par une impulsion ayant son siège dans le centre de la masse plasmodique, quoique une contraction plus ou moins énergique de cette région soit souvent constatable.

Dans le plasmodium des Myxomyètes, la couche la plus superficielle est à peu près dépourvue de granulations; on constate ces dernières dans le protoplasma sous-jacent à cette couche, qui est beaucoup plus aqueux.

Dans les cellules des *Chara*, les courants ne se montrent pas, d'après M. Nægeli, dans toute l'épaisseur du protoplasma ; il existe une couche médiane indifférente, et plus les granulations sont voisines de cette couche, plus elles se meuvent lentement, tandis que la rapidité de leur rotation s'accroît dans le voisinage de la membrane cellulaire : un granule qui parcourt, contre la paroi, 1 dixième de millimètre en trois secondes en emploiera, pour faire le même chemin, cinq, sept, dix, quinze et vingt-deux, suivant qu'il sera de plus en plus rapproché de la couche indifférente. La force motrice aurait donc son siège, d'après M. Nægeli, dans la couche la plus externe du protoplasma ou couche membraneuse. D'une façon générale, les courants protoplasmiques sont d'autant plus rapides, que le protoplasma est plus riche en eau.

Ni le noyau, ni la membrane cellulaire ne paraissent exercer d'action sur les courants dont nous venons de parler. Le noyau est fréquemment entraîné par eux, soit le long de la membrane, soit dans les filaments protoplasmiques qui sont tendus à travers la cavité cellulaire et relient deux points plus ou moins distants de l'utricule azotée, comme cela se voit souvent dans les poils du *Cucurbita*. Le plasmodium des Myxomycètes, dont les courants sont si remarquables, ne possède pas de noyau. Dans les cellules des poils des *Tradescantia*, il est appliqué contre la paroi, et par suite ne peut exercer aucune action sur les courants à directions souvent contraires qui existent dans les filaments protoplasmiques. Ce qui prouve que la membrane n'a pas plus d'action sur les courants que le noyau, c'est que les plasmodiums des Myxomycètes les présentent malgré leur absence de membranes, et qu'on les voit continuer à se produire dans l'utricule azotée des *Chara* et des *Tradescantia*, détachée de la membrane cellulaire par la pénétration à travers cette dernière d'une solution sucrée.

Dans beaucoup de cas, les courants ne sont pas non plus placés sous la dépendance d'une action impulsive unique et agissant sur tout le protoplasma de la cellule ; nous avons vu déjà que des courants à directions opposées peuvent exister simultanément dans la même cellule ; certaines parties du protoplasma peuvent aussi rester en repos, tandis que d'autres sont le siège de courants plus ou moins rapides ; et enfin le protoplasma d'une cellule peut se diviser en plusieurs masses distinctes dans chacune desquelles les courants continuent à se montrer, quoique ces masses soient indépendantes les unes des autres.

Avant de rechercher la nature des phénomènes qui donnent naissance aux courants protoplasmiques intracellulaires, il est nécessaire de passer en revue l'action qu'exercent sur eux les agents physiques : la lumière, la chaleur et l'électricité.

Il n'a été fait que fort peu d'expériences relativement à l'action de la lumière sur les mouvements protoplasmiques intracellulaires, soit en ce qui concerne la direction qu'elle pourrait imprimer aux courants, soit relativement à l'accélération ou au ralentissement qu'elle peut être susceptible de déterminer en eux, soit enfin au sujet de l'action des différents rayons du spectre solaire. Il y a là, sans aucun doute, matière à de nouvelles et intéressantes recherches. Un certain nombre de faits cependant sont assez bien connus pour que nous devions les mentionner ici.

Les mouvements placés sous la dépendance d'un centre, comme ceux qu'on observe au moment de la division des cellules, paraissent se produire de préférence dans l'obscurité qu'à la lumière. C'est, en effet, dans la plupart des cas, pendant la nuit que s'effectue la division des cellules, et que par suite se produisent les mouvements protoplasmiques qui précèdent et accompagnent ce phénomène.

Le cambium, dont les cellules sont en voie presque incessante de développement, le sommet des bourgeons à feuilles et à fleurs en voie d'accroissement, sont toujours plus ou moins protégés contre l'action de la lumière. Quant aux mouvements intracellulaires indépendants de tout centre, il en est qui, comme ceux de rotation des cellules, des poils des *Chara*, des plasmodiums des Myxomycètes, paraissent se produire aussi bien dans l'obscurité qu'à la lumière, mais l'étude qui en a été faite est trop imparfaite pour qu'on puisse affirmer que la lumière est sans action sur eux.

L'action de la chaleur sur les mouvements intracellulaires a été assez bien étudiée et présente quelques faits dignes d'intérêt. Comme tous les phénomènes de motilité présentés par les êtres vivants, les mouvements intracellulaires exigent pour se produire une certaine quantité de chaleur; et comme les phénomènes chimiques dont le protoplasma végétal est le siège ne produisent qu'une quantité de chaleur fort minime et insuffisante à l'entretien des mouvements, la plante se trouve dans la nécessité d'emprunter au milieu extérieur une partie du calorique qui lui est nécessaire, et dont la quantité varie avec l'intensité des mouvements qu'elle manifeste. D'après M. Nægeli, les courants protoplasmiques du

Nitella syncarpa ne s'arrêtent que lorsque la température de l'eau s'abaisse à zéro, tandis que les courants des poils du *Cucurbita Pepo* s'arrêtent dès que la température tombe à 10 ou 11 degrés au-dessus de zéro. Une certaine élévation de la température accélère, dans toutes les plantes, les mouvements protoplasmiques intracellulaires; mais, dès que la chaleur atteint un certain degré, elle agit à la façon du froid, en ralentissant d'abord, puis en supprimant tout à fait les courants; mais, d'après M. J. Sachs, les courants résistent davantage à l'élévation de la température dans l'air que dans l'eau. D'après Max Schulze, des poils staminaux de *Tradescantia virginica* placés sous le microscope, dans de l'eau graduellement chauffée, présentèrent des courants protoplasmiques jusque vers 45 degrés centigrades. C'est seulement à cette température que les mouvements intracellulaires s'arrêtèrent. Le même fait se produisit avec des cellules parenchymateuses de *Vallisneria spiralis* et des poils d'*Urtica urens* également placés dans l'eau. M. J. Sachs vit les courants protoplasmiques s'arrêter dans les poils du *Cucurbita Pepo* placés dans l'eau entre 47 et 48 degrés en une minute et ne reparaitre qu'au bout de deux heures, tandis que dans l'air à 49 et même 50 degrés ils étaient très rapides. Dans l'eau, à 50 degrés, les courants intracellulaires des poils du *Tradescantia* étaient arrêtés en une minute et ne reparaisaient plus, tandis que dans l'atmosphère, à 51 degrés, ils n'étaient que suspendus et reprenaient leur marche au bout de quelque temps : après la suspension des courants, le protoplasma se divisait souvent en petites masses qui présentaient des mouvements amœboïdes, puis se réunissaient les unes aux autres, et les courants reparaisaient dans le protoplasma reconstitué. Dans les plasmodies des Myxomycètes, Kühne a vu les courants protoplasmiques s'arrêter momentanément dans une atmosphère de 30 degrés et ne plus reparaitre quand la température était élevée à 35 degrés pour le *Didymium serpula*, à 40 degrés pour l'*Ethalium septicum*.

Nous avons dit qu'entre ces limites extrêmes un accroissement de rapidité des courants protoplasmiques intracellulaires est toujours la conséquence de l'élévation de température. De nombreuses observations mettent ce fait en lumière. Dutrochet a constaté que les courants du *Nitella flexilis*, très lents à zéro, étaient beaucoup plus rapides à 18 degrés et s'accéléraient encore jusqu'à 27 degrés; ils subissaient alors un certain ralentissement momentané, mais reprenaient bien vite leur rapidité. M. Nægeli a mesuré la marche

du courant dans une cellule terminale d'une feuille du *Nitella syncarpa* soumise à des températures croissantes ou décroissantes, et constaté nettement que la rapidité augmentait avec l'élévation de la température; et à 1 degré le protoplasma parcourait un dixième de millimètre en soixante secondes, tandis qu'à + 10 degrés il ne mettait plus que huit secondes pour faire le même trajet, qu'à + 19 degrés il lui suffisait de 3,8 secondes, et qu'à 37 degrés la distance était parcourue en six dixièmes de seconde. Au-delà de 37 degrés le courant s'arrêta pour reprendre sa marche quand on abaissa de nouveau la température. M. Nägeli fait remarquer qu'en règle générale, à mesure que la température s'élève, l'accélération du courant par un même nombre de degrés devient de plus en plus faible; l'accélération n'est donc pas exactement proportionnelle à l'élévation de la température. D'après Hofmeister, il faut, pour faire convenablement ces observations, avoir soin d'élever et d'abaisser la température d'une façon graduelle, parce que des changements brusques et un peu considérables sont susceptibles d'arrêter complètement les mouvements, même lorsque ces changements se produisent dans la direction ascendante.

L'action de l'électricité sur les courants protoplasmiques intracellulaires, quoique assez imparfaitement étudiée, est cependant connue dans ses résultats les plus généraux. D'après Kühne, le protoplasma serait très mauvais conducteur des courants électriques et, par suite, l'action de ces derniers se localiserait dans la région mise en rapport avec eux, ou du moins ne se propagerait aux autres parties de la substance protoplasmique qu'avec une extrême difficulté. L'expérience suivante de Kühne vient à l'appui de cette manière de voir : un poil de *Truldescantia virginica* étant placé sur le porte-objet du microscope, et disposé entre deux plaques de platine servant de conducteurs, de façon à ce que le courant électrique le traverse dans le sens de son petit diamètre, le protoplasma n'était modifié que dans une partie de sa masse, le restant ne manifestant pas qu'il subit aucune action.

D'après les observations des divers expérimentateurs, l'électricité agirait sur les courants protoplasmiques à peu près de la même façon que les températures extrêmes. D'après M. Jürgensen, un courant constant bien réglé par un seul élément d'une pile de Grove ne modifiait en aucune façon les mouvements intracellulaires d'une feuille de *Vallisneria spiralis*; le courant produit par deux

à quatre éléments de la même pile ralentissait d'abord les courants, puis les arrêtait complètement. Un courant produit par trente éléments déterminait l'arrêt brusque des mouvements intracellulaires. Les courants induits agissent de la même façon que les courants constants, et le nombre des chocs induits traversant la feuille ne paraissait pas avoir d'influence sur l'action produite. Sur les plasmodiums des Myxomycètes, Kühne fut obligé, pour obtenir un effet manifeste, d'employer un courant produit par six petits éléments de Grove. Au moment de la fermeture du courant électrique, il se produisait une accélération du courant protoplasmique allant du pôle positif au pôle négatif et s'avancant par secousses successives; les granulations qui marchaient en sens contraire s'arrêtèrent et même reculèrent. Un courant constant ne produisait pas cette perturbation. En agissant sur les poils de *Tradescantia*, il arrêtait la circulation intracellulaire à l'aide de quatre éléments de Grove, mais à la condition d'ouvrir et de fermer rapidement le courant ou de le renverser. Il y avait alors arrêt de la circulation, puis mort du protoplasma et décomposition de la matière colorante des cellules, la sève se colorant en vert dans les cellules voisines du pôle négatif et en rouge dans les cellules les plus rapprochées de l'électrode positif. D'après des expériences déjà anciennes faites par Becquerel sur les *Chara*, toute modification du courant agit sur les mouvements intracellulaires, qui au contraire sont peu ou pas modifiés par les mêmes courants lorsque leur intensité, leur marche et leur direction ne changent pas. Une simple augmentation ou diminution d'intensité produit un arrêt des mouvements intracellulaires.

D'après Unger, tous les ébranlements mécaniques, tels que chocs, plaies des cellules voisines, etc., produisent les mêmes effets que les modifications des courants électriques dont nous venons de parler. La question, on le voit, est loin d'être élucidée, et pourrait être l'objet de recherches fort intéressantes.

Après avoir étudié l'influence des agents extérieurs sur la circulation intracellulaire, il importe de rechercher à quelles causes elle est due, par quels phénomènes physiques ou chimiques elle est déterminée. Si délicate que soit cette question, elle ne nous semble cependant pas insoluble, et il ne nous paraît pas douteux qu'on n'arrive à la résoudre le jour où l'on possédera une connaissance plus parfaite et de la constitution moléculaire du protoplasma et des divers phénomènes intimes, physiques ou chimiques, dont il

est le siège; mais pour le moment nous sommes obligés de nous en tenir aux hypothèses. Dire que les courants intracellulaires sont dus à la contractilité du protoplasma, comme cela est écrit partout, ce n'est évidemment pas résoudre la question, car il resterait à expliquer d'où vient la contractilité, et c'est précisément là le point intéressant de la question des mouvements si variés qui nous sont offerts par les êtres vivants.

C'est, comme nous l'avons démontré plus haut, dans les actions diverses auxquelles est soumis le protoplasma des cellules, et dans les phénomènes physiques et chimiques dont il est le siège, qu'il faut chercher l'explication de tous les mouvements en apparence spontanés qu'il nous présente, et particulièrement celle des courants intracellulaires dont il est question ici. C'est sans contredit en dirigeant les recherches dans cette voie qu'on devra parvenir à la solution de la question si difficile des mouvements dits *spontanés* offerts par les êtres vivants, et c'est sur les organismes les plus élémentaires qu'il faut d'abord porter l'attention si l'on veut arriver à quelque résultat scientifique.

Cela dit, nous allons passer en revue les explications qui ont été données récemment des courants intracellulaires. D'après Hofmeister, la présence des courants protoplasmiques pourrait être attribuée à la variabilité du pouvoir d'imbibition du protoplasma. Pour bien mettre en relief l'importance de cette manière de voir, il est nécessaire de rappeler en quelques mots la façon dont Hofmeister comprenait la structure moléculaire du protoplasma; cela est d'autant plus nécessaire que son opinion est aujourd'hui adoptée avec de simples modifications de détail par la plupart des botanistes. Le protoplasma serait composé de particules de matière solide, anguleuses, peut-être même cristallines, séparées les unes des autres par des couches d'eau dont l'épaisseur varie d'une façon incessante. Ces particules solides seraient d'ailleurs elles-mêmes imperméables à l'eau, tout en ayant pour elle une affinité extrêmement prononcée. Une certaine quantité d'eau persiste, par suite, constamment autour des particules solides, dont l'attraction les unes pour les autres est diminuée de la quantité d'attraction qu'elles exercent sur les molécules aqueuses. La cohésion des particules solides ne peut donc jamais être très grande. « On peut aussi penser, ajoute M. J. Sachs, qu'à cause des attractions qu'elles exercent les unes sur les autres, les molécules chercheront toujours à se placer de telle sorte que leurs

petits diamètres se rencontrent, parce que c'est dans cette position que leurs centres de gravité seront le plus rapprochés. Mais cette tendance ne pourra pas se réaliser à cause des couches d'eau qui les séparent. »

Il admet aussi que les particules solides « sont polarisées, c'est-à-dire animées de forces qui tendent toujours à les faire se rencontrer par leurs grands diamètres, » tandis que la gravitation tend au contraire à les faire se rapprocher par les petits diamètres. « Ces diverses attractions, indépendantes les unes des autres, peuvent se combiner de telle façon que, les molécules étant en équilibre, une certaine quantité de force reste à l'état passif dans les tissus; cela étant, le plus petit ébranlement pourra rompre l'équilibre et se communiquera aux molécules voisines, de telle sorte que le mouvement se propagera de place en place. » Pour expliquer la production des courants protoplasmiques, il suffira que, sous l'influence d'un agent extérieur quelconque, les interstices qui séparent les particules solides augmentent de dimension pour qu'une nouvelle quantité d'eau pénètre entre ces particules; l'élargissement des interstices se produisant en un point déterminé du protoplasma, l'eau des parties voisines sera attirée sur ce point, et le mouvement du liquide se propagera de proche en proche jusqu'aux parties les plus éloignées de la masse protoplasmique. Si, au contraire, les molécules solides se rapprochent en un point donné sous l'influence d'un agent extérieur tel que la chaleur, l'électricité, etc., l'eau chassée de ce point se portera entre les molécules solides des parties voisines, et le mouvement se propagera en sens inverse. Toute modification, si minime qu'elle soit, apportée dans les rapports qu'ont entre elles les particules solides, détermine une variation dans la quantité d'eau qui les sépare et l'ébranlement se transmet de proche en proche dans tous les points de la masse protoplasmique.

« Si, dit M. Sachs, ces mouvements (de rapprochement ou d'écartement des molécules) reviennent régulièrement et que toujours dans une couche transversale les molécules se rapprochent, tandis que dans la couche voisine elles s'éloignent les unes des autres, les courants suivront une rotation uniforme comme dans les *Chara*, les *Vallisneria*, etc. » « On pourrait m'objecter, ajoute M. Sachs, que toutes les causes que je viens d'énumérer ne tendent jamais qu'à produire un courant d'eau, tandis que les molécules du protoplasma suivent sans contredit le mouve-

ment. Ma manière de voir se plie très facilement à expliquer aussi cela. A mesure que les molécules perdent, par suite d'une rupture d'équilibre, une partie de l'eau qui les enveloppe, leur tendance à en absorber de nouvelle augmentera; mais celle-ci, entraînée par des forces plus énergiques, s'éloignera toujours; les molécules finiront donc par la suivre plus ou moins vite. Ainsi toujours les molécules auxquelles de l'eau est enlevée suivent tôt ou tard le courant. »

M. de Bary admet que les courants des plasmodies des Myxomycètes sont déterminés par deux sortes de forces motrices, dont l'une serait une « contraction » du protoplasma dans le point d'origine du mouvement et peut-être aussi le long des courants, et l'autre une force de succion s'exerçant au point d'arrivée des courants et les attirant d'une façon incessante. Cette dernière action serait produite par une diminution de la cohésion, une expansion de la substance protoplasmique. Si nous remplaçons le mot *contraction* par l'idée exprimée plus haut de rapprochement des particules solides, nous voyons que l'opinion de de Bary peut très bien être mise d'accord avec celle d'Hofmeister et de Sachs. Dans le point de départ du courant, il y aurait rapprochement des molécules solides, tandis que dans le point d'arrivée il y aurait écartement de ces molécules, et, par suite, l'eau chassée du premier point serait attirée dans le second, en entraînant avec elle une partie des molécules solides du protoplasma. L'existence de cette double action dans le protoplasma des plasmodies de Myxomycètes est démontrée par M. de Bary à l'aide des faits suivants: Lorsqu'on coupe un rameau du plasmodium dans lequel il existe un courant à marche d'autant plus lente qu'il se rapproche davantage du sommet du rameau, on voit le courant s'arrêter dans l'extrémité du rameau, tandis qu'il continue sa marche dans la partie du rameau voisine du centre; sur le sommet de cette dernière, il se forme même une goutte qui augmente peu à peu de volume et qui prouve que le courant est produit par une impulsion centrifuge, ce que de Bary appelle une *contraction* au niveau du point de départ du courant. Si le rameau qui a été coupé contenait un courant allant en s'accéléralant vers l'extrémité du rameau, il ne se forme de goutte ni d'un côté ni de l'autre, ce qui prouve que, dans ce cas, le courant est dû plutôt à l'attraction exercée par l'extrémité du rameau qu'à la contraction de la portion centrale du plasmodium. Lorsque avec la pointe d'une

aiguille on dépose un très petit morceau de carbonate de potasse sur l'extrémité de la ramification d'un plasmodium entouré d'une faible quantité d'eau, on voit la ramification se dilater à mesure que le sel se dissout dans l'eau; des protubérances se développent à sa superficie et des courants rapides se portent vers le point dilaté. Ceux qui se dirigeaient avant l'expérience en sens inverse rebroussement brusquement chemin dès que l'effet du réactif se fait sentir. Ce fait vient bien à l'appui de l'opinion d'Hofmeister, que la variabilité du pouvoir d'imbibition est la cause déterminante des courants, puisque l'attraction exercée sur l'eau du protoplasma par le carbonate de potasse détermine la production de courants dirigés vers le point du plasmodium qui est en contact avec le réactif et dont l'eau a été enlevée. Elle montre aussi que les courants peuvent être déterminés par des attractions aussi bien que par des impulsions, c'est-à-dire par la diminution de la proportion d'eau dans un point du protoplasma, d'autre eau accourant des points voisins pour remplacer celle qui a été enlevée, aussi bien que par l'accumulation de liquide dans un point d'où elle se répand dans les régions voisines.

D'après M. Pettigrew, « les mouvements intracellulaires sont dus en grande partie à l'osmose, à l'évaporation et à la capillarité. » Cette opinion, mise en relief par quelques expériences pleines d'intérêt dont nous allons parler, n'a d'ailleurs rien de contradictoire avec la théorie plus générale d'Hofmeister, à laquelle, au contraire, les expériences de M. Pettigrew ajoutent une nouvelle force, car l'évaporation, la capillarité et l'osmose ne peuvent agir sur le protoplasma qu'en modifiant la quantité d'eau contenue entre les molécules solides. M. Pettigrew fixe à chacune des deux extrémités opposées d'une ampoule de verre elliptique un tube capillaire recourbé en siphon, de sorte que, l'un de ces siphons partant par exemple de la gauche de l'extrémité supérieure, l'autre part de la droite de l'extrémité inférieure; deux petits tubes adaptés aux deux autres extrémités servent de tubes de déversement. L'ampoule étant remplie d'un sirop épais, on plonge l'extrémité libre des deux siphons dans de l'eau distillée. Cette dernière pénètre alors dans l'ampoule, dont le trop-plein s'échappe par les tubes de déversement. On ne tarde pas, sous l'influence de l'entrée de l'eau, à voir se produire dans le sirop de l'ampoule un mouvement de giration très manifeste dans une direction déterminée et constante. M. Pettigrew obtient le même mouve-

ment de giration en déterminant l'écoulement du sirop par deux points opposés de l'ampoule. Il détermine la giration en produisant simultanément l'endosmose et l'évaporation.

Ces faits peuvent nous mettre sur la voie de ce qui se passe dans les cellules réunies soit bout à bout, comme dans les poils filamenteux des *Chara*, soit en tissus. Quel que soit, en effet, leur mode d'union, les cellules effectuent entre elles des échanges incessants de liquides moins denses que ceux qu'elles contiennent; en même temps que chacune d'entre elles reçoit par endosmose des liquides venant des cellules voisines, elle perd elle-même par exosmose une certaine quantité de ceux qu'elle renferme. Chaque cellule se trouve donc dans les mêmes conditions que la boule en verre de M. Pettigrew, et la giration de son protoplasma peut être comparée à la giration du sirop dense renfermé dans l'ampoule de verre mise en expérience par ce physiologiste, boule qui est soumise à la fois à l'évaporation par deux points opposés de sa surface et à l'endosmose par deux autres points également opposés l'un à l'autre.

Qu'on ajoute à ces actions les influences incontestables exercées sur le protoplasma des cellules par l'électricité et par les phénomènes chimiques dont toutes leurs parties constituantes sont le siège incessant, par la chaleur, la lumière, etc., et il sera facile de voir que les mouvements intracellulaires, en apparence si spontanés, du protoplasma, ne diffèrent des mouvements provoqués, observables dans tous les autres corps matériels, que par leur intensité; celle-ci étant elle-même la conséquence de l'organisation particulièrement complexe du protoplasma.

Nous avons envisagé jusqu'ici presque exclusivement les mouvements des granulations qui existent dans le protoplasma des cellules. D'autres mouvements peuvent encore être offerts par le protoplasma, que celui-ci soit enfermé dans une enveloppe cellulosique ou bien qu'il soit libre.

Dans un grand nombre de cellules pourvues d'une membrane cellulosique, particulièrement dans les grandes cellules des poils des Cucurbitacées et de beaucoup d'autres plantes, il est facile de constater les mouvements du protoplasma. Nous savons déjà que quand ces cellules sont adultes, la substance vivante est disposée en une couche appliquée contre la face interne de la membrane, couche désignée sous le nom d'*utricule azotée*; nous savons aussi que de certains points de l'utricule azotée partent des filaments

protoplasmiques qui traversent la cavité de la cellule dans des directions très diverses, s'anastomosent les uns avec les autres et souvent se réunissent au centre de la cavité cellulaire autour du noyau qu'ils servent à suspendre et autour duquel ils se fondent en une membrane protoplasmique plus ou moins épaisse. Ces filaments changent fréquemment d'aspect sous l'œil de l'observateur. On voit l'un d'entre eux se briser sur un point de sa longueur, puis ses deux moitiés se rétracter et rentrer dans la substance protoplasmique de l'utricule azotée ou dans celle qui enveloppe le noyau. Pendant ce temps, l'utricule azotée ou la couche enveloppante du noyau émettent des prolongements coniques qui s'allongent rapidement à travers la cellule, se mettent en rapport, se fondent et forment des filaments nouveaux. D'autres fois, deux filaments se rapprochent l'un de l'autre et se confondent en un point de leur étendue, ou bien au contraire se séparent et s'isolent. Sous l'influence du raccourcissement des filaments, le noyau tirillé par eux se déplace dans la cavité cellulaire ou même change de forme, et d'ovoïde qu'il est d'habitude peut devenir quadrangulaire ou étoilé, etc. L'utricule azotée elle-même ne reste pas immobile, elle se déplace avec plus ou moins de rapidité en glissant tout d'une pièce contre la face interne de la membrane cellulosique et en entraînant après elle les corpuscules chlorophylliens et les granulations qu'elle contient dans son épaisseur. C'est à ces déplacements de l'utricule azotée que sont dus souvent, comme nous l'avons dit déjà, les changements de place des corpuscules chlorophylliens.

Quand la membrane cellulosique des cellules est aussi épaisse que dans les cas dont nous venons de parler, les déplacements du protoplasma sont tout à fait comparables à ceux d'un prisonnier dans son cachot, c'est-à-dire qu'ils n'entraînent ni changement de forme ni déplacement de la cellule elle-même. Dans les cellules à paroi très mince et très extensible, il peut en être autrement. Tel est le cas des grains de pollen. La production du boyau pollinique et son allongement sont déterminés par la pression qu'exerce le protoplasma sur un point limité de la membrane interne de la cellule pollinique. Au niveau du point ainsi pressé la membrane s'étend, s'allonge, prend la forme d'un tube dans le sommet duquel le protoplasma s'accumule, tandis qu'il laisse vides les portions de la cavité situées plus en arrière. C'est aussi par suite de pressions de cet ordre que se forment les pointes

des poils unicellulaires, les branches tubuleuses des cellules étoilées, etc.

B. MOUVEMENTS DE DÉPLACEMENT.

Dans les Oscillaires, la pression du protoplasma sur l'une des faces des cellules paraît être capable d'occasionner le déplacement du filament dans la direction de la pression; cependant, d'après les recherches d'Engelmann (voir la *Revue intern. des sc.*, 1879, III, p. 242), les mouvements de ces végétaux, ainsi que ceux des Diatomées, peuvent être dus à une autre cause; le protoplasma contenu dans les cellules exsuderait à travers les membranes et formerait à leur surface une couche très mince qui déterminerait, par ses contractions, le déplacement du filament.

Un grand nombre de cellules pourvues d'une membrane d'enveloppe résistante sont cependant susceptibles de se mouvoir avec une grande rapidité. De ce nombre sont les *Spirillum*, les *Vibrio* et la plupart des *Bactériens*. Les mouvements de ces cellules sont déterminés par des cils vibratiles, sortes de prolongements filiformes, très grêles, que le protoplasma émet à travers la membrane cellulosique, et qui, prenant leur point d'appui dans l'eau, agissent à la façon d'une rame. Des organes locomoteurs analogues se voient à la surface d'un très grand nombre de spores d'Algues ou de Champignons, dont ils déterminent le déplacement dans l'eau.

Un certain nombre de spores également nues, celles par exemple du *Bangia atropurpurea*, Algue de la famille des Floridées, présentent un autre ordre de mouvements; on voit leurs contours changer d'une manière incessante; un prolongement protoplasmique se forme en un point de la surface, prend un point d'appui sur un corps étranger et entraîne à sa suite tout le reste de la masse. Cette sorte de mouvement a reçu le nom d'*amœboïde*, parce qu'il ressemble à celui que présentent les animaux de la classe des Amœbiens (voir DE LANESSAN, *Traité de Zoologie*, Protozoaires). Des mouvements amœboïdes très étendus et très remarquables sont encore offerts par les Champignons du groupe des Myxomyètes pendant la phase de leur développement où ils se présentent à l'état de masses protoplasmiques nues, très volumineuses. On rencontre très fréquemment ces organismes dans le

tan, et, dans les bois ombragés, à la surface des feuilles ou des mousses humides.

Tous les agents extérieurs physiques et chimiques qui agissent sur les mouvements des animaux inférieurs exercent une action identique sur les mouvements du protoplasma végétal, qu'il soit enfermé dans une membrane cellulaire ou bien au contraire qu'il soit nu et libre. La façon dont le protoplasma agit quand il est placé hors de l'influence de ces agents est tellement identique à celle qui caractérise les animaux, qu'il est impossible de refuser aux cellules végétales la sensibilité dont sont doués les animaux inférieurs.

Nous avons déjà signalé dans un autre chapitre (p. 193) les mouvements de déplacement qu'effectuent les corpuscules chlorophylliens sous l'influence de la lumière. Il nous serait facile de citer un très grand nombre de phénomènes du même ordre. Nous nous arrêterons aux plus significatifs et à ceux qui ont été le mieux observés.

La chaleur active d'une façon très manifeste les mouvements des Myxomycètes et ceux de la plupart des cellules libres; elle active aussi les mouvements de déplacement des filaments protoplasmiques des cellules closes, etc. On peut donc dire que tous ces corps sont sensibles à la chaleur. Il est nécessaire, d'ailleurs, que la température ne dépasse pas une certaine limite, au-delà de laquelle elle exerce une action nocive et ralentit les mouvements.

Les faits suivants sont très significatifs : Nægeli place des spores de *Tetraspora* dans un tube de verre haut de 3 pieds, rempli d'eau et placé perpendiculairement, de façon que la lumière ne puisse y pénétrer que par le fond; au bout de quelques heures, toutes les spores se sont accumulées dans la partie inférieure et éclairée du tube; si, au contraire, il couvrait de papier noir le fond du tube, tandis qu'il laissait la lumière y pénétrer par l'extrémité supérieure, c'est vers cette dernière que se portaient rapidement les spores. M. Thuret a constaté également que les anthérozoïdes des Fucacées se dirigent ordinairement vers la lumière; quelques-uns cependant faisant exception et, au contraire, la fuyant.

M. Lortet a constaté que les anthérozoïdes des *Marchantia* sont sensibles à la lumière et se dirigent vers elle : « Si l'on met, dit-il, dans un petit tube en verre blanc quelques milliers d'anthérozoïdes, après quelques heures d'une immobilité complète, on voit

d'une manière marquée qu'ils forment une *lactescence* bien plus intense du côté de la lumière que du côté opposé. Cette expérience peut être faite d'une autre manière et d'une façon bien plus saisissante. On prend un tube à analyse chimique, en verre, d'un petit diamètre, et long de 2 décimètres environ; on le remplit d'une eau fortement chargée d'anthérozoïdes, et on le pose horizontalement sur une table exposée à une vive lumière, près d'une croisée; une moitié du tube est recouverte d'un papier bleu très épais. Quelques heures après, si on l'examine attentivement, on voit que la partie du tube exposée à la lumière contient des anthérozoïdes en nombre infiniment plus considérable que celle qui est restée dans l'obscurité. » Les spermogonies du *Valsa nigra* ont offert à M. Lortet les mêmes phénomènes: « laissées, dit-il, en grand nombre dans un vase dont la moitié est dans l'obscurité, elles se dirigent du côté d'où vient la lumière et y forment une lactescence très visible. » Cependant « la lumière ne paraît pas augmenter la rapidité de leurs mouvements; l'obscurité ne paraît pas les ralentir. La lumière artificielle n'a pas plus d'action sur elles que la lumière solaire. » M. Lortet dit qu'au contraire il a toujours trouvé les spermatozoïdes des animaux insensibles à la lumière.

Des recherches du même ordre faites par M. Famintzin sur de petites Algues inférieures, les *Chlamydomonas* et *Euglena*, etc. (1), offrent également un grand intérêt. Elles montrent que ces êtres, très sensibles à la lumière, tantôt la recherchent et tantôt, au contraire, la fuient. Le *Chlamydomonas* et l'*Euglena*, « portés dans une chambre, s'accumulèrent vers le côté du vase le plus rapproché de la fenêtre. » Les mêmes êtres étant placés dans des soucoupes assez plates pour être éclairées dans tous les points de leur étendue par les rayons du soleil, « je recouvrais, dit l'auteur, d'une petite planche les soucoupes sur les trois quarts environ de leur surface, laissant à découvert le côté le plus rapproché de la fenêtre. » Dans ces conditions, M. Famintzin constata les résultats qu'il résume de la façon suivante: « 1° Le degré d'intensité de la lumière exerce une influence considérable sur la division et le mouvement de la masse verte; mais l'effet produit est bien différent de ce qu'on a cru jusqu'ici. Ce ne sont pas les rayons directs du soleil

(1) On considère aujourd'hui généralement les *Euglena* comme des Protozoaires du groupe des Infusoires Flagellates. Quelques auteurs considèrent aussi les *Chlamydomonas* comme des Flagellates.

qui excitent le plus vivement la locomobilité des *Chlamydomona* et des *Euglena*, mais bien la lumière diffuse, ou la lumière de moyenne intensité » L'expérience suivante démontre bien cette proposition. M. Famintzin place un mélange d'*Euglena* et de *Chlamydomonas* dans deux soucoupes semblables pleines d'eau filtrée. Les deux soucoupes étaient recouvertes d'une petite planche qui les couvrait aux trois quarts du côté le plus éloigné de la fenêtre. L'une des soucoupes fut ensuite placée à l'ombre, et l'autre au soleil. Dans les deux, les Algues entrèrent vite en mouvement et se groupèrent, mais pas de la même façon. Dans la soucoupe mise à l'ombre, elles se portèrent toutes vers le bord voisin de la fenêtre; dans celle qui était exposée au soleil, elles se dirigèrent rapidement vers la partie éclairée par les rayons solaires et allèrent former une bande transversale au niveau de la ligne d'ombre projetée par la planchette, c'est-à-dire à l'abri des rayons du soleil et dans la lumière diffuse. Ce mode d'agglomération se maintient tant que le vase reste exposé au soleil; mais, dès qu'il est atteint par l'ombre que projettent les châssis des fenêtres, les Algues se portent vers le bord le plus voisin de la fenêtre, comme dans la soucoupe placée dès le début à l'ombre. »

M. Cohn avait déjà constaté la sensibilité des *Euglena viridis* à la lumière, mais il admet que l'*Euglena viridis* tend d'autant plus vers la lumière que celle-ci est plus intense; fait qui serait contradictoire avec les précédents si M. Cohn avait établi une distinction entre la lumière diffuse et la lumière du soleil, ce qui n'est pas indiqué dans ses expériences.

L'*Oscillatoria insignis* a offert à M. Famintzin des phénomènes identiques aux précédents. Cette Algue, dont la sensibilité à la lumière a été niée par M. Cohn, se dirige comme les précédentes vers la lumière diffuse et fuit les rayons directs du soleil; mais ses mouvements sont plus lents et par suite plus difficiles à constater.

« Les effets produits par la lumière sur les organismes verts sont, d'après M. Famintzin, dans une certaine mesure sous la dépendance du liquide dans lequel ils se meuvent. Dans la soucoupe remplie d'eau de la mare filtrée et tenue à l'ombre, tous les individus se réunissent à la surface de l'eau, le long du bord le plus rapproché de la fenêtre, et y forment une ligne verte. » Lorsque l'auteur, au lieu de se servir d'eau de la mare dans laquelle vivaient naturellement ses plantes, se servait d'eau de la

Newa, le résultat n'était pas le même. Ces petits êtres paraissaient, pour la plupart, indifférents à la lumière; un petit nombre d'individus seulement montaient à la surface de l'eau et se groupaient en deux lignes ou séries, dont l'une s'attachait à la paroi de la soucoupe la plus voisine de la fenêtre, c'est-à-dire éclairée, tandis que l'autre se fixait à la paroi opposée, la première cherchant la lumière, la seconde la fuyant; mais le changement de milieu avait manifestement altéré, diminué la sensibilité du plus grand nombre. Ce fait n'a rien qui doive étonner le physiologiste qui sait bien que les propriétés de tout être vivant se manifestent d'autant mieux que cet être se trouve dans son milieu naturel. D'autres expériences de même ordre, faites par M. Cienkowski, tendent à montrer que la sensibilité des Algues à l'égard de la lumière se modifie avec les diverses périodes du développement de ces êtres. « Les jeunes *Volvox globator*, dit M. Cienkowski, s'assemblent dans la partie la plus obscure des vases où on les tient enfermés; mais, lorsqu'ils sont sur le point de passer à l'état immobile, ils se dirigent vers la lumière. » D'après M. Cohn, le *Protooccus plurialis* recherche la lumière pendant toute sa période végétative, et on le trouve alors à la surface de l'eau; mais, au moment de la reproduction, il la fuit et gagne le fond des mares.

D'après M. Famintzin, la sensibilité de certaines Algues par rapport à la lumière est tellement délicate qu'il suffit « de l'ombre d'un nuage qui passe sur le ciel pour changer le groupement de la masse verte. »

Il est bien évident que, dans tous les phénomènes dont nous venons de parler, on ne peut voir rien qui ressemble aux mouvements qui, dans les animaux supérieurs, sont désignés par les épithètes de *volontaires* et *conscients*. Impressionnés par les vibrations lumineuses, par un choc, une étincelle électrique, etc., les zoospores, les Algues inférieures, les corpuscules chlorophylliens, etc., agissent par un mouvement toujours semblable à lui-même, comparable à la contraction réflexe, involontaire et inconsciente qui se produit dans la patte d'une grenouille décapitée lorsqu'on la pince.

Dans tous ces cas, la sensibilité est certainement inconsciente. Mais lorsque les anthérozoïdes d'un *Fucus* vont à la rencontre de l'oosphère pour lui imprimer le rapide mouvement de rotation pendant lequel ils la fécondent; lorsque l'anthérozoïde d'un *Monoblepharis*, à peine sorti de la cellule qui lui a donné

naissance, se glisse le long des parois de l'oogone jusqu'à l'ouverture qui doit lui donner accès auprès de la cellule femelle, il est incontestable que ces organismes manifestent, comme l'a dit Claude Bernard, « non seulement la faculté de mouvement, mais le mouvement approprié à un but déterminé, les apparences, en un mot, du mouvement volontaire ».

§ 1. Mouvements spontanés.

Nous n'avons étudié jusqu'à présent que les mouvements et la sensibilité offerts par le protoplasma lui-même, qu'il soit nu ou contenu dans des enveloppes cellulosiques; il nous reste à passer en revue les mouvements que présentent à notre observation les organes végétaux formés d'un nombre considérable de cellules, tels que les racines, les tiges, les feuilles, les organismes reproducteurs des végétaux supérieurs, etc.

On peut facilement distinguer deux sortes de ces mouvements : les uns, désignés par quelques botanistes par l'épithète de *spontanés*, se produisent dans tous les organes des plantes et d'une façon incessante, pendant toute la durée de la vie de la plante ou du moins pendant toute la durée de sa croissance; ils sont déterminés par des agents extérieurs dont l'action est elle-même constante, quoique variable dans son intensité, tels que la chaleur, la lumière, la gravitation. Les autres, désignés par les mêmes botanistes par l'épithète de *provoqués*, ne se produisent que dans certains organes, et sous l'influence d'excitations accidentelles, telles que les chocs, les brûlures, l'électricité, etc. En réalité, les deux ordres de mouvements sont provoqués, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent se produire, comme tous les mouvements imaginables, que sous l'influence d'excitations extérieures à l'organe qui se meut; mais les premiers se manifestent d'une manière permanente, parce que les agents qui les déterminent sont eux-mêmes permanents, tandis que les seconds ne se manifestent que dans des conditions déterminées et accidentelles, parce que les agents qui les déterminent n'ont qu'une action passagère et accidentelle.

Ch. Darwin s'est récemment efforcé, dans un ouvrage rempli d'aperçus originaux et de nombreuses observations, de ramener

toutes les variétés de mouvements permanents à un mouvement constaté déjà par des botanistes antérieurs dans le sommet des tiges en voie d'accroissement et désigné par Sachs sous le nom de *nutation tournante*. Darwin propose de donner à ce mouvement, dont il a démontré l'existence dans tous les organes jeunes des végétaux supérieurs, et qui a aussi été signalé dans les Cryptogames et même dans des végétaux unicellulaires, le nom de *circumnutation*. Il décrit ce mouvement de la façon suivante : « Observons, dit-il, une tige en circumnutation au moment où elle commence à se courber, et prenons-la vers le nord ; nous verrons qu'elle tourne graduellement de plus en plus vers l'est, jusqu'à ce qu'elle se trouve en face de ce point cardinal, puis progressivement vers le sud, vers l'ouest, pour enfin retourner au nord. Si le mouvement a été complètement régulier, la pointe aura décrit un cercle, ou mieux une spirale circulaire, puisque la tige continue à s'accroître. Mais, en réalité, cette partie terminale décrit généralement une ellipse irrégulière ou un ovale, parce que l'extrémité, après avoir occupé ces diverses positions, revient souvent dans un point complètement opposé, mais sans repasser toutefois par la première ligne tracée. Du reste, d'autres ellipses irrégulières ou d'autres ovales sont successivement décrits, et ont leurs grands axes dirigés vers différents points de l'espace. Dans le même temps qu'elle décrit ces courbes, la partie apicale trace souvent des lignes brisées ou forme soit de petits cercles secondaires, soit des triangles. Dans le cas particulier aux feuilles, les ellipses décrites sont généralement étroites. »

Le lecteur nous saura sans doute gré d'exposer ici la méthode à la fois très simple, mais très précise, employée par Darwin pour observer la forme des courbes de circumnutation décrites par les divers organes des très nombreux végétaux sur lesquels ont porté ses recherches. J'emprunte cette description à son livre en en retranchant les parties inutiles. Les plantes en pot et protégées complètement contre la lumière, ou bien la recevant par en haut ou encore par côté, suivant le cas, étaient recouvertes par en haut d'une grande lame de verre horizontale, et à droite et à gauche, par une autre lame verticale. Un fil de fer de l'épaisseur d'un crin de cheval et long de 6 à 18 millimètres était fixé à la partie observée au moyen d'une solution de gomme laque dans l'alcool assez épaisse pour faire tenir le fil en quelques secondes, mais ne pouvant pas nuire aux organes même les plus tendres ; à l'autre bout du

fil de verre était fixée une très petite boule de cire à cacheter noire; au-dessous et en arrière on plaçait une petite lame de carton marquée d'un point noir et fixée à une tige enfoncée dans la terre. Le poids du fil doit être assez léger pour qu'il ne fasse pas ployer même les plus petites feuilles. On regarde la goutte de cire et le point noir marqué sur le carton à travers la lame de verre horizontale ou verticale (suivant la position de l'objet), et, quand l'une couvre exactement l'autre, on marque un point sur la lame de verre au moyen d'un instrument à pointe très fine trempée dans l'encre de Chine. On trace ainsi, à de courts intervalles, d'autres points que l'on réunit plus tard par des lignes droites. Les figures qu'on obtient ainsi sont anguleuses; mais elles sont beaucoup plus retilignes lorsqu'on trace ces points à des intervalles d'une ou deux minutes seulement. Dans le cas où il n'était pas nécessaire d'obtenir une grande amplification des mouvements, Darwin employait une méthode un peu différente sur laquelle il me paraît inutile d'insister, car je ne tiens qu'à donner un aperçu de sa méthode d'observation. Les figures ci-jointes suffiront pour donner une idée des tracés fournis par la circumnutation de quelques organes.

La nature et le rôle de ces mouvements dans les divers organes des végétaux sont utiles à étudier, parce qu'ils nous fourniront l'occasion de quelques considérations importantes.

Les racines de toutes les plantes présentent un mouvement manifeste de circumnutation aussitôt après leur sortie des enveloppes de la graine; c'est même à ce moment que le mouvement est le plus intense, ce qui permet de supposer qu'il n'est pas sans utilité au point de vue de la pénétration de la racine dans le sol. L'étendue du mouvement n'est que très peu considérable; dans le Haricot, la racine ne s'incline de chaque côté d'une ligne verticale passant par son axe que d'un millimètre; cependant, si minime qu'il soit, ce déplacement du sommet de la racine est absolument nécessaire dans certains cas pour que l'action de la gravitation qui entraîne l'organe vers le centre de la terre puisse se produire. Si, par exemple, on suppose la graine placée de telle sorte que la racine soit dirigée verticalement vers le ciel, il faut, pour que la gravitation puisse modifier sa direction et l'entraîner vers le sol, que l'axe de l'organe sorte de la verticale; c'est précisément ce qui a lieu sous l'influence du mouvement incessant de circumnutation dont il est animé. Une fois que

la radicule a atteint le sol, la circumnutation lui est encore utile, en lui permettant d'écartier tout autour d'elle les particules du terrain et de creuser le canal dans lequel elle s'enfonce.

Ce mouvement de circumnutation est d'autant plus utile à la radicule, au point de vue de la pénétration dans le sol, que l'extrémité de l'organe est douée d'une sensibilité exquise qui lui sert à éviter les obstacles et à se diriger vers les points du sol qui offrent le moins de résistance. Darwin a montré par des expériences très précises que, quand une pression même très légère est exercée sur l'une des faces de l'extrémité d'une radicule, il se produit, à une petite distance du point pressé, une courbure dont la concavité regarde du côté opposé à ce point et qui a, conséquemment, pour résultat d'éloigner l'extrémité de la radicule de l'objet qui exerce la pression.

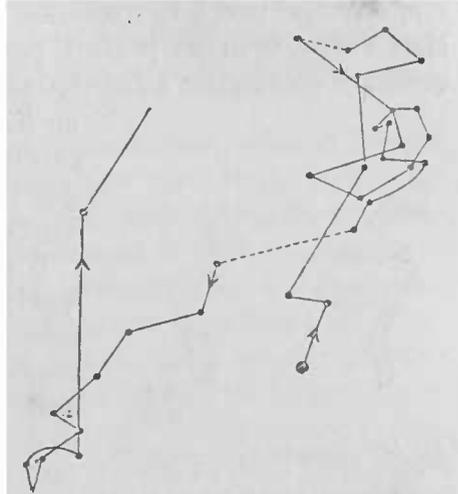


Fig. 126. *Brassica oleracea*. Circumnutation de la radicule, tracée sur un verre horizontal, depuis le 31 janvier, neuf heures du matin, jusqu'au 2 février, neuf heures du matin. Mouvement de la goutte de cire au bout du fil, amplifié quarante fois environ (d'après Ch. Darwin).

Que ce phénomène se produise dans le sol et il aura pour résultat, comme nous disions plus haut, de diriger toujours l'extrémité de la racine vers les points de moindre résistance du terrain. Quand l'excitation produite sur l'extrémité radiculaire est très énergique; quand, par exemple, elle prend le caractère d'une cautérisation détruisant les cellules superficielles, la racine se courbe du côté lésé; le phénomène qui se produit alors est donc d'une nature tout à fait différente.

Ce qu'il importe de remarquer, c'est que, dans les cas des excitations légères, c'est seulement l'extrémité de la radicule, longue en moyenne de 1 millimètre à 1 millimètre et demi, qui se montre sensible; mais ce n'est pas cette extrémité elle-même qui se courbe, c'est un point situé plus haut, sur une longueur de 6, 7, 8, 10 ou 12 millimètres. Il faut donc qu'il y ait transmission de l'impression depuis le point où celle-ci se produit jusqu'à celui qui se courbe et dans lequel se trou-

vent, très probablement, les cellules qui offrent le maximum de l'élongation. L'impression produite est, dans beaucoup de cas, assez énergique pour faire équilibre à l'action du géotropisme ou même pour dominer cette action et pour faire prendre à la racine une direction tout à fait opposée à celle du centre de la terre.

Mais l'impression ne produit pas immédiatement son effet; la courbure consécutive à l'excitation ne se produit souvent que six ou huit heures ou même plus tard encore après cette dernière, et il faut que l'excitation soit prolongée pendant un certain temps.



Fig. 127. *Aesculus hippocastanum*. Croquis des traces laissées sur des verres inclinés par les extrémités des radicules. En A, le verre était incliné de 70 degrés avec l'horizon, et la radicule avait 5 centimètres de long et 5 millimètres trois quarts de diamètre à sa base. En B, l'inclinaison était de 65 degrés, et la radicule était un peu plus grande (d'après Ch. Darwin).

Il importe encore de remarquer que la sensibilité de la radicule, ou du moins la propriété qu'elle a de se courber à la suite des excitations, varie avec les conditions dans lesquelles s'effectue l'accroissement. Quand les radicules sont soumises à une température élevée et que leur accroissement est accéléré, l'extrémité perd sa sensibilité, ou tout au moins la partie supérieure perd la faculté de se courber à la suite des excitations de l'extrémité. Il en est de même quand la croissance est ralentie par l'abais-

ssement de la température.

Les radicules sont très sensibles non seulement aux contacts, aux pressions, aux agents caustiques, aux coupures, mais encore aux agents naturels, particulièrement à l'humidité. Quand on place une radicule dans des conditions telles que l'une de ses faces soit exposée à l'humidité plus que les autres, on voit l'organe s'incliner vers l'humidité. La courbure se produit, comme pour les autres agents excitants, non pas au niveau même de la partie la plus sensible, c'est-à-dire de l'extrémité, mais dans un point situé plus haut. Cette propriété est d'une grande utilité pour la radicule, parce qu'elle lui permet de toujours se diriger vers les points du sol les plus humides, c'est-à-dire les plus favorables à la nutrition du végétal.

Les radicules de la plupart des plantes se montrent également sensibles à la lumière, mais elles ne se comportent pas toujours

de la même façon sous l'influence des excitations lumineuses; celles de certaines plantes se dirigent vers le point d'où vient la lumière, tandis que d'autres se portent dans la direction opposée. Ces différences n'ont d'ailleurs que peu d'importance; les radicules étant presque toujours très rapidement mises à l'abri de la lumière par leur enfoncement dans le sol, les rayons lumineux n'ont guère aucune action sur la direction qu'elles suivent. Ajoutons aussi que ce sujet n'a encore été que peu étudié.

Les radicules sont au contraire très sensibles, nous le savons déjà, à l'action de la gravitation. Les recherches faites par Ch. Darwin complètent d'une façon très intéressante les connaissances que nous avons déjà relativement à cette action. Nous avons dit plus haut, dans diverses circonstances, que les radicules de toutes les plantes manifestent une tendance pour ainsi dire invincible à se diriger vers le centre de la terre et qu'on a donné le nom de *géotropisme* à ce phénomène. Il est très facile de le mettre en évidence. Pour cela, il suffit de placer une graine dont la radicule est déjà sortie des enveloppes séminales dans une position telle que la radicule soit horizontale; au bout d'un petit nombre d'heures, variable avec les espèces végétales, il se produit, à une petite distance de l'extrémité de la radicule, une courbure qui incline l'extrémité de l'organe vers le bas et qui augmente de plus en plus jusqu'à ce que le sommet de la radicule soit dirigé vers le centre de la terre.

En étudiant par la méthode graphique dont nous avons déjà parlé les mouvements accomplis par l'extrémité de la radicule pendant qu'elle s'incline vers le sol, Darwin a pu s'assurer que le mouvement vers le bas ne s'effectue pas en ligne droite, mais que la radicule fait des zigzags plus ou moins prononcés, et même décrit des boucles qui indiquent que la circumnutation est simplement modifiée ou mieux transformée en un mouvement nouveau, dirigé de haut en bas, déterminé par le géotropisme. Dans l'expérience citée plus haut, d'une radicule placée horizontalement et qui s'incline graduellement vers le sol, le sommet de l'organe décrit d'abord des zigzags très prononcés ou même des boucles de circumnutation, mais au bout d'un peu de temps, c'est-à-dire lorsque l'action du géotropisme commence à se faire sentir, le mouvement devient presque rectiligne et conserve ce caractère jusqu'à ce que la radicule ait pris une direction perpendiculaire au sol; on voit alors reparaître le mouvement de circumnutation.

Ce fait semble bien montrer que, comme l'admet Darwin, le mouvement déterminé par le géotropisme n'est qu'une transformation du mouvement de circumnutation.

Une autre expérience dont nous avons déjà parlé à un autre point de vue rend cette opinion encore plus probable. Quand on place une graine en germination dans une position telle que sa radicule

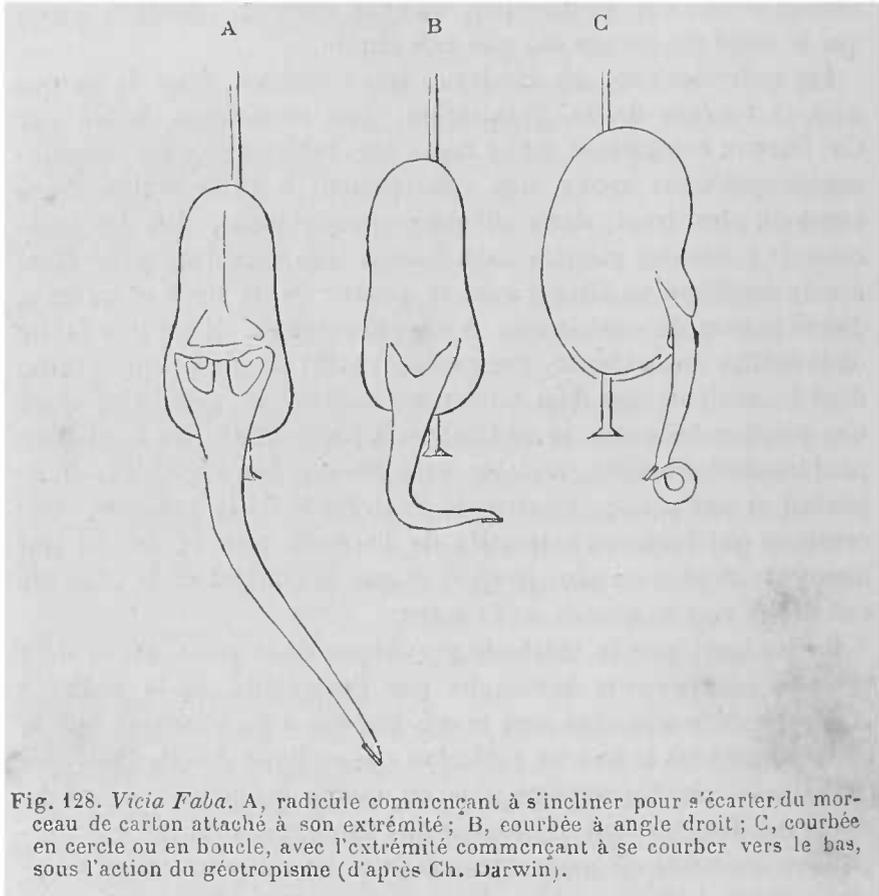


Fig. 128. *Vicia Faba*. A, radicule commençant à s'incliner pour s'écarter du morceau de carton attaché à son extrémité; B, courbée à angle droit; C, courbée en cercle ou en boucle, avec l'extrémité commençant à se courber vers le bas, sous l'action du géotropisme (d'après Ch. Darwin).

soit dirigée verticalement en haut, on voit le sommet de la radicule décrire d'abord uniquement des courbes de circumnutation très manifestes; c'est-à-dire qu'elle s'incline alternativement vers chacun des points de l'horizon à mesure qu'elle s'allonge. Mais, comme par suite de ce mouvement elle abandonne la ligne verticale, l'action de la gravitation peut s'exercer et s'exerce en effet, de sorte que l'on voit bientôt la radicule s'incliner graduellement, prendre une direction oblique par rapport à la verticale, puis devenir

horizontale, et enfin, continuant à s'incliner sous l'action incessante du géotropisme, se diriger vers le sol et prendre la direction verticale de haut en bas, vers le centre de la terre. Or, à partir du moment où la racicule commence à s'abaisser, son mouvement de circumnutation perd sa netteté; les courbes se modifient, il n'y a bientôt plus que des zigzags, et finalement une ligne presque droite. Il nous paraît inutile d'insister davantage sur ces faits.

Nous avons vu que l'extrémité seule de la racicule est sensible aux excitations physiques, telles que pression, cautérisation, humidité, etc., et qu'après avoir subi ces impressions l'extrémité sensible les transmet au point d'élongation maximum, situé un peu plus haut, point au niveau duquel se forme bientôt une courbure destinée soit à rapprocher, soit à éloigner l'extrémité racinaire des agents qui ont exercé l'impression. Ciesielski a émis le premier l'opinion que l'extrémité de la racicule est également la seule partie sensible à l'action de la gravitation; et il l'a prouvé en montrant que des racicules de Pois, de Lentille, de Vesce disposées horizontalement après qu'on a coupé leur extrémité ne subissent pas l'action géotropique, tandis que les mêmes racicules intactes la manifestent au bout de deux ou trois heures en commençant à s'incliner vers le sol. Le même botaniste constata qu'après que les racicules mutilées ont reformé un nouveau point végétatif, elles se montrent de nouveau sensibles à l'action de la pesanteur. Cela prouve bien que la sensibilité à cette action réside dans le sommet végétatif. Enfin, Ciesielski constata que si l'on ne coupe l'extrémité de la racicule qu'un certain temps après avoir disposé l'organe horizontalement, c'est-à-dire alors que l'action de la pesanteur a déjà eu le temps de s'exercer, on voit la racicule se courber vers le sol. Ce phénomène indique manifestement que le sommet racinaire avait déjà transmis, avant l'amputation, l'impression exercée sur lui par la gravitation, au point d'élongation maximum au niveau duquel se fait toujours la courbure.

Les faits signalés par Ciesielski et sa manière de voir furent contredits par Sachs et restèrent dans l'ombre. Ils ont été vérifiés par Darwin à l'aide d'expériences nombreuses et indiscutables dont il résume les résultats de la façon suivante: « L'extrémité racinaire seule est sensible au géotropisme, et c'est cette portion d'organe qui, sous l'influence de cet agent, détermine l'incurvation des autres parties. La longueur exacte de la portion

sensible paraît varier quelque peu et dépendre en partie de l'âge de la radicule ; mais la destruction d'une longueur même inférieure à 1 millimètre ou 1^{mm},5, dans les diverses espèces observées, a suffi pour empêcher, pendant vingt-quatre heures, ou même pendant plus longtemps, l'incurvation d'une partie quelconque de la radicule. Cette localisation de la sensibilité dans l'extrémité seule est un fait si remarquable, que nous croyons devoir donner ici un bref résumé des expériences précédentes. Les extrémités furent coupées sur vingt-neuf radicules horizontales de *Vicia Faba*, et, à part quelques exceptions, ces radicules ne montrèrent aucune trace de géotropisme en vingt-deux ou vingt-trois heures ; il ne leur faut cependant que huit ou neuf heures pour se courber complètement dans les conditions ordinaires. Six extrémités radiculaires de *Cucurbita ovifera* furent coupées comme celles de *Vicia Faba*. Ces radicules ne montrèrent en vingt-quatre heures aucune trace de géotropisme ; cependant, les spécimens de contrôle étaient légèrement affectés au bout de cinq heures et fortement au bout de neuf. »

Darwin obtint des résultats analogues en cautérisant l'extrémité des radicules. Il tenta l'expérience en enduisant les sommets radiculaires de graisse, matière qui arrête l'accroissement de presque tous les tissus ; mais il n'obtint que de faibles résultats ; cependant l'accroissement fut ralenti et l'action du géotropisme manifestement atténuée. « Les divers cas qui précèdent, ajoute-t-il, n'auraient aucune signification si l'extrémité elle-même était la partie qui s'incurve le plus fortement ; mais nous savons que le maximum de croissance se trouve sur un point éloigné de l'extrémité de quelques millimètres, et que, sous l'influence du géotropisme, c'est cette partie qui se courbe le plus fortement. Nous n'avons aucune raison de croire que cette partie ait à souffrir de la mort ou du mauvais état de l'extrémité ; et il est certain que, lorsque la pointe a été détruite, cette partie continue à croître avec une rapidité telle, que sa longueur double souvent en un jour. Nous avons vu aussi que la destruction de l'extrémité n'empêche pas l'incurvation des parties voisines quand ces dernières ont auparavant reçu de l'extrémité une excitation. Dans les radicules étendues horizontalement, dont l'extrémité a été coupée ou détruite, la partie qui devrait se courber le plus fortement demeure immobile pendant plusieurs heures, ou même plusieurs jours, bien qu'exposée perpendiculairement à la pleine

influence du géotropisme. Nous devons en conclure que l'extrémité seule, sensible à cette action, transmet l'excitation aux parties voisines, en déterminant leur incurvation. Nous avons une preuve directe de cette transmission : en effet, lorsqu'une racine a été étendue horizontalement durant une heure ou une heure et demie, temps pendant lequel l'influence supposée a pu parvenir à une petite distance de l'extrémité, et que la pointe est alors coupée, la racine se courbe plus tard, bien que placée perpendiculairement. Les portions terminales des diverses racines ainsi traitées continuaient pendant quelque temps à croître dans la direction de la courbure nouvellement acquise, car, une fois dépourvues d'extrémité, elles ne pouvaient plus subir l'influence du géotropisme. Mais, après trois ou quatre jours, lorsque de nouveaux points végétatifs s'étaient formés, les racines, subissant de nouveau l'action géotropique, se recourbaient perpendiculairement vers le bas. Pour établir une comparaison dans l'autre règne vivant, nous devrions supposer qu'un animal, étendu à terre, a conçu l'intention de se lever dans une direction particulière ; mais que, sa tête ayant été coupée à ce moment, l'impulsion donnée a continué à parcourir lentement les nerfs jusqu'aux muscles ; de sorte que, après plusieurs heures, l'animal décapité s'est levé dans la direction déterminée. »

Ainsi, quel que soit l'agent qui exerce son action sur les racines, l'impression est toujours perçue par l'extrémité seule de l'organe ; elle est ensuite transmise à un point situé plus haut, au niveau duquel se produit le maximum de l'élongation ; ce point agit en se courbant et en portant le sommet de la racine soit dans la direction de l'agent exciteur, soit dans une direction opposée. On comprend l'importance considérable que ces faits présentent au point de vue de la vie de la racine. Darwin a nettement formulé ces conséquences de la façon suivante : « La direction prise par la pointe, à chaque période successive de la croissance d'une racine, détermine pour la suite sa marche tout entière. Il est donc de la plus haute importance que la pointe puisse, dès l'abord, prendre la direction la plus avantageuse. Nous pouvons par là comprendre pourquoi la sensibilité au géotropisme, celle au contact et celle à l'humidité, résident toutes dans l'extrémité, et pourquoi cette extrémité détermine l'incurvation de la partie supérieure vers l'excitant ou en sens contraire. Une racine peut être comparée à un animal fouisseur,

tel qu'une taupe qui s'efforce de pénétrer perpendiculairement dans la terre. En faisant continuellement mouvoir sa tête dans tous les sens, cet animal reconnaîtra une pierre ou tout autre obstacle ; il percevra les différences dans la dureté du sol et se tournera vers le côté convenable. Si la terre est plus humide d'un côté que de l'autre, il se dirigera vers la partie la moins sèche, qui sera évidemment plus facile à remuer. Toutefois, après chaque interruption, guidée par la pesanteur, la taupe pourra reprendre sa marche vers le bas et fouir à une profondeur plus grande. »

Il resterait à déterminer le mode d'action des agents dont nous venons de parler sur l'extrémité radiculaire, la façon dont l'impression perçue par cette extrémité est transmise, et la nature des phénomènes intimes qui se produisent dans les points de la radicule qui reçoivent l'impression, la transmettent et se courbent pour modifier la direction dans laquelle se porte l'organe. Sur toutes ces questions, nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses rendues plus ou moins plausibles par la connaissance que nous avons des phénomènes généraux de la physique et de la chimie des êtres vivants. La chaleur, la lumière, la gravitation, et, à plus forte raison, les chocs ou les pressions, déterminent dans les extrémités radiculaires des mouvements moléculaires d'autant plus énergiques qu'elles sont formées de cellules très jeunes et par conséquent très riches en protoplasma, dont la sensibilité à ces impressions est extrêmement développée. Les mouvements moléculaires déterminés dans les extrémités radiculaires se transmettent facilement jusqu'au point maximum d'élongation et produisent dans ce dernier des excitations localisées qui déterminent un allongement plus considérable d'un côté que des autres, d'où la courbure qui se forme au niveau du point d'élongation.

Brown a signalé récemment la propriété que possèdent les graines du *Loranthus globosus* de l'Inde, de se déplacer pendant la germination. La baie de cet arbre est pourvue, comme notre Gui, d'une pulpe visqueuse qui sert à la fixer à la surface des objets sur lesquels elle tombe, et particulièrement sur les arbres. Dès que la radicule est sortie des enveloppes séminales, il se forme près de son extrémité un disque aplati qui adhère rapidement à la surface de l'arbre auquel le fruit est fixé par sa pulpe ; au bout de peu de temps, sous l'influence sans doute de l'élongation qui se produit en arrière de lui, le disque se détache du point auquel il adhérait ; puis il est poussé en avant par l'élon-

gation et se fixe sur un second point, entraînant avec lui toute la masse du fruit, qui se trouve déplacé en totalité. Le même phénomène se produisant un grand nombre de fois, le fruit subit une série de déplacements qui lui font parcourir un chemin relativement assez étendu, jusqu'à ce que la radicule rencontre un lieu convenable dans lequel elle s'enfonce.

Darwin a constaté dans les hypocotyles, les épicotyles et les eotylédons des plantes en voie de germination, des mouvements de circumnutation dont nous devons parler, parce qu'ils jouent d'habitude un rôle important dans la germination, en permettant à ces parties de se frayer un chemin soit pour parvenir à la lumière, soit, plus rarement, pour s'enfoncer dans le sol.

Rappelons que l'on donne le nom d'*hypocotyle* à la portion souvent très courte de l'axe de la plante située entre le point d'insertion des cotylédons et la base de la radicule ; l'épicotyle est la partie de l'axe située au-dessus du point d'insertion des cotylédons ; il est terminé par la gemmule ou bourgeon primitif.

Quant aux eotylédons, ce sont les premières feuilles de la plante. Il y en a deux dans les plantes dicotylédones et un seul dans les monocotylédones. Dans la majorité des plantes ils se distinguent des feuilles véritables par une épaisseur beaucoup plus considérable et servent de réservoirs de matériaux nutritifs qui sont consommés par le jeune végétal pendant la germination.

Darwin fait remarquer que dans un grand nombre de plantes l'hypocotyle ou l'épicotyle sortent de la terre en formant une courbure souvent très prononcée dont le sommet présente un mouvement de circumnutation manifeste. Cette courbure est utile à deux points de vue. D'abord, ainsi que le fait observer Haberlandt, elle a pour conséquence de mettre la partie la plus jeune de l'organe, c'est-à-dire son sommet, à l'abri des pressions exercées par le sol. En second lieu, elle augmente la force d'impulsion, parce que les deux branches de l'axe s'accroissant chacune de son côté et prenant un point d'appui par leur extrémité, soit sur la graine, soit sur le sol, poussent en avant le sommet de la courbure avec une intensité deux fois plus forte que si l'organe était allongé en ligne droite. Dans beaucoup de cas l'hypocotyle ou l'épicotyle sortent courbés des enveloppes séminales ; mais dans quelques-uns la courbure ne se produit que plus tard, ce qui indique une adaptation physiologique aux conditions dans lesquelles se fait la germination, adaptation ayant pour objet de faciliter le passage de

l'hypocotyle à travers le sol. Comme le dit Darwin, on peut avancer avec quelque probabilité que l'incurvation était, dans l'origine, provoquée par une impulsion mécanique due à l'emprisonnement des parties sous les enveloppes séminales ou au frottement qu'elles subissent pendant leur sortie. Mais on est obligé d'admettre aussi qu'il existe une tendance dans la partie supérieure de l'hypocotyle

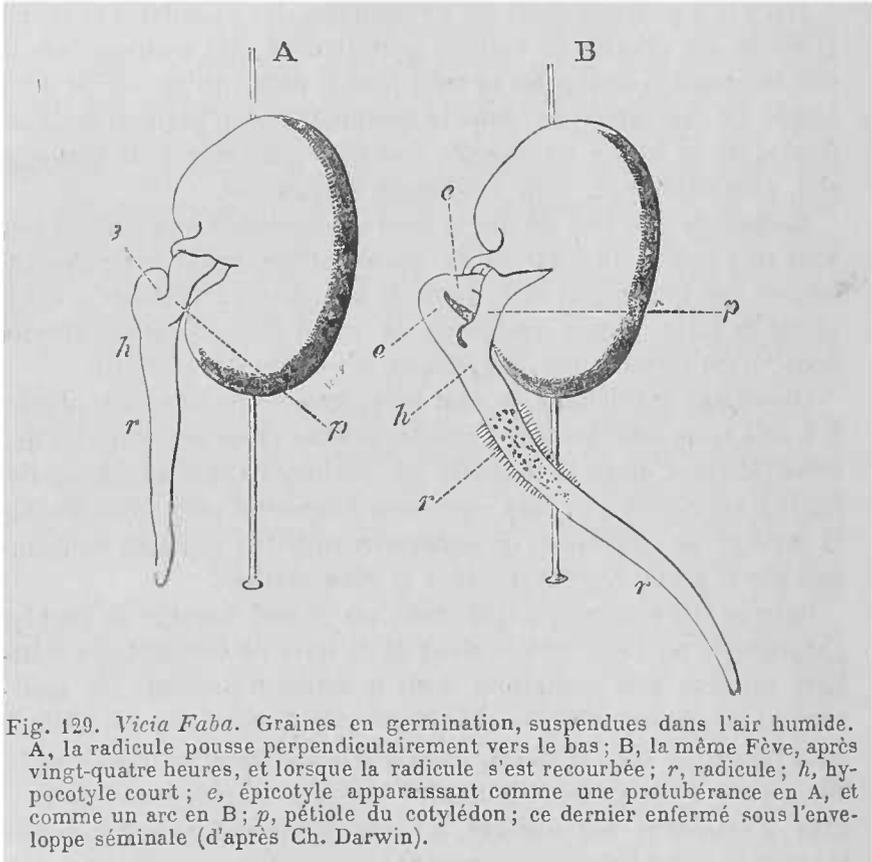


Fig. 129. *Vicia Faba*. Graines en germination, suspendues dans l'air humide. A, la radicule pousse perpendiculairement vers le bas; B, la même Fève, après vingt-quatre heures, et lorsque la radicule s'est recourbée; *r*, radicule; *h*, hypocotyle court; *e*, épicotyle apparaissant comme une protubérance en A, et comme un arc en B; *p*, pétiole du cotylédon; ce dernier enfermé sous l'enveloppe séminale (d'après Ch. Darwin).

à se courber en bas et à s'arquer, tendance devenue héréditaire dans beaucoup de plantes.

Elle se montre même dans des cas où elle n'est manifestement d'aucune utilité pour la plante.

D'après Darwin, « l'incurvation, à quelque cause qu'elle soit due, est le résultat de la circumnutation modifiée par suite d'un accroissement plus considérable sur le côté concave de l'organe; un tel accroissement n'est que temporaire, l'organe se redresse toujours dans la suite sous l'influence de l'accroissement plus consi-

dérable sur le côté concave. » Une fois que la courbure est formée, la circumnutation est due, d'après Wiesner, à ce que chaque branche de l'axe s'accroît alternativement pendant un certain laps de temps plus vite que l'autre, ce qui porte le sommet de la courbure tantôt dans une direction, tantôt dans l'autre, mais toujours du côté opposé à la branche dans laquelle l'accroissement atteint son maximum d'intensité.

Après que les épicotyles ou les hypocotyles courbés se sont redressés, ils continuent manifestement à circumnuter, en décrivant des ellipses anguleuses. Dans beaucoup de plantes, après le redressement, l'hypocotyle est entraîné, en hiver, dans le sol soit par un plissement et une contraction de ses tissus qui le rendent plus court, soit par suite d'une traction exercée par la racine à la suite de la contraction de ses cellules parenchymateuses.

Darwin n'a pas recherché si les hypocotyles et les épicotyles courbés en axe jouissent de la sensibilité au contact, à la lumière, à l'humidité, à la gravitation, etc., que présentent les extrémités radiculaires. Il est probable que cette sensibilité existe et qu'elle joue un rôle important dans la marche de l'organe arqué à travers le sol. La seule chose que l'on sache bien, c'est que les hypocotyles et les épicotyles sont nettement héliotropiques et apogéotropiques.

Darwin résume de la façon suivante, et sous forme d'une comparaison facilement compréhensible, « les mouvements propres aux hypocotyles et aux épicotyles dans les semis, lorsqu'ils sortent de terre, et immédiatement après leur sortie. Supposons qu'un homme soit renversé sur les mains et sur les genoux, en même temps que sur un côté, par une charge de paille qui l'écrase. Il s'efforcera d'abord de redresser verticalement son corps encore courbé, et en même temps il s'agitiera dans toutes les directions pour se délivrer de la pression environnante; cette comparaison peut représenter les effets combinés de l'apogéotropisme et de la circumnutation lorsqu'une graine est semée de façon que l'épicotyle ou l'hypocotyle arqué sorte d'abord dans un plan horizontal ou incliné. L'homme, en s'agitant encore, élèvera alors aussi haut qu'il le pourra son corps courbé, ce qui peut représenter la croissance et la circumnutation continues de l'hypocotyle ou de l'épicotyle arqué, avant que cet organe ait atteint la surface du sol. Dès que cet homme se trouvera tout à fait libre, il élèvera

la partie supérieure de son individu, en demeurant toujours à genoux et en continuant à s'agiter. Cette dernière action peut représenter à la fois l'inclinaison vers le bas de la branche basilaire de l'axe qui, dans la plupart des cas, aide à la sortie des cotylédons hors des enveloppes séminales brisées et rejetées, et le redressement subséquent de l'hypocotyle ou de l'épicotyle tout entier, la circumnutation continuant encore à se produire. » Nous pouvons ajouter que, le sommet de l'axe hypocotylaire ou épicylaire étant sensible, il pourra, comme l'homme, subir des impressions indicatrices des parties les plus faibles ou les plus résistantes du sol, impressions qui dirigeront ses efforts à travers les obstacles à surmonter.

Les mouvements des cotylédons ont été étudiés avec beaucoup de soin par Darwin. Il insiste d'abord sur ce fait, que les cotylédons de toutes les plantes qu'il a observées offrent un mouvement incessant de bas en haut, puis de haut en bas. Dans quelques plantes, comme le *Mimosa pudica* et le *Lotus jacobæus*, il ne se produit, en vingt-quatre heures qu'un seul mouvement vers le bas, suivi d'un mouvement vers le haut, tandis que dans d'autres plantes, on observe en vingt-quatre heures un nombre beaucoup plus considérable de mouvements alternatifs de descente et d'ascension. Les cotylédons de l'*Oxalis rosea* font sept fois les deux mouvements en vingt-quatre heures; ceux de l'*Ipomœa carulea* les accomplissent treize fois en seize heures dix-huit minutes. Il arrive fréquemment que l'un des cotylédons se meut vers le bas, tandis que l'autre se meut vers le haut; ce phénomène est particulièrement manifeste dans l'*Oxalis Sensitiva*. Darwin fait ensuite remarquer que les mouvements d'ascension et de descente des cotylédons ne s'accomplissent jamais dans un plan vertical, mais que ces organes décrivent des ellipses plus ou moins étroites, de sorte « que l'on peut sans crainte dire que les cotylédons ont circumnuté. Les cotylédons de certaines plantes, ceux du Chou et de la Tomate par exemple, se déplacent latéralement à droite et à gauche, en même temps qu'ils s'élèvent et s'abaissent, de sorte que l'ellipse décrite pendant la totalité d'un mouvement d'ascension et de descente est tracée par une ligne en zigzag.

D'après les observations de Darwin, les mouvements d'ascension et de descente des cotylédons sont en connexion avec les alternances périodiques de lumière et d'obscurité. Les cotylédons de la plupart des semis sont horizontaux au milieu du jour, ils

s'élèvent pendant l'après-midi et la soirée, continuent à se redresser pendant la nuit, au point de devenir, dans quelques plantes, presque verticaux et de se mettre au contact l'une avec l'autre; dans la matinée ils s'abaissent. Dans quelques plantes, les cotylédons, au lieu de s'élever, s'abaissent pendant la nuit. Dans le genre *Oxalis* on trouve des espèces chez lesquelles ils s'élèvent et d'autres chez lesquelles ils s'abaissent dans la nuit. Quelle que soit la situation qu'ils prennent pendant l'obscurité, on peut considérer cette situation comme une position de sommeil analogue à celle que nous étudierons dans les feuilles.

Les cotylédons de toutes les plantes se montrent très sensibles à la lumière; ils sont héliotropiques, c'est-à-dire qu'ils offrent une tendance très manifeste à se diriger vers la lumière. Mais ils sont en même temps sensibles aux variations d'intensité de la lumière; ces variations troublent très visiblement leurs mouvements. Darwin a observé, par exemple, que « les cotylédons de *Beta vulgaris*, *Solanum Lycopersicum*, *Cerithe major* et *Lupinus luteus*, placés dans l'obscurité, se courbaient vers le bas pendant l'après-midi et le commencement de la nuit, au lieu de s'élever comme ils l'auraient fait s'ils avaient été exposés à la lumière. »

Cependant, chez un très grand nombre de plantes, les variations de la lumière ne modifient que très peu les mouvements des cotylédons lorsque ceux-ci sont restés exposés aux conditions normales pendant un certain temps. On peut en conclure que les mouvements des cotylédons sont placés en grande partie sous l'influence de l'hérédité et de l'habitude.

Nous signalerons, à propos des feuilles, des phénomènes qui mettront encore mieux en relief l'influence de l'habitude sur certains mouvements des végétaux.

Dans quelques plantes, Darwin a constaté la sensibilité des cotylédons au contact. « Des cotylédons de *Cassia Tora*, étalés horizontalement, furent tous deux frappés avec une baguette très mince pendant trois minutes, ils formèrent ensemble un angle de 90 degrés, de sorte qu'ils s'étaient élevés chacun de 45 degrés. Un seul cotylédon d'un autre semis fut frappé de la même manière pendant une minute, et il s'éleva de 27 degrés en neuf minutes; après huit autres minutes il s'était élevé de 10 degrés de plus; le cotylédon opposé, qui n'avait pas été frappé, ne se mit que légèrement. Les cotylédons, dans tous les cas, revenaient à la position horizontale en moins d'une demi-heure. Le pulvinus

est la partie la plus sensible ; car, en piquant légèrement trois cotylédons en ce point avec une épine, on les faisait élever verticalement ; mais nous trouvâmes aussi le limbe sensible, en ayant soin de ne pas toucher le pulvinus. Des gouttes d'eau, placées délicatement sur ces cotylédons, ne produisaient aucun effet ; mais un très mince filet d'eau, projeté au moyen d'une seringue, les

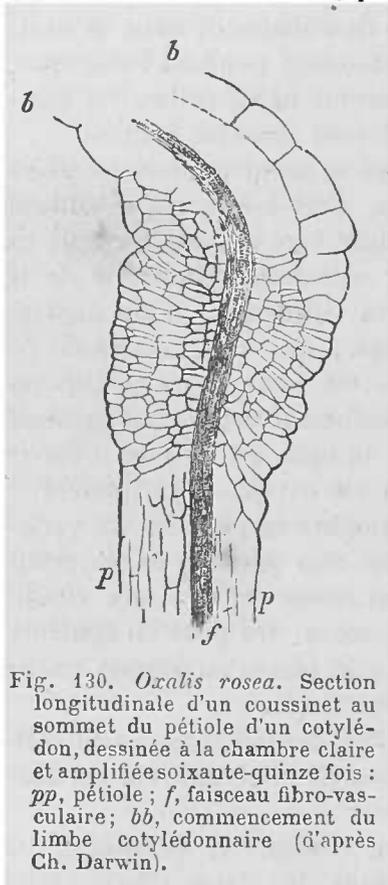


Fig. 130. *Oxalis rosea*. Section longitudinale d'un coussinet au sommet du pétiole d'un cotylédon, dessinée à la chambre claire et amplifiée soixante-quinze fois : pp, pétiole ; f, faisceau fibro-vasculaire ; bb, commencement du limbe cotylédonnaire (d'après Ch. Darwin).

faisait mouvoir vers le haut. Quand un pot contenant des semis était rapidement frappé avec une baguette et par conséquent ébranlé, les cotylédons s'élevaient légèrement. Si une petite goutte d'acide nitrique était placée sur les deux pulvinus d'un semis, les cotylédons s'élevaient si rapidement, qu'on pouvait facilement les voir marcher ; ils commençaient à tomber presque immédiatement après ; mais les coussinets avaient été brûlés et étaient devenus bruns.»

Darwin fait remarquer qu'il existe un rapport manifeste entre la sensibilité des cotylédons et leur habitude de sommeiller pendant la nuit, en ce sens que la plupart des cotylédons qui se montrent sensibles au contact sommeillent, mais il existe des plantes dont les cotylédons sommeillent, sans offrir la moindre sensibilité. Les cotylédons de certaines plantes se montrent sensibles à la lumière, tandis qu'ils ne le sont pas

au contact. Il a constaté encore que, chez certaines plantes dont les feuilles sont très sensibles. par exemple le *Mimosa pudica*, les cotylédons ne le sont que fort peu ou même pas du tout. Dans un grand nombre de cotylédons, la partie la plus sensible est le *coussinet*, ou renflement situé au sommet du pétiole, près du limbe et formé de cellules beaucoup plus petites que les autres et dépourvues de chlorophylle. Nous reviendrons, à propos des feuilles, sur le rôle qui a été attribué à cette partie dans les mouvements des feuilles ; ce que nous en dirons s'appliquant aux

coussinets des cotylédons, nous éviterons ainsi des redites inutiles.

De même que les racines, les tiges follières, les axes floraux et les cotylédons, les feuilles de toutes les plantes observées ont présenté à Darwin des mouvements de circumnutation manifestes, mais qui se transforment très fréquemment soit en mouvements périodiques de sommeil, ou mouvements nyctitropiques, soit en mouvements héliotropiques.

D'expériences faites sur un grand nombre de genres appartenant aux divers groupes de Phanérogames et de Cryptogames vasculaires, Darwin conclut qu'« il ne serait pas téméraire d'affirmer que les feuilles de toutes les plantes circumnutent pendant leur croissance »; il ajoute que « le mouvement a généralement son siège principal dans le pétiole et dans le limbe ou dans le limbe seul, » et que « la distance parcourue n'est jamais bien grande. » D'après ses observations « le mouvement principal s'exerce dans un

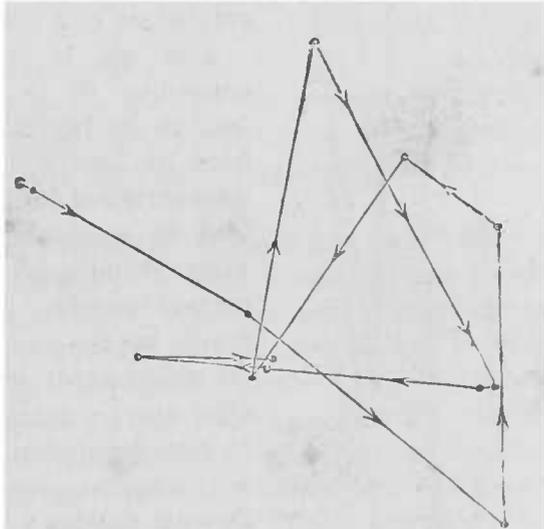


Fig. 131. *Trifolium resupinatum*. Circumnutation de la tige, relevée sur un verre vertical, le 3 novembre, de neuf heures trente du matin à quatre heures trente du soir. Tracé peu amplifié et réduit ici de moitié. Plante faiblement éclairée par le haut (d'après Ch. Darwin).

plan vertical, mais, comme les lignes ascendantes et descendantes ne coïncident jamais, il y a toujours un certain mouvement latéral qui donne naissance à des ellipses irrégulières. Le mouvement peut donc prendre le nom de circumnutation : tous les organes circumnutants tendent, en effet, à décrire des ellipses, ce qui revient à dire que la croissance sur un point est suivie d'un accroissement sur un point presque, mais non tout à fait opposé. »

Darwin ajoute : « Un des faits les plus intéressants parmi ceux qui sont relatifs à la circumnutation des feuilles, est la périodicité de leurs mouvements. Souvent, et même généralement, elles s'élèvent un peu dans la soirée et au commencement de la nuit, pour redescendre le lendemain matin... On peut à peine douter,

nous le montrerons plus loin, que cette périodicité ne soit déterminée par les alternances journalières de lumière et d'obscurité...

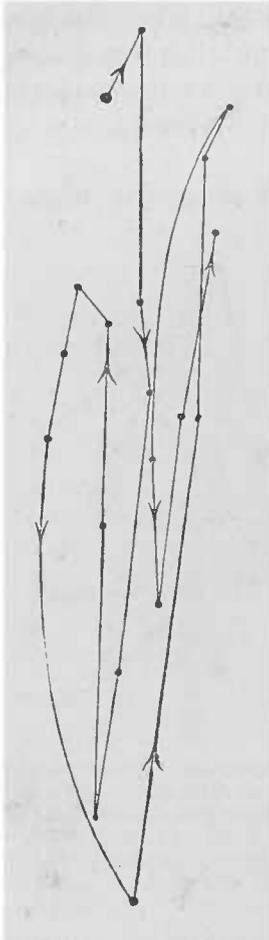


Fig.132. *Lupinus speciosus* ; circumnutation d'une feuille relevée sur un verre vertical, de dix heures quinze minutes matin, à cinq heures quarante-cinq soir, c'est-à-dire pendant six heures trente minutes (d'après Ch. Darwin).

Ce fait, que les feuilles et les cotylédons s'élèvent fréquemment, et même généralement, le soir, pour redescendre le matin, est d'un grand intérêt, car il nous indique l'origine d'où sont sortis les mouvements spéciaux, de sommeil dans beaucoup de feuilles et de cotylédons non munis de pulvinus. »

Ainsi que le fait remarquer Darwin, la constance de la circumnutation dans les feuilles des végétaux et la périodicité régulière de l'accroissement de ce mouvement dans certaines directions déterminées permettent de comprendre facilement les mouvements périodiques de sommeil qu'offrent un certain nombre de plantes. Pour qu'une feuille acquière les mouvements de sommeil, ou mouvements nyctitropiques, il suffit en effet que les accroissements périodiques de la circumnutation dans certaines directions acquièrent une importance assez grande pour devenir visibles à un observateur même peu attentif. Darwin ne considère comme mouvements nyctitropiques que ceux par lesquels « les feuilles amènent la nuit leurs limbes dans une position, soit verticale, soit éloignée de moins de 30 degrés de la verticale, c'est-à-dire d'au moins 60 degrés au-dessus ou au-dessous de l'horizon. »

Quoique réellement arbitraire, la limite établie par Darwin aux mouvements nyctitropiques est expliquée par des considérations importantes. Il admet que ces mouvements ont surtout pour résultat de mettre les limbes des feuilles ou des cotylédons à l'abri d'une

trop grande radiation ; or, celle-ci atteignant son maximum d'intensité quand les feuilles sont horizontales, il fait remarquer que, « quand le limbe se rapproche de 30 degrés de la verticale, la partie de sa surface qui demeure dirigée la nuit vers le zénith

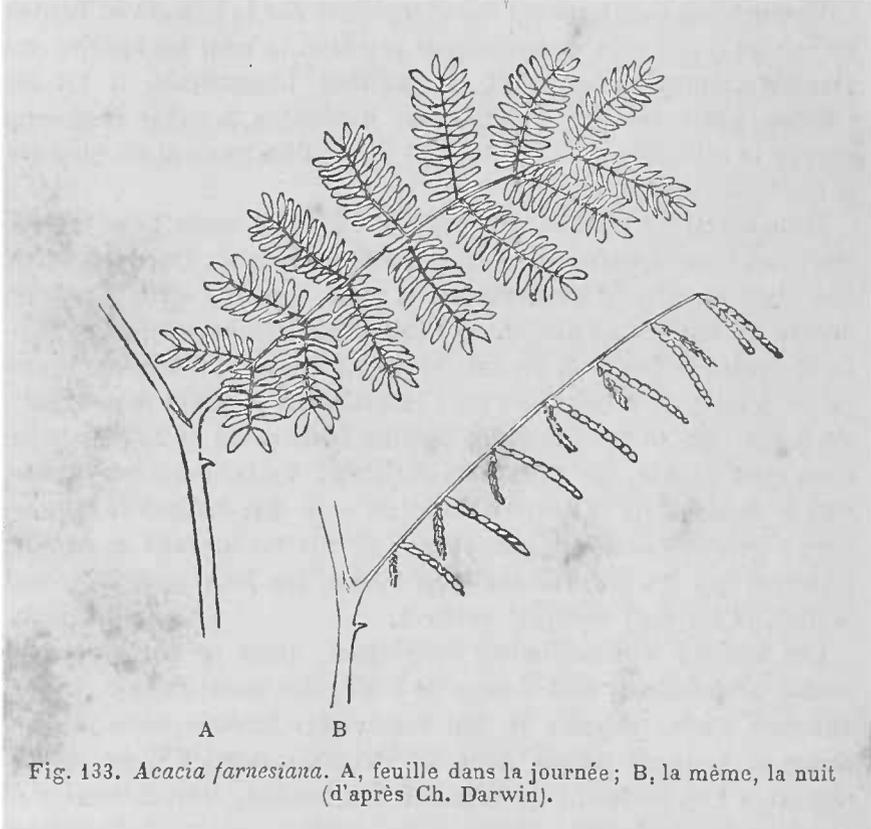
et qui souffre de la radiation, représente tout au plus la moitié de celle qui subirait les mêmes effets si le limbe était horizontal. » Il en est de même quand les feuilles s'abaissent de 30 degrés au-dessous de l'horizon. Cela explique pourquoi certaines feuilles s'abaissent, tandis que d'autres s'élèvent pendant le sommeil. Dans les deux cas, en effet, l'avantage retiré par la feuille de sa position de sommeil est le même ; dans les deux cas, en prenant cette position, elle diminue la radiation de sa face supérieure.

Les expériences de Darwin démontrent d'une façon péremptoire l'influence des mouvements nyctitropiques sur la radiation. Toutes les fois qu'il prit soin de maintenir pendant la nuit les feuilles des plantes sommeillantes dans la position horizontale, il vit les plantes, ainsi dérangées dans leurs habitudes, souffrir beaucoup plus de la radiation que celles dont les feuilles avaient pu prendre la position verticale.

Dans certaines plantes, les feuilles s'élèvent assez pour mettre leurs faces supérieures au contact l'une de l'autre. Darwin admet que, dans ce cas, le mouvement a pour but non seulement de mettre les feuilles à l'abri de la radiation, mais encore de les protéger contre le froid. Il en est de même quand les folioles d'une même feuille se recouvrent en s'imbriquant pendant le sommeil, ainsi que cela se voit dans les feuilles composées de la *Sensitive*. Dans cette plante, les folioles s'inclinent toutes successivement vers le sommet de la feuille, de façon à ce que les paires successives s'imbriquent en se recouvrant et en recouvrant le pétiole principal qui les porte. Dans le *Marsilea*, les folioles ne forment la nuit qu'un seul bouquet vertical.

Les feuilles sommeillantes emploient, pour se protéger, soit contre la radiation, soit contre le froid, des mouvements dont la direction varie, comme le fait remarquer Darwin, avec chaque plante et souvent même avec les diverses parties d'un même végétal. « Les positions de sommeil des feuilles, écrit-il, sont à la vérité variées presque à l'infini : ces organes peuvent se diriger verticalement vers le haut ou vers le bas, ou, si ce sont des folioles, vers l'extrémité ou la base de la feuille, ou prendre toute position intermédiaire. Ils tournent souvent sur leur axe, jusqu'à décrire un arc de 90 degrés. Les feuilles qui se trouvent placées, dans la même plante, sur des branches verticales ou sur des branches horizontales, ou plus inclinées, ont quelquefois des mouvements tout à fait différents. C'est ce qui se passe dans les

genres *Porlieria* et *Strephium*. L'aspect tout entier de certaines plantes subit la nuit des changements remarquables, comme dans le genre *Oxalis* et encore plus fortement dans le genre *Mimosa*. Un arbuste d'*Acacia farnesiana* paraît la nuit couvert de petites cordes au lieu de feuilles. Si on laisse de côté quelques genres que nous n'avons pas vus nous-même, et au sujet desquels nous conservons des doutes, et quelques autres dont les feuilles tournent la nuit sur leurs axes, mais sans monter ni descendre, il reste trente-sept genres dont les feuilles ou les folioles s'élèvent, pour



se diriger souvent en même temps vers l'extrémité ou la base de la feuille, et trente-deux genres dont les feuilles ou les folioles descendent la nuit. »

Ce n'est pas seulement la position prise pendant le sommeil, par les feuilles ou les folioles, qui varie d'une plante à l'autre, mais encore la partie de la feuille ou de la foliole dans laquelle le mouvement s'effectue et la direction dans laquelle il se produit.

Dans la majorité des feuilles, c'est le pétiole qui est le siège du mouvement nyctitropique ; souvent même c'est seulement une portion du pétiole formant un renflement dont nous avons déjà parlé au sujet des cotylédons et qui est connu sous le nom de *coussinet* ou *pulvinus*. Chez la *Sensitive*, par exemple, le mouvement a son siège dans le coussinet situé à la base du pétiole. Dans les *Bauhinia*, le limbe se meut aussi d'une façon manifeste ; pendant

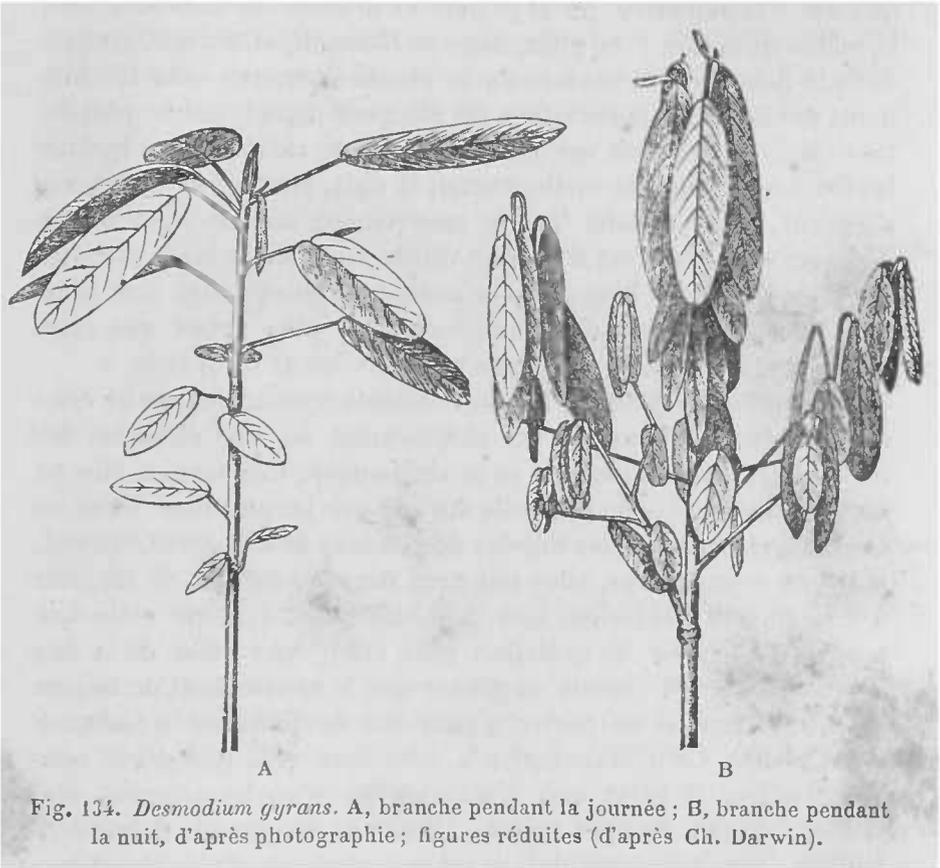


Fig. 134. *Desmodium gyrans*. A, branche pendant la journée ; B, branche pendant la nuit, d'après photographie ; figures réduites (d'après Ch. Darwin).

la nuit, les deux moitiés de la feuille s'élèvent et se mettent en contact l'une avec l'autre. Darwin a constaté que, dans quelques plantes, le pétiole se meut pendant la nuit dans une direction, tandis que le limbe se meut dans une autre. « Ainsi, dit-il, dans trois genres de Phaséolées, les folioles se dirigeaient la nuit verticalement vers le bas, et les pétioles s'élevaient dans deux d'entre eux, tandis qu'ils s'abaissaient dans le troisième. Des espèces du même genre diffèrent souvent entièrement par les mouvements

de leurs pétioles. Bien plus, dans la même plante de *Lupinus pubescens*, quelques pétioles s'élevaient de 30 degrés, d'autres de 6 degrés seulement, tandis que quelques-uns s'abaissaient de 4 degrés.» Dans le *Desmodium gyrans*, les mouvements nyctitropiques des pétioles et des limbes s'effectuent dans des directions absolument opposées : les pétioles s'élèvent pendant la nuit, tandis que les limbes s'abaissent. Le résultat final est cependant le même que dans la *Sensitive*, où le pétiole et le limbe se meuvent dans la même direction ; en effet, dans le *Desmodium gyrans*, comme dans la *Sensitive*, la surface de la plante se trouve considérablement diminuée, et la radiation est atténuée dans la même proportion. Mais Darwin fait remarquer avec juste raison que, « lorsque les folioles descendent verticalement la nuit, tandis que les pétioles s'élèvent, il est certain que le mouvement ascensionnel de ces derniers organes n'est d'aucune utilité pour les folioles et ne les aide pas à prendre leur position nocturne, puisqu'elles sont ainsi forcées de parcourir un angle beaucoup plus grand que celui qu'elles auraient à décrire sans ce mouvement du pétiole. »

Dans quelques plantes, les mouvements nyctitropiques ne consistent pas seulement en un abaissement ou une élévation des feuilles ou des folioles ; il se produit encore une torsion plus ou moins considérable de la feuille sur son axe longitudinal. Dans les *Cassia*, par exemple, les folioles descendent le soir verticalement, mais, en même temps, elles tournent sur elles-mêmes, de manière à diriger vers l'extérieur leur face inférieure. Comme cette face jouit d'un pouvoir de radiation plus faible que celui de la face supérieure, il est permis de penser que le mouvement de torsion dont nous venons de parler a pour but de diminuer la radiation de la plante. Ce mouvement n'a d'ailleurs rien qui doive nous surprendre ; il n'est que l'exagération d'un mouvement plus faible, très peu marqué même, offert par un grand nombre de feuilles dont la circumnutation est accompagnée d'une légère torsion par laquelle elles dirigent leur limbe tantôt d'un côté, tantôt de l'autre. Dans tous les cas où les mouvements de torsion se produisent, ils ont pour siège un coussinet.

Le *Desmodium gyrans* est l'une des plantes dans lesquelles la complexité des mouvements atteint son plus haut degré. Nous avons déjà dit que, pendant la nuit, le pétiole s'élève, tandis que le limbe s'abaisse très fortement. A la base de ce dernier, se trouvent deux petites folioles rudimentaires, représentant les vestiges

de folioles beaucoup plus développées qui existent dans d'autres espèces du même genre. Ces folioles tournent constamment sur leur axe, de manière à présenter successivement leur face supérieure à tous les points de l'horizon. La grande foliole, de son côté, accomplit un mouvement analogue, mais beaucoup moins prononcé.

Nous croyons inutile d'insister davantage sur cet ordre de faits. Il est facile de s'en rendre compte en admettant, avec Darwin, que tous les mouvements dont nous venons de parler ne sont que des mouvements de circumnutation modifiés, rendus périodiques et plus intenses. Je me bornerai à ajouter que, d'après ses

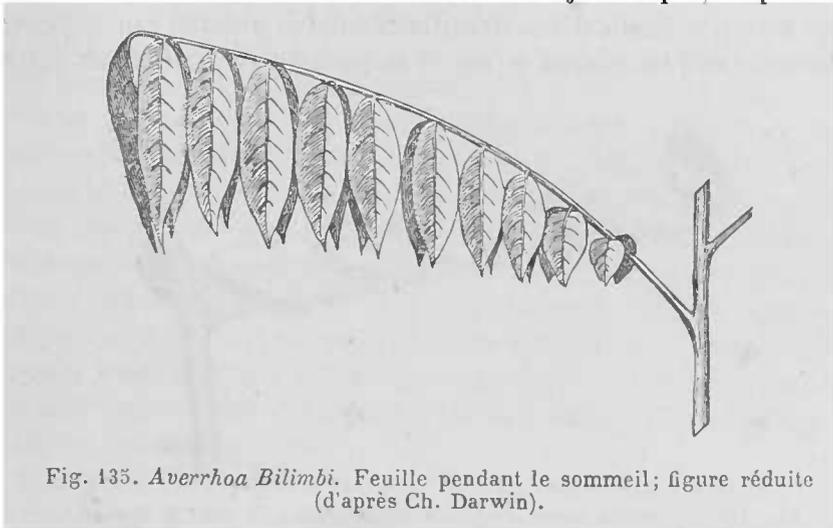


Fig. 135. *Aerrhoa Bilimbi*. Feuille pendant le sommeil; figure réduite (d'après Ch. Darwin).

observations, lorsque la nuit arrive, les mouvements de circumnutation des feuilles sommeillantes se simplifient en même temps qu'ils augmentent d'intensité; il semble que la force employée pendant le jour à la production d'un mouvement aussi varié que celui de la circumnutation soit concentrée tout entière, au moment du sommeil, vers une action unique de laquelle résulte le mouvement nyctitropique.

Quoi qu'il en soit de cette explication, toute plante sommeillante se meut pendant toute la durée des vingt-quatre heures, et le sommeil n'est toujours que l'exagération du mouvement de circumnutation dans une seule d'un petit nombre de directions que ce mouvement affecte pendant le reste du temps. « Quieonque, dit Darwin, n'aurait jamais observé d'une manière suivie une plante sommeillante supposerait naturellement que les feuilles se

meuvent seulement dans la soirée, pour prendre leur position de sommeil, et le matin pour s'ouvrir. Mais ce serait là une erreur complète, car nous n'avons pas trouvé une seule exception à la loi qui veut que les feuilles sommeillantes continuent à se mouvoir pendant toute la durée des vingt-quatre heures ; seulement ce mouvement est beaucoup plus fort lorsqu'elles prennent leur position de veille ou de sommeil qu'à tout autre moment. »

Francis Darwin a signalé dans la *Sensitive* une sorte de mouvements qui ressemble assez bien à ceux que font les animaux pendant les rêves. « J'étais, dit-il, assis tranquillement dans la serre une nuit, attendant l'heure de faire une observation, quand tout à coup la feuille d'une *Sensitive* tomba et s'ouvrit rapidement, puis se releva lentement et reprit sa position de nuit. Dans cette

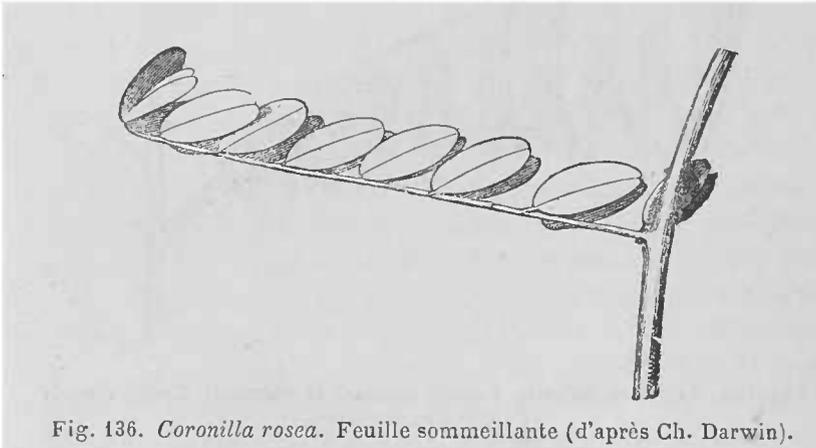


Fig. 136. *Coronilla rosea*. Feuille sommeillante (d'après Ch. Darwin).

occasion la plante se comporta exactement comme si elle avait été touchée à son point sensible. Il est à croire que quelque excitation intérieure produisit sur la plante la même impression qu'un excitant extérieur. De la même façon, un chien, rêvant près du feu, jappera et remuera les jambes, comme s'il chassait un lapin véritable au lieu d'un lapin imaginaire.»

Nous devons maintenant nous demander à quelles causes il faut attribuer les mouvements nyctitropiques des feuilles, quels agents extérieurs activent ou diminuent leur intensité et quels phénomènes physiques ou chimiques, se produisant dans les organes mobiles, peuvent servir à les expliquer.

En premier lieu, après les expériences de divers physiologistes et surtout après celles de Pfeffer, il est impossible de nier que la

périodicité des mouvements nyctitropiques soit due à l'alternance quotidienne du jour et de la nuit. Quelles que soient les autres conditions extérieures, c'est toujours à l'entrée de la nuit et au lever du jour que se produisent les mouvements étendus qui méritent seuls l'épithète de *nyctitropiques*.

Cependant, les mouvements de sommeil ou de réveil ne se produisent jamais brusquement, et les feuilles sommeillantes n'atteignent le maximum de leur élévation ou de leur abaissement qu'un certain temps après la tombée de la nuit, de même que c'est seulement un certain nombre d'heures après le lever du jour qu'elles atteignent la position opposée. Dans la *Sensitive*, les pétioles principaux et les folioles n'atteignent le maximum de leur position nocturne que vers deux heures du matin ; elles commencent alors graduellement à s'abaisser ; le pétiole principal et les pétioles secondaires conservent, pendant toute la journée, une position presque horizontale ; les pétioles secondaires sont écartés les uns des autres ; les folioles sont étalées avec leur face supérieure dirigée en haut. Vers le soir, les pétioles principaux s'abaissent ; à huit heures, ils sont tout à fait inclinés en bas ; les pétioles secondaires se sont de nouveau rapprochés, les folioles se dirigent en dedans et se mettent en contact par leurs faces supérieures, mais le pétiole principal commence à se relever et atteint son maximum de redressement vers deux heures du matin, comme nous l'avons dit plus haut.

L'habitude joue un très grand rôle dans ces mouvements, car ils persistent souvent à se produire quand on soustrait la plante aux alternances périodiques du jour et de la nuit.

« Afin, dit François Darwin, de mettre à l'épreuve cette faculté de l'habitude, j'attachai l'une des extrémités d'un fil à une feuille de *Sensitive* et l'autre au pendule d'un métronome, et je placai la plante de telle façon qu'elle recevait un choc à chaque coup. Le premier choc fut cause que la feuille se ferma ; mais après quelques répétitions, elle s'y habitua, et j'eus le curieux spectacle d'une *Sensitive* très sensible qu'une série de chocs n'affectait pas. Dans la nature, c'est sans doute ce pouvoir qui permet à la plante d'endurer les chocs constants du vent. » (V. *Rev. int. des sc. biol.*, 1878, I, p. 709.)

On peut arriver à tromper, pour ainsi dire, la plante et à modifier, à l'aide d'une lumière et d'une nuit artificielles, ses mouvements nyctitropiques normaux. De Candolle a montré, par exemple,

qu'en soumettant une *Sensitive* endormie à une lumière artificielle intense, on la réveille. En Norwège, dans la région du jour continu, la *Sensitive* reste toujours dans la position qu'elle présente chez nous pendant le jour. On produit le même effet avec la lumière artificielle. Pendant les premiers jours d'exposition à cette lumière la plante effectue ces mouvements comme à l'ordinaire ; puis les mouvements deviennent de plus en plus faibles et, enfin, ils cessent tout à fait.

Certaines conditions autres que la lumière paraissent influencer d'une manière sérieuse sur les mouvements nyctitropiques. D'après Darwin, « la position des feuilles d'une plante sous l'influence de la lumière paraît agir sur l'amplitude des mouvements du pétiole. En effet, on ne pourrait invoquer aucune autre cause apparente pour expliquer pourquoi les pétioles de certaines feuilles de *Melilotus officinalis* s'élevaient de 59 degrés, tandis que le mouvement nocturne d'autres feuilles n'atteignait que 7 et 9 degrés. »

L'âge des feuilles et celui des plantes paraissent aussi exercer

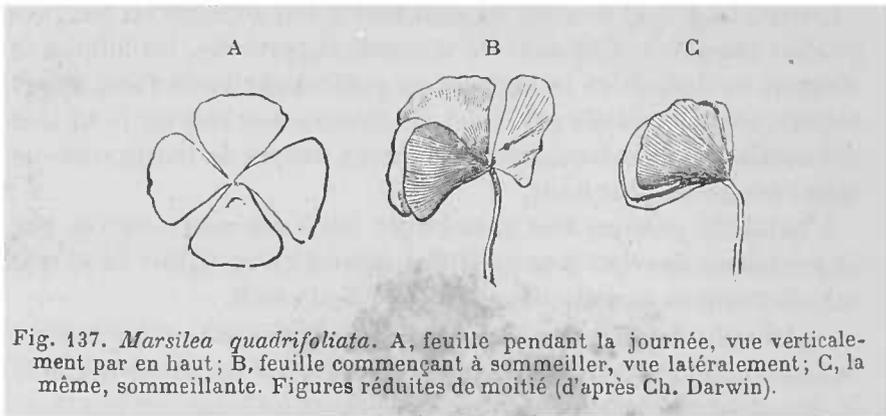


Fig. 137. *Marsilea quadrifoliata*. A, feuille pendant la journée, vue verticalement par en haut ; B, feuille commençant à sommeiller, vue latéralement ; C, la même, sommeillante. Figures réduites de moitié (d'après Ch. Darwin).

une action sérieuse sur les mouvements nyctitropiques. Darwin dit à cet égard : « Le pétiole d'une feuille assez âgée de *Desmodium gyrans* ne se redressait que de 46 degrés, tandis que d'autres plus jeunes s'élevaient verticalement. Celui d'une jeune feuille de *Cassia floribunda* s'élevait de 41 degrés, et celui d'une feuille plus âgée de 12 degrés seulement. Il est singulier de constater que l'âge de la plante exerce quelquefois une grande influence sur l'amplitude du mouvement. Ainsi, dans de jeunes semis de *Bauhinia*, les pétioles s'élevaient la nuit de 30 et 34 degrés, tandis

que les pétioles des mêmes plantes parvenues à une hauteur de 2 ou 3 pieds se mouvaient à peine. »

La température paraît exercer également une influence importante sur les mouvements nyctitropiques.

Comme ces mouvements ne se présentent que dans un certain nombre d'espèces de plantes, on doit admettre que la faculté de les produire se transmet par l'hérédité. C'est ainsi qu'on peut arriver à expliquer que tous les individus d'une même espèce sommeillent de la même façon et que la plupart des espèces d'un même genre se comportent également d'une manière à peu près identique ; par là aussi on peut expliquer le nombre très considérable de plantes à mouvements nyctitropiques que présentent certaines familles, comme les Malvacées, et surtout les Légumineuses. Dans cette dernière famille, on trouve, d'après Darwin, autant de plantes sommeillantes que dans toutes les autres réunies. Or, cette famille est l'une des plus naturelles de tout le règne végétal.

Mais dire que la faculté de produire des mouvements nyctitropiques se transmet par l'hérédité, ce n'est pas résoudre la question de leur mécanisme. Nous devons nous demander quelles sont les modifications physiques ou chimiques qui sont produites dans la plante par les changements périodiques de lumière du jour et de la nuit, et de quelle façon ces modifications entraînent le changement de position des organes nyctitropiques. Nous devons avouer que ces phénomènes sont encore fort peu connus. Comme ils ne sont qu'une exagération des mouvements de circumnutation des feuilles, il est permis de supposer que les mêmes causes déterminent les mouvements de circumnutation et les mouvements nyctitropiques, du moins quand il s'agit des feuilles adultes. Nous savons, en effet, déjà que les mouvements de circumnutation des organes jeunes sont déterminés par les alternances d'accroissement des diverses faces de ces organes, alternances dont les causes nous sont d'ailleurs inconnues ; mais, quand il s'agit des organes adultes, il faut en chercher la cause déterminante ailleurs que dans l'accroissement des cellules.

La plupart des physiologistes supposent que les mouvements nyctitropiques sont produits par une alternance de turgescence et de flaccidité des parties motrices. M. Millardet a constaté que, dans le *Mimosa pudica*, tous les changements de tension qui se produisent dans le renflement moteur intéressent plus sa face

inférieure que sa face supérieure. Le redressement nocturne peut donc être attribué à ce que, la plante absorbant pendant la nuit une grande quantité d'eau par ses racines, tandis qu'elle n'en perd pas par les feuilles, ces dernières, y compris les renflements moteurs, se gorgent d'eau, et, la turgescence atteignant son maximum au niveau de la face inférieure du renflement moteur, le pétiole se redresse. L'abaissement graduel, qui commence au lever du soleil et atteint son maximum le soir après huit heures, serait déterminé par la transpiration qui se fait au niveau des feuilles et qui augmente graduellement avec la chaleur du jour. M. Sachs suppose aussi que la chaleur peut agir directement comme agent d'excitation sur le renflement moteur pour déterminer son abaissement ; il explique ainsi l'abaissement momentané qui se produit vers midi et qui est suivi d'un certain redressement.

D'après M. P. Bert, la périodicité diurne et nocturne serait due à l'accumulation et à la destruction alternatives, dans les renflements moteurs, de la glucose, qui jouerait le rôle de substance endosmique. M. Bert invoque, à l'appui de son opinion, la présence de la glucose en plus grande quantité dans les renflements moteurs que dans le pétiole et la tige adjacente. Il suppose que la glucose fabriquée pendant le jour par les folioles s'accumule vers le soir dans les renflements moteurs, où elle attire de l'eau et détermine la tension graduelle du renflement, tension qui atteint son maximum après minuit ; la glucose se détruisant pendant la nuit et ne se reformant pas, il se produirait ensuite peu à peu une détente qui, d'abord rapide, se ralentit au lever du soleil, mais persiste jusqu'au soir ; le ralentissement qui s'effectue au lever du soleil serait dû à ce qu'alors la glucose recommence à se former ; mais, les analyses de M. Bert ne portant pas sur la quantité relative de la glucose pendant le jour et pendant la nuit, ses déductions ne sont qu'hypothétiques. M. Bert nie que l'évaporation, dont les feuilles sont le siège, joue un rôle dans le phénomène. Pour le démontrer, il a fait vivre des plantes pendant huit jours sous l'eau, et a vu les mouvements périodiques continuer, l'état nocturne commençant seulement une heure plus tôt et finissant une heure plus tard qu'à l'état normal. Il n'est pas dit cependant que la plante placée dans l'eau cesse complètement de transpirer ; nous savons, en effet, que la transpiration des animaux persiste dans l'eau, même à une température rela-

tivement peu élevée ; il suffit d'ailleurs, d'après ce que nous avons dit plus haut, d'un simple déplacement de l'eau des renflements pour déterminer des mouvements, et ce déplacement peut fort bien se produire, même lorsque la plante est plongée dans l'eau.

En résumé, nous sommes loin de pouvoir nous vanter de connaître les causes déterminantes des mouvements nyctitropiques. Bien des recherches devront encore être faites avant que cette question soit résolue d'une manière positive.

Les mouvements dont nous venons de parler ne sont pas les seuls que la lumière soit susceptible de déterminer dans les feuilles. Nous savons déjà que les organes axiles, surtout quand ils sont en voie d'accroissement, ont une tendance manifeste et commune à toutes les plantes à se diriger vers la lumière, à aller pour ainsi dire au-devant d'elle, et nous savons que ce phénomène a été désigné sous le nom d'*héliotropisme*. L'héliotropisme diffère du nyctitropisme par ce fait capital, qu'il dépend de la direction des rayons lumineux, tandis que le nyctitropisme est placé sous l'influence de l'intensité de la lumière et particulièrement des variations périodiques de cette intensité. Les mouvements héliotropiques cessent quand la plante est mise dans l'obscurité, pour reparaitre quand on la replace à la lumière, tandis que les mouvements nyctitropiques se produisent dans l'obscurité comme à la lumière ; pour les faire cesser, il faut laisser la plante, pendant plusieurs jours au moins, dans une obscurité complète.

Dans les organes axiles, l'héliotropisme est, je le répète, caractérisé par ce fait, que le sommet de l'organe va pour ainsi dire au-devant des rayons lumineux. Si, par exemple, la plante pousse dans une chambre ne recevant la lumière que par un seul œil-de-bœuf latéral, le sommet de la plante se dirige vers l'œil-de-bœuf, et, si la plante jouit de la propriété d'acquérir une grande longueur, comme c'est le cas des haricots, du houblon, etc., son sommet finira par atteindre l'œil-de-bœuf, et le traversera, pour se porter au dehors, comme s'il voulait atteindre le soleil, qui lui envoie la lumière. C'est ce phénomène qui a reçu le nom d'*héliotropisme positif*.

Nous savons encore que certains organes axiles, au lieu de se diriger vers la lumière, se portent en sens contraire, ce qui constitue l'*héliotropisme négatif* ou *aphéliotropisme*. Parmi les organes

aphéliotropiques, nous nous bornerons à citer la plupart des racines normales ou adventives.

Quelques feuilles modifiées sont aphéliotropiques. Darwin cite la vrille du *Bignonia capreolata* comme très remarquable à cet égard. En une seule journée, deux vrilles qui se dirigeaient d'abord vers le haut et qui furent exposées à une lumière latérale avaient pris une position telle, que leurs sommets étaient dirigés vers un point tout à fait opposé à celui par lequel venaient les rayons lumineux ; pendant la nuit, ils firent un léger mouvement en sens contraire ; mais, dès le lendemain matin, ils se portèrent de nouveau dans une direction opposée à celle de la lumière.

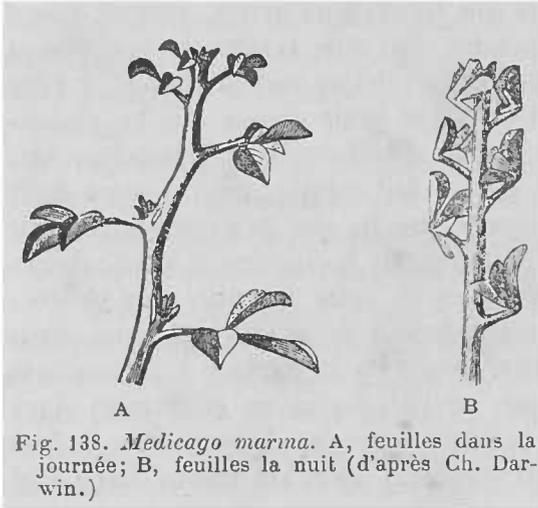


Fig. 138. *Medicago marma*. A, feuilles dans la journée; B, feuilles la nuit (d'après Ch. Darwin.)

Quelques feuilles sont héliotropiques dans le véritable sens du mot, c'est-à-dire qu'elles dirigent leur extrémité au-devant des rayons lumineux. Cela est vrai surtout des feuilles étroites et jeunes, mais c'est en réalité une exception.

Les cotylédons des Graminées sont nettement héliotropiques, et obéissent même à une lumière d'une très faible

intensité. Darwin en donne pour preuve l'exemple suivant, qui est en effet aussi démonstratif que possible :

« Un pot de semis de *Phalaris canariensis*, levés dans l'obscurité, fut placé dans une pièce complètement obscure, à une distance de 3^m,60 d'une très petite lampe. A trois heures, les cotylédons avaient une incurvation douteuse vers la lumière, et, sept heures quarante après le commencement de l'expérience, ils étaient tous nettement, bien que légèrement, courbés vers la lampe. Cependant, à cette distance de 3^m,60, la lumière était si faible, qu'on ne pouvait voir les semis eux-mêmes, ni lire les grands chiffres romains tracés sur le cadran d'une montre. On ne pouvait pas davantage apercevoir la trace d'un crayon sur le papier, et c'est tout au plus si l'on pouvait distinguer une ligne tracée à l'encre de Chine. Nous fûmes surtout surpris en voyant qu'un crayon ne

portait sur du papier blanc aucune ombre visible ; cependant les semis subissaient l'action de ce faible excès de lumière sur une de leurs faces, excès que l'œil humain ne pouvait percevoir. Dans un autre cas, l'action fut exercée par une lumière encore plus faible, car quelques cotylédons de *Phalaris* s'inclinèrent légèrement vers la même lampe placée à une distance de 6 mètres ; à

cette distance, on ne pouvait voir une tache de 2^{mm},29 de diamètre, faite à l'encre de Chine sur du papier blanc, et c'est à peine si l'on apercevait une tache de même nature ayant 3^{mm},56 de diamètre. Ce-

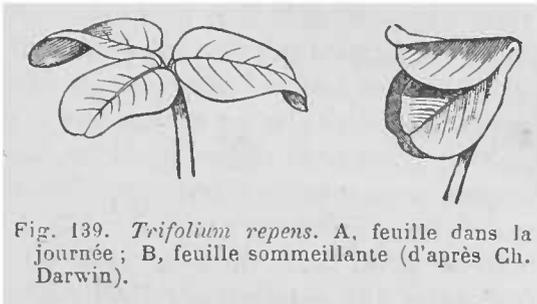


Fig. 139. *Trifolium repens*. A, feuille dans la journée ; B, feuille sommeillante (d'après Ch. Darwin).

pendant une tache de la grandeur que nous indiquons paraît très grande à la lumière ordinaire. » Darwin rappelle à ce propos que, dans une expérience de Strasburger, des spores d'*Hæmatococcus* se dirigeaient vers une lumière qui permettait à peine la lecture de caractères d'imprimerie de grandeur moyenne.

Cependant la plupart des feuilles normales présentent une forme particulière d'héliotropisme, tout à fait distincte de celle dont nous venons de parler, signalée et bien étudiée par Franck, qui lui a donné le nom d'héliotropisme transversal ou diahéliotropisme. Il consiste en ce que les feuilles se placent de telle sorte que la face supérieure coupe perpendiculairement les rayons lumineux et en reçoive une quantité aussi considérable que possible. Dans les plantes qui poussent en plein air, les feuilles se disposent d'ordinaire plus ou moins horizontalement, parce que c'est dans cette position qu'elles reçoivent le maximum de rayons lumineux. C'est ce qui explique l'ombre intense qui règne sous les arbres ; toutes leurs feuilles sont plus ou moins horizontales par rapport à la terre et transversales par rapport aux rayons du soleil, c'est-à-dire qu'elles coupent ces rayons et interrompent leur marche vers le sol. Les feuilles sont, du reste, incitées à prendre cette position non seulement par le diahéliotropisme, mais encore par l'épinastie dont nous avons déjà parlé (p. 398). Pour rendre le diahéliotropisme très manifeste, il suffit de faire pousser une plante, et particulièrement une plante grimpante, comme le houblon, sur une fenêtre : toutes les feuilles se montrent, au bout de

peu de temps, disposées de telle sorte que leur sommet est dirigé vers le bas, et la face supérieure vers le dehors, de manière à recevoir les rayons lumineux qui viennent du soleil, tandis que leur face inférieure regarde le fond obscur de la chambre. Le lierre, le houblon, la vigne, etc., que l'on fait pousser contre un mur, ont toujours les faces supérieures de leurs feuilles dirigées vers la lumière et la face inférieure vers le mur. Le diahéliotropisme est très manifeste dans les semis dont les cotylédons sont appliqués l'un contre l'autre, au moment de leur sortie des enveloppes séminales; ils ne tardent pas à s'écarter et à prendre une position horizontale telle que leur face supérieure reçoive un nombre aussi considérable que possible de rayons lumineux, tandis que les faces inférieures regardent le sol et ne reçoivent aucune lumière. Il est facile de démontrer que ce n'est pas seulement l'épinastie qui détermine cette position. Si l'on place des semis qui ont poussé en plein air et dont les cotylédons sont horizontaux dans une chambre éclairée par une seule fenêtre, on ne tarde pas à constater le phénomène suivant : les hypocotyles, qui sont très héliotropiques, s'inclinent fortement vers la lumière, en entraînant les cotylédons, dont les faces supérieures sont encore exposées, quoique verticales, aux rayons lumineux; que l'on fixe les hypocotyles de façon à les empêcher d'obéir à l'héliotropisme, et l'on voit les cotylédons se mouvoir de manière à exposer leurs faces supérieures aux rayons lumineux. « Si tous deux, dit Darwin, sont placés dans la ligne que suit la lumière en entrant, celui qui est le plus éloigné de la source lumineuse s'élève, tandis que celui qui en est le plus rapproché s'abaisse souvent. » Le premier se met donc en lutte absolue avec l'épinastie, qui tendrait à l'abaisser. L'héliotropisme se montre ici plus fort que l'épinastie; ajoutons qu'il en est presque toujours ainsi quand les deux propriétés sont en lutte, comme c'est le cas dans les cotylédons et surtout dans les feuilles de la plupart des plantes.

A l'épinastie et au diahéliotropisme se joignent encore, dans les feuilles, comme agents déterminants de leur position, l'action de la gravitation et celle du poids de la feuille elle-même. Au point de vue de la gravitation, la plupart des feuilles sont apogéotropiques, c'est-à-dire qu'elles ont une tendance à se diriger en sens contraire du centre de la terre. Cette propriété est surtout utile aux cotylédons, qui ont souvent un chemin assez long à parcourir pour sortir du sol et qui en sortent presque toujours

l'extrémité supérieure dirigée en haut. Certaines feuilles montrent aussi un apogéotropisme manifeste, mais qui ne tarde pas à être combattu et vaincu par le diahéliotropisme; celui-ci fait prendre à la feuille une position horizontale, tandis que l'apogéotropisme la porte à diriger son extrémité en haut. Quant au poids propre de l'organe il tend souvent à incliner la feuille vers le bas, particulièrement quand elle est saturée d'eau, mais il est contrebalancé, dans la plupart des cas, par l'apogéotropisme et l'héliotropisme, qui agissent en faveur de l'horizontalité.

Les feuilles de certaines plantes prennent, sous l'influence d'une lumière intense, une position toute différente de celle dont nous venons de parler et qui a pour résultat de diminuer, dans une très grande mesure, la quantité de rayons lumineux que reçoit la face supérieure de l'organe. On a donné aux mouvements que les feuilles effectuent alors le nom de *mouvements parhéliotropiques*. On leur donne aussi parfois le nom de *sommeil diurne*. On a signalé depuis longtemps des exemples très marqués de cette

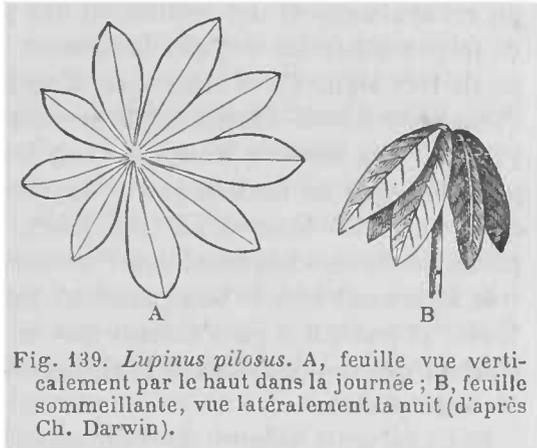


Fig. 139. *Lupinus pilosus*. A, feuille vue verticalement par le haut dans la journée; B, feuille sommeillante, vue latéralement la nuit (d'après Ch. Darwin).

sorte de mouvements. On sait notamment que lorsque le soleil est très ardent, les folioles du Robinier s'élèvent de manière à ce que leurs bords soient dirigés vers la lumière. Les folioles de l'*Amphicarpea monoica* présentent également leurs bords aux rayons solaires. D'après Darwin, « le mouvement analogue des petites folioles basilaires, presque rudimentaires du *Mimosa albida* était, dans un cas, si rapide, qu'on pouvait distinctement le voir à la loupe. Les cotylédons couleur de cuivre de quelques semis de *Cassia mimosoides* étaient horizontaux dans la matinée, mais lorsque le soleil les avait frappés, ils s'élevaient jusqu'à $45^{\circ} \frac{1}{2}$ au-dessus de l'horizon. »

Le but de ces mouvements est, d'après Wiesner, de mettre les corpuscules chlorophylliens à l'abri d'une lumière trop intense. Nous savons déjà que ces corpuscules se meuvent eux-mêmes sous l'influence d'une lumière intense, de manière à se placer contre les faces

verticales des cellules et à éviter de la sorte les rayons solaires. Le mouvement par lequel les feuilles dirigent leurs bords vers la lumière auraient le même effet en diminuant le nombre des rayons qui frappent chaque feuille. Wiesner justifie son opinion par une expérience qui paraît très démonstrative : ayant fixé certaines folioles d'un Robinier de manière à maintenir leur face supérieure exposée à la lumière, tandis que les autres continuaient à se mouvoir librement, il vit les premières manifester, au bout de trois jours, des signes de souffrance, tandis que les secondes, qui se disposaient obliquement par rapport aux rayons lumineux, conservaient leur état de santé.

Dans quelques plantes, le mouvement parhélitropique consiste en un abaissement des feuilles ou des folioles, dont le résultat est de faire tomber les rayons lumineux sur leurs faces suivant un angle très aigu. C'est ainsi que, d'après Batalin, les folioles de l'*Oxalis acetosella* s'inclinent fortement vers le sol quand on les expose à une lumière intense ; si on les empêche de prendre cette position, elles ne tardent pas à souffrir d'une manière très évidente ; au bout de deux ou trois jours, elles sont déjà en grande partie décolorées. Les folioles de l'*Averrhoa Bilimbi* s'inclinent aussi très fortement vers le bas quand on les expose à une lumière intense, et Darwin a pu s'assurer que ce mouvement d'abaissement n'est qu'une modification de la circumutation normale des folioles de cette plante.

Dans un petit nombre de végétaux, le mouvement de sommeil diurne des feuilles prend encore une autre forme. Les feuilles ou les folioles se replient quand elles sont exposées au soleil par un temps sec ; Duval-Jouve a signalé ce fait dans un certain nombre de graminées et Darwin a vu les feuilles du *Porteria hygrometrica* « demeurer fermées pendant la journée, comme si elles s'endormaient, tant que la plante manque d'eau. » Dans les deux cas que nous venons de signaler il est bien évident que le mouvement de sommeil a pour résultat de mettre les feuilles à l'abri d'une évaporation qui serait d'autant plus intense et d'autant plus nuisible que l'atmosphère est pauvre en vapeur d'eau.

L'héliotropisme véritable, le diahéliotropisme et le parahéliotropisme ne sont, d'après Darwin, que des modifications de la circumutation normale et constante des feuilles.

Nous avons déjà vu, par l'expérience de Darwin sur les eotyédons des *Phalaris*, qu'il suffit d'une lumière très faible pour

déterminer dans les organes foliaires les mouvements héliotropiques. Darwin s'est assuré aussi que dans ce cas des *Phalaris* et de beaucoup d'autres cotylédons c'est seulement le sommet de l'organe qui est sensible à la lumière; l'impression reçue par le sommet est ensuite transmise aux parties plus âgées. Darwin dit en parlant des cotylédons de *Phalaris* : « Lorsque les cotylédons sont exposés à l'action d'une lumière latérale, la partie supérieure s'incurve la première et la courbure s'étend ensuite graduellement vers le bas jusqu'à la base, et même un peu au-dessous de terre. Ce fait est bien visible avec des cotylédons de 2^{mm},5 et même moins (nous avons observé cette action sur un cotylédon haut seulement de 0^{mm},75), à 12^{mm},5 environ. Mais lorsqu'ils atteignent une hauteur de 25 millimètres environ, la partie basilaire, sur une longueur de 3^{mm},75 à 5 millimètres au-dessous du sol cesse de se courber. Puisque, chez les cotylédons jeunes, la partie inférieure commence à se courber après que la partie supérieure s'est déjà fortement inclinée vers la lumière, l'extrémité se trouverait, à la fin, dirigée vers la terre et non vers la source lumineuse, si la partie supérieure ne changeait pas le sens de son incurvation, et ne se redressait pas, dès que la surface convexe supérieure de la partie arquée reçoit plus de lumière que la surface inférieure concave. Lorsque les cotylédons étaient exposés devant une lampe à lumière brillante, placée au même niveau qu'eux la partie supérieure, qui d'abord était fortement courbée vers la lumière se redressait et redevenait parallèle à la surface du sol dans les pots; la partie basilaire était alors courbée rectangulairement. Cette incurvation considérable et le redressement subséquent de la partie supérieure ne demandaient souvent qu'un petit nombre d'heures. » Darwin a pu éclairer très fortement pendant plusieurs heures la partie inférieure seule des cotylédons de *Phalaris* sans voir se produire aucune courbure, « tandis que c'est cette partie dont l'incurvation est la plus forte dans les circonstances ordinaires. » Nous savons déjà que les mêmes résultats ont été obtenus par ce savant observateur avec les organes axiles des végétaux. C'est toujours la partie supérieure qui seule se montre apte à recevoir les impressions lumineuses; celles-ci sont ensuite transmises aux parties plus âgées. 7

Les fleurs d'un certain nombre de plantes présentent des mouvements périodiques spontanés, analogues à ceux que nous venons d'étudier dans les feuilles et les cotylédons. Mais il importe de distinguer parmi les mouvements périodiques des fleurs ceux qui ont

leur siège dans le pédoncule floral de ceux qui se produisent dans les feuilles florales elles-mêmes.

Nous avons déjà dit que Darwin avait constaté des mouvements très manifestes de circumnutation dans les pédoncules floraux de toutes les plantes qu'il avait observées. Sachant que les mouvements de circumnutation se transforment souvent dans les feuilles en mouvements nyctitropiques, il nous est facile d'admettre *a priori* que les mouvements de circumnutation de certains pédoncules floraux puissent subir une transformation de même nature. L'observation directe justifie pleinement ces prévisions.

Toutes les fois qu'une plante est placée dans des conditions telles que la lumière lui parvienne suivant une direction unique, lorsque, par exemple, elle est cultivée dans une chambre éclairée par une seule fenêtre, on voit toutes les fleurs se diriger vers la fenêtre. Les fleurs sont donc positivement héliotropiques, mais cet héliotropisme a presque toujours son siège dans le pédoncule floral. On ne connaît qu'un très petit nombre de plantes dont les folioles florales soient elles-mêmes héliotropiques. Dans le Colchique et le Safran, le calice s'incline vers la lumière ; dans le Mélampyre, c'est la corolle ; dans le Plantain, ce sont les étamines ; dans les *Epilobium*, ce sont les ovaires. Dans certaines plantes, l'héliotropisme des fleurs est tellement considérable, que les fleurs semblent suivre la marche du soleil ; le matin elles sont tournées vers l'orient, à midi elles regardent le sud et le soir elles regardent l'occident ; pendant la nuit elles se redressent sous l'influence du géotropisme négatif qu'elles possèdent toujours à un haut degré. Nous pouvons signaler parmi les plantes dont les fleurs présentent cette forme d'héliotropisme : le Coquelicot, la Renoncule des champs, le Salsifis sauvage, la Piloselle, etc. Quant au Grand-Soleil (*Helianthus annuus*), que l'on désigne souvent sous le nom de Tournesol, parce qu'on attribue à sa fleur la propriété de tourner avec le soleil, il appartient, au contraire, à une catégorie de plantes dont les fleurs ne se courbent qu'en plein soleil et conservent la position qui a été prise sous l'influence d'une lumière intense. La quantité de lumière nécessaire pour que l'héliotropisme des plantes de cette catégorie se manifeste varie beaucoup d'une plante à l'autre ; ainsi les fleurs de la Centaurée restent verticales sous l'influence d'une lumière suffisante pour agir sur les fleurs de la Scabieuse. Quelques plantes des genres *Chrysanthemum*, *Achillea*, *Geranium*, etc., au lieu des'incliner vers la lumière, restent

au contraire verticales tant qu'elles sont frappées par les rayons du soleil, mais s'inclinent quand elles sont à l'ombre. Les fleurs du *Salvia verticillata* s'inclinent, au moment de leur épanouissement, dans une direction opposée à celle d'où vient la lumière. C'est la seule exception que l'on connaisse à la règle générale d'après laquelle toutes les fleurs s'inclinent vers la lumière au moment où elles s'épanouissent; mais il en est un grand nombre qui ensuite se montrent insensibles à l'action de la lumière; à cette catégorie appartiennent les fleurs de l'Aconit, celles du Mûllier, de la Gentiane, etc.

Les fleurs d'un certain nombre de plantes présentent des mouvements nyctitropiques très prononcés. Le large calice infundibuliforme et coloré de la Belle-de-nuit se ferme pendant le milieu de la journée, entre dix heures du matin et cinq heures du soir; il s'ouvre alors et reste étalé pendant toute la nuit et la matinée. La Dame d'onze heures s'ouvre vers onze heures du matin et se referme le soir. Le calice et la corolle du *Mesembryant hemum barbatum* s'ouvrent à huit heures du matin et se ferment à deux heures. La corolle du Pissenlit s'ouvre le soir et se referme le matin. Dans quelques plantes, la température paraît avoir une action très marquée sur les mouvements des fleurs; ainsi, le calice de la Tulipe et celui du *Crocus* s'ouvrent quand la température s'élève et se ferment quand elle s'abaisse. Des variations même légères de température suffisent pour déterminer ces mouvements.

Francis Darwin signale les fleurs du *Crocus* comme présentant un des meilleurs cas de fermeture ou d'ouverture alternatives suivant les changements des circonstances extérieures. « Si, dit-il, un léger indicateur est fixé à l'un des pétales ou divisions de la fleur, de très petits mouvements deviennent visibles, et de cette façon on a pu voir que le *Crocus* s'aperçoit véritablement d'une différence de température, environ 2 degrés centigrades (exactement 1°,8). J'ai vu un *Crocus* s'ouvrir visiblement lorsqu'on en approchait un charbon ardent. L'utilité de cette faculté se rattache à la fertilisation de la plante. Au soleil, les fleurs s'ouvrent toutes grandes et les abeilles travaillent de tout leur cœur à porter le pollen d'une fleur à l'autre. Si maintenant un nuage vient à cacher le soleil, la température se rafraîchit et le *Crocus* commence à se fermer et lorsque les premières gouttes de pluie tombent le précieux pollen est à l'abri, sous un toit de pétales. Le *Crocus* est averti du danger qui approche par l'ombre du nuage, exacte-

ment comme la mouche est avertie par l'ombre de la main qui approche. »

L'élévation de la température dans la soirée ne produit pas, à beaucoup près, la même quantité de divergence des pétales qu'une élévation semblable dans la matinée. Pfeffer a bien établi ce fait pour le Nénuphar blanc, l'*Oxalis rosea*, et d'autres fleurs. Lorsque la fleur s'est fermée dans la soirée on peut élever considérablement la température sans la faire ouvrir. D'autre part, l'abaissement de la température ne produit pas autant d'effet le matin que le soir.

D'après Lubbock l'ouverture et la fermeture des fleurs dépendraient toujours beaucoup plus de la température qu'on ne le croit généralement.

La plupart des fleurs douées de mouvements nyctitropiques continuent à présenter ces mouvements pendant un certain temps quand on les place dans l'obscurité et dans une atmosphère à température constante, mais ce n'est que l'habitude qui agit comme cause déterminante des mouvements, car au bout de vingt heures seulement la régularité des mouvements de fermeture et d'épanouissement disparaît.

L'ouverture et la fermeture périodiques des fleurs sont considérés par la plupart des botanistes comme étant en relations étroites avec le rôle joué par les insectes dans la fécondation, rôle sur lequel nous aurons à revenir plus bas. Lubbock résume cette manière de voir de la façon suivante : « Il est évident que les fleurs qui sont fécondées par les insectes nocturnes ne trouveraient aucun avantage à rester ouvertes pendant la journée ; d'autre part, celles qui sont fécondées par les abeilles ne gagneraient rien à rester ouvertes pendant la nuit. Cette ouverture constante serait même un grand désavantage pour les plantes, car cela les exposerait à se faire voler leur nectar et leur pollen par des insectes incapables de les féconder. Je serais donc disposé à croire que la fermeture ou le sommeil des fleurs a quelques rapports avec les habitudes des insectes ; je puis d'ailleurs ajouter, à l'appui de cette hypothèse, que les fleurs fécondées par le vent ne dorment jamais, et que certaines fleurs qui attirent les insectes par leur parfum, sentent particulièrement bon à certaines heures. Ainsi, la Julienne des dames (*Hesperis matronalis*) et la Lychnide (*Lychnis vespertina*) émettent leurs parfums les plus suaves dans la soirée, et l'*Orchis bifolia* pendant la nuit. »

Les étamines de quelques plantes offrent des mouvements spontanés analogues à ceux que nous venons de signaler dans le calice et la corolle et consistant en ce que les filets des étamines s'infléchissent en dedans spontanément, de manière à rapprocher les anthères de la surface stigmatique sur laquelle doit être déposé le pollen. Ces mouvements ont été bien étudiés dans la fleur de la Rue, où M. Carlet a constaté qu'ils se produisent successivement dans les étamines ou suivant l'ordre dans lequel elles sont nées. Les mouvements des étamines de la Rue ne s'effectuent qu'avec une grande lenteur, et aussi bien pendant le jour que pendant la nuit, mais pendant le jour ils sont plus rapides ; quand on maintient la plante dans une complète obscurité, ils sont considérablement ralentis ; dans les conditions normales le mouvement complet de flexion et de redressement de toutes les étamines s'effectue en vingt-quatre heures, tandis qu'il exige trois jours quand la plante est maintenue dans une obscurité complète.

Les étamines des Saxifrages offrent des phénomènes analogues de ceux de la Rue ; il en est de même des *Kalmia*. Dans ces plantes, les mouvements sont assez étendus pour que leur observation soit facile ; dans d'autres plantes, comme les *Nicotiana*, il est à peine perceptible.

M. Carlet attribue les mouvements des étamines à un afflux de liquides montant par les faisceaux fibrovasculaires des étamines. L'observation suivante de M. Heckel met bien en évidence l'action de la turgescence dans la production de ce mouvement, en même temps qu'elle rend manifeste le rôle que l'habitude joue dans la production du phénomène. « Une fleur de *Ruta graveolens*, à peine épanouie, ayant été flétrie artificiellement par dessiccation, nous découpâmes une à une les étamines, en emportant avec elles le fragment d'ovaire sur lequel elles s'insèrent, et nous les mîmes ainsi à flotter en une seule ligne sur l'eau, dans leur ordre naturel, c'est-à-dire en faisant alterner une étamine de la première rangée (oppositisépale) avec une de la deuxième (oppositipétale). Le mouvement ne tarda pas à reparaitre dès que la turgescence fut revenue, et les étamines se soulevèrent dans l'ordre indiqué par M. Carlet. Ce fait, outre qu'il démontre bien la nature du phénomène, est encore remarquable en ce sens qu'ici la turgescence déterminée par l'eau devait se produire en même temps dans les huit étamines (puisque les rapports normaux de hauteur sur le tour étaient détruits par la section de chaque organe mâle)

et que cependant le mouvement ainsi engendré a gardé son rythme et son ordre habituels. Y aurait-il à faire intervenir dans l'explication de ce rythme une autre cause que l'ascension de la sève? »

La question que se pose en terminant M. Heckel me paraît pouvoir être résolue par l'habitude, dont nous avons déjà signalé l'influence considérable à propos des mouvements des feuilles ou des fleurs étudiés plus haut. Il est probable que si dans la fleur intacte les étamines s'infléchissent les unes après les autres et suivant une ligne spiralée, cela ne tient pas à ce qu'elles reçoivent l'une après l'autre, l'eau nécessaire à produire leur turgescence, car celles d'un même verticille sont insérées à la même hauteur, mais à ce que leurs cellules mettent un temps inégal à atteindre la turgescence qui cause la flexion, cette inégalité résultant peut-être de la différence d'âge et persistant à se manifester quand les étamines sont détachées du réceptacle.

Sachs admet que, sous l'influence de la turgescence, il se produit un allongement et un raccourcissement alternatifs de la face supérieure et de la face inférieure de l'organe mobile, mais il ajoute avec raison qu'il est fort difficile de comprendre pourquoi, la température et la lumière étant les mêmes, la turgescence augmente ou diminue tantôt dans l'une, tantôt dans l'autre face de l'organe mobile. Peut-être faut-il faire intervenir comme cause productrice de la turgescence et de son alternance les phénomènes de production et de destruction de quelque substance endosmotique, ainsi que M. Bert l'a fait pour expliquer les mouvements nyctitropiques des feuilles de la *Sensitive*, mais c'est là une question qui est loin d'être résolue et qui ne paraît pas devoir l'être facilement.

§ 2. Mouvements provoqués.

Les mouvements provoqués se distinguent de tous ceux que nous avons étudiés jusqu'à ce moment, par ce fait important qu'ils ne se produisent que sous l'influence d'excitations passagères, qu'ils ne tardent pas à disparaître dès que l'agent excitant a cessé d'agir, et qu'ils sont supprimés par les anesthésiques, qui n'ont aucune action sur les mouvements spontanés et ne peuvent les faire disparaître qu'en tuant le végétal.

Les organes doués de la faculté de produire des mouvements pro-

voqués sont relativement peu nombreux. Parmi ceux qui ont été les mieux étudiés à ce point de vue, nous pouvons citer les feuilles et les folioles de la Sensitive, les feuilles de la Dionée Gobe-mouche (*Dionaea muscipula*), les poils glanduleux des feuilles des Drosera, les étamines des Berbéridacées et des Synanthéracées, les pistils de quelques Scrofulariacées, Bignoniacées, etc.

La plante qui, sans contredit, a été la mieux étudiée au point de vue des mouvements provoqués est la Sensitive. Il suffit de toucher, même légèrement, avec le doigt ou avec un corps étranger, une foliole de Sensitive pour la voir se replier immédiatement et prendre la position qu'elle occupe pendant le sommeil. Si l'excitation a été tant soit peu vive, les folioles voisines de celle qui a été touchée imitent bientôt l'exemple de cette dernière et toutes, les unes après les autres, prennent leur position de sommeil, puis le pétiole principal se laisse tomber en prenant la position qu'il présente au début de la période nocturne du mouvement périodique nyctitropique. Si l'excitation a été suffisamment vive, les feuilles voisines de celle qui a été touchée se comportent comme elle et toute la plante peut offrir, au bout d'un instant, l'aspect qu'elle présente le soir; tous les pétioles principaux sont inclinés vers le bas et les folioles se recouvrent en se dirigeant de la base vers le sommet du pétiole principal. Il suffit parfois d'un ébranlement un peu fort du sol, au voisinage de la plante, pour qu'elle prenne l'aspect que nous venons d'indiquer. Le mouvement se propage indifféremment de haut en bas et de bas en haut. Dans tous les cas, les feuilles et les folioles reprennent leur position normale peu de temps après que l'excitation a cessé.

Le contact n'est pas la seule excitation qui puisse déterminer les mouvements dont nous venons de parler; une brûlure, un courant électrique, les acides, etc., sont susceptibles de produire le même effet.

Le siège du mouvement est le même que pour les mouvements périodiques, c'est-à-dire le coussinet ou renflement qui se trouve à la base du pétiole principal et des folioles. Mais l'état physique du coussinet n'est pas le même dans les mouvements provoqués que dans les mouvements nyctitropiques. Quand le pétiole s'affaisse de lui-même, au début de la période nocturne, le coussinet est rigide et très riche en eau, tandis que quand le pétiole s'abaisse sous l'influence d'un excitant, il est mou, flasque et pauvre en eau.

Pour comprendre le mécanisme de ces mouvements, il est né-

cessaire de bien connaître l'organe qui en est le siège, c'est-à-dire le coussinet.

Le coussinet ou renflement moteur du pétiole principal de ces feuilles constitue la base du pétiole; il est long de 5 à 6 millimètres et large de 2 à 3 millimètres. Il est extensible et à éléments peu lignifiés. Tout le reste du renflement est constitué par un tissu parenchymateux, mou, formé de cellules arrondies, qui laissent entre elles des méats intercellulaires très vastes, remplis d'air dans le voisinage du faisceau, plus étroits et remplis d'eau sur les coupes, c'est-à-dire à l'état d'excitation, dans les couches superficielles. Le parenchyme est revêtu par un épiderme peu développé, dépourvu de stomates, et muni, au niveau de la face inférieure du renflement, de poils nombreux et roides, qui manquent ou sont peu nombreux sur la face supérieure. Les cellules renferment toutes un protoplasma abondant, un noyau, des corpuscules chlorophylliens et une grosse goutte sphérique, composée, d'après M. Pfeffer, d'une solution de tannin concentrée, entourée d'une mince enveloppe. Les membranes des cellules de la face supérieure du renflement sont trois fois plus épaisses que celles des cellules de la face inférieure, qui sont très minces.

Le globule tannique et l'épaississement des parois ne jouent sans doute qu'un bien faible rôle dans les phénomènes dont nous allons parler, car les organes jeunes dont les cellules ont toutes des parois minces et sont dépourvues de globules se montrent fort sensibles. Lorsque la température est élevée et l'air humide, la sensibilité du renflement moteur est plus grande.

Nous avons dit déjà que si l'on excite le renflement moteur, le pétiole principal s'abaisse; en même temps, le renflement devient plus flasque, car si l'on suspend au pétiole un poids déterminé, il s'abaisse davantage après l'excitation qu'il ne le fait avant l'excitation sous l'influence du même poids.

Les deux moitiés du renflement moteur ne jouent pas un rôle semblable dans la production du mouvement; la moitié inférieure seule paraît être active. On peut, en effet, enlever par une section longitudinale toute la moitié du renflement supérieure au faisceau sans faire perdre au pétiole, qui s'abaisse d'abord sous l'influence de cette excitation, la propriété de se relever ensuite, comme d'habitude; il devient même alors plus rigide, mais l'organe mutilé perd une partie de sa sensibilité.

Si, au contraire, on enlève la moitié du renflement moteur sous-

jacente au faisceau, le pétiole s'incline vers la terre, devient rigide, ne se relève plus et est désormais tout à fait insensible. Ces faits montrent bien que c'est la portion inférieure du renflement qui joue le plus grand rôle dans le mécanisme des mouvements.

D'après M. Pfeffer, sous l'influence d'une excitation, l'utricule azotée des cellules de cette portion du renflement moteur se contracte en entraînant la membrane; la cavité cellulaire est ainsi diminuée et une partie de l'eau qu'elle contient est déversée par exosmose dans les méats intercellulaires dont l'air est refoulé dans les vaisseaux du faisceau axile et dans les lacunes du pétiole; cette eau passe ensuite des méats de la région inférieure, en partie dans ceux de la région supérieure du renflement et en partie dans les lacunes du pétiole et dans les vaisseaux. La portion inférieure du renflement, en perdant de son eau, devient flasque; le pétiole, n'étant plus soutenu, s'abaisse vers la terre, poussé en même temps dans cette direction par la turgescence de la face supérieure du renflement. Peu de temps après l'excitation, les cellules de la face inférieure absorbent une nouvelle quantité d'eau et reprennent leur turgescence en déterminant le redressement du pétiole.

Cette manière de voir trouve son point d'appui dans un certain nombre d'expériences dont voici les principales. Lorsqu'on coupe le renflement moteur transversalement au niveau de son point d'union avec le pétiole, il en découle une certaine quantité d'eau, particulièrement au niveau des vastes méats inférieurs; le renflement perd alors sa sensibilité. Mais, si l'on place la plante dans un milieu très humide, le renflement redevient sensible au bout d'un certain temps, c'est-à-dire lorsqu'il a regagné l'eau perdue; sous l'influence d'une excitation, il perd alors une nouvelle quantité d'eau par les mêmes points. Ce premier fait montre bien que sous l'influence de l'excitation, le renflement perd de l'eau. M. Pfeffer a constaté aussi qu'en même temps il diminue de volume total, l'augmentation de volume de la moitié supérieure étant moindre que la diminution de volume de la moitié inférieure. Nous avons déjà dit aussi que le renflement en s'abaissant devient flasque. L'augmentation de volume et de turgescence qui se produit dans la région supérieure du renflement, pendant que la moitié inférieure diminue de volume et devient plus flasque, indique bien aussi que c'est surtout la moitié inférieure qui est le siège de la perte de liquide.

Le remplacement de l'air des méats par de l'eau, après l'excitation du renflement moteur et pendant son abaissement, est mis en évidence par le changement de coloration des tissus qui se manifeste alors; les tissus deviennent manifestement plus obscurs, comme cela se produit toutes les fois que dans un tissu l'air est remplacé par de l'eau.

En résumé, le mouvement des folioles ou des pétioles de la *Sensitive* sous l'influence d'une excitation trouve sa cause première dans la contraction du protoplasma des cellules du renflement, contraction qui, comme nous l'avons dit plus haut, détermine un amoindrissement de la capacité cellulaire et l'expulsion exosmotique d'une partie de l'eau contenue dans la cellule. Comme les cellules de la face inférieure du renflement ont seules des membranes assez minces pour obéir à la contraction de l'utricule azotée, on comprend que cette face joue seule un rôle véritablement actif dans la production du mouvement.

D'un autre côté, comme des excitations de parties éloignées des renflements moteurs sont susceptibles de provoquer l'abaissement des folioles et des pétioles principaux, il faut bien admettre que l'impression reçue par les cellules du point sur lequel a porté l'excitation, est transmise jusqu'aux renflements. Quand, par exemple, on voit toutes les feuilles d'une *Sensitive* s'abaisser parce qu'on a brûlé ou cautérisé une seule de ses folioles, on est bien obligé d'admettre qu'il y a eu transmission de l'impression dans toutes les parties de la plante. On admet généralement que cette transmission est effectuée par les faisceaux vasculaires seuls et que les cellules du parenchyme y sont étrangères, mais cette opinion me paraît exiger pour être admise des observations plus complètes que celles qui ont été faites.

Les mouvements provoqués offerts par les feuilles de la *Dionée* Gobe-mouche, petite plante des marécages de la Caroline, sont intéressants, parce qu'ils sont en rapport avec les habitudes carnivores de la plante. La feuille de la Gobe-mouche est à peu près arrondie, avec une nervure médiane très saillante et un limbe formé de deux moitiés semblables, inclinées à angle droit et susceptibles de se rabattre l'une contre l'autre en mettant en rapport leurs faces supérieures. Leurs bords sont munis de longues dents aiguës qui s'engrènent les unes dans les autres quand les deux moitiés du limbe se rapprochent. La face supérieure du limbe porte un grand nombre de petits poils glanduleux, courts, arrondis,

qui sécrètent un liquide visqueux, doué de propriétés digestives. Parmi ces glandes se trouvent, sur chaque moitié du limbe, trois poils beaucoup plus longs et très sensibles. Quand on touche, même très légèrement, l'un de ces poils, les deux moitiés du limbe se rabattent l'une contre l'autre très rapidement. Si c'est un insecte qui en se posant sur la feuille a déterminé ce mouvement, il se trouve pris entre les deux moitiés du limbe comme dans un piège, où il est rapidement englué par le liquide visqueux des poils glanduleux et finalement digéré, puis absorbé pour l'alimentation de la plante. La partie motrice est ici la nervure médiane, longitudinale, de la feuille; elle se comporte à la façon d'une charnière élastique, mais on ignore quels sont les phénomènes intimes qui se produisent dans les tissus qui la constituent. Il est bien probable cependant que ces phénomènes sont analogues à ceux que nous avons signalés dans les renflements moteurs de la *Sensitive*. Il est probable que les cellules de la portion supérieure de la nervure se contractent et deviennent flasques en perdant leur eau, tandis que les cellules de la portion inférieure se dilatent en absorbant cette eau et agissent à la façon d'un bourrelet de caoutchouc qui, ayant été comprimé, reprend son volume primitif.

Les feuilles des *Drosera*, petite plante très abondante dans les terrains tourbeux des deux mondes, sont organisées à l'instar de celles de la *Dionée* en vue de capturer et de digérer des insectes, mais elles se comportent très différemment. Le limbe est irrégulièrement arrondi (*Drosera rotundifolia*), ou allongé (*Drosera longifolia*), dans les deux cas, sa face supérieure est couverte de poils cylindriques, allongés, très voisins les uns des autres, terminés par une petite tête glanduleuse qui sécrète un liquide visqueux, riche en pepsine et doué, par suite, de propriétés digestives très énergiques. Chaque poil est parcouru par un petit faisceau fibro-vasculaire qui se renfle dans la tête glanduleuse. Quand on touche un de ces poils, même très légèrement, on voit tous ses voisins s'incliner autour de lui en se recourbant; le même fait se produit quand on touche un point de la face supérieure du limbe. Si c'est un insecte qui se pose sur ce dernier, il ne tarde pas à être enveloppé par tous les poils environnants qui se recourbent autour de lui et l'engluent dans le liquide qu'ils sécrètent; puis, le limbe foliaire lui-même se replie du sommet vers la base et emprisonne le petit animal, qui ne tarde pas à être digéré et absorbé. On ignore quels sont les phénomènes intimes qui déterminent ces

mouvements, mais il est permis de supposer qu'ils sont de même nature que ceux dont nous avons déjà parlé.

Un assez grand nombre d'autres feuilles présentent la propriété de se mouvoir sous l'influence des excitants physiques, chimiques ou mécaniques et ont par là attiré l'attention des observateurs. A leur tête nous devons citer les feuilles de l'*Oxalis sensitiva* qui sont presque aussi sensibles que celles de la Sensitive. La plupart des autres ne le sont qu'à un degré beaucoup moindre. Parmi elles figurent un certain nombre d'espèces d'*Oxalis*, de *Robinia*, de *Mimosa*, de *Desmanthus*, d'*Aschynomene*, etc. Toutes ces feuilles sont douées aussi des mouvements nyctitropiques et prennent, sous l'influence des excitants, une position analogue à celle qui caractérise leur sommeil.

Les organes reproducteurs mâles d'un assez grand nombre de végétaux sont également remarquables par les mouvements provoqués qu'ils sont susceptibles de présenter et qui jouent un rôle important dans la fécondation.

Parmi ces organes, ceux qui ont été le mieux étudiés sont les étamines des Berbéridacées et des Synanthéracées. Connues depuis fort longtemps, les mouvements provoqués de ces organes ont été récemment l'objet de recherches très précises de la part de divers observateurs, parmi lesquels se font surtout remarquer MM. Baillon, Pfeffer et Heckel.

L'Épine-Vinette (*Berberis vulgaris*) et les *Mahonia* sont, parmi les Berbéridacées, les espèces qui ont été le plus minutieusement observées. Il existe, dans ces plantes, six étamines, formées chacune d'un filet aplati et d'une anthère à deux loges situées latéralement au sommet du filet et déhiscentes par une valve qui se soulève de bas en haut à la manière d'une fenêtre à tabatière. Ces étamines sont normalement immobiles et appliquées contre la face concave des pétales en face desquels elles sont situées. Mais, quand on touche la face interne des filets, même légèrement, ils s'infléchissent très fortement et mettent l'anthère en contact avec le stigmate qui surmonte l'ovaire situé au centre de la fleur. Au bout de quelques instants le filet se redresse et reprend sa position primitive. L'irritabilité du filet ne commence à se montrer, d'après M. Baillon, qu'au moment de l'épanouissement de la fleur; elle persiste même après que les anthères ont perdu leur pollen, jusqu'au moment où les étamines se flétrissent. L'apparition de l'irritabilité est indiquée par un changement de coloration

de l'épiderme du filet, qui de verdâtre qu'il était dans le bouton, devient jaune d'or (Heckel). Toute la surface du filet n'est pas douée d'irritabilité; cette propriété est limitée, d'après M. Heckel, à la face interne et à la portion interne des bords de l'organe, depuis le point un peu renflé situé au-dessous de l'anthère jusqu'au voisinage du point d'insertion; l'irritabilité atteint son maximum, d'après le même physiologiste, sur la base du filet, au niveau du point de courbure qui surmonte l'articulation. Toute la face dorsale et la portion dorsale des bords du filet sont complètement insensibles.

Un contact très léger, pratiqué à l'aide d'une aiguille ou de tout autre corps étranger, la chute de petits corps étrangers, le choc produit par l'aile ou la patte d'un insecte, l'insufflation vive de l'air suffisent, quand ils exercent leur action sur la partie sensible de l'organe, pour déterminer une courbure telle que l'anthère est amenée au contact du stigmate un peu au-dessous de son bord. Si la courbure ainsi déterminée est la première qui se produise après l'épanouissement de la fleur, l'anthère s'ouvre avec une certaine violence et le pollen est projeté sur le stigmate. D'après M. Heckel, quand les étamines sont placées à l'abri de toute irritation, de manière à ce que les filets ne se courbent pas, les anthères ne s'ouvrent que deux ou trois jours après l'épanouissement, tandis que leur déhiscence coïncide toujours avec la première irritation portée sur le filet staminal et la courbure qui en résulte.

Nous avons dit plus haut qu'après s'être infléchi sous l'influence d'une excitation, le filet staminal ne tarde pas à reprendre sa place dans la face concave du pétale, en face duquel il est inséré. Si l'on attend alors quelques minutes, au moins cinq ou six, on peut renouveler, à peu près indéfiniment, les excitations, en obtenant toujours le même effet, c'est-à-dire l'inflexion du filet; mais si l'on irrite ce dernier aussitôt après qu'il a repris sa place normale ou pendant qu'il se redresse, ses mouvements de flexion deviennent de moins en moins étendus et rapides et finissent par cesser complètement.

« Il nous a paru intéressant, dit M. Heckel, de connaître à combien d'irritations ordinaires, *successives et non interrompues*, résisterait l'irritabilité des Berbéridées. Pour cela, nous avons employé deux manières de procéder. Dans la première, nous irritions simultanément deux filets avec la pointe d'une aiguille dans

chaque main, et, le mouvement produit, nous attendions pour pratiquer une seconde irritation, que l'organe fût revenu au repos, c'est-à-dire en moyenne sept à huit minutes. A la troisième excitation, l'espace parcouru par l'organe était moindre et diminuait ensuite insensiblement jusqu'à la onzième ou la douzième, où toute irritation était alors superflue. Dans la seconde, qui nous a donné les mêmes résultats, nous irritions avec la pointe de l'aiguille avant le parfait retour de l'étamine à la position de détente : le mouvement se produisait trois fois de suite avec une intensité décroissante ; mais l'épuisement, plus prompt, se présentait à la quatrième ou cinquième piqure. »

On admet généralement que dans les cas dont nous venons de parler, il y a un épuisement des éléments moteurs, et que ces derniers exigent un certain temps de repos pour recouvrer leurs propriétés. Il se passerait donc dans les filets staminaux du *Berberis* un phénomène analogue à celui qui est offert par les muscles des animaux que l'on soumet à des excitations trop fréquentes ; il se produit de la fatigue d'abord, puis un épuisement complet et la motricité disparaît. Quant à la cause de l'épuisement on sait qu'elle réside, pour les muscles, dans une déperdition trop rapide des matériaux qui servent à produire par leur combustion, la chaleur nécessaire à tout mouvement. Il est plus que probable qu'il en est de même pour les organes végétaux dont nous venons de parler.

Il se produit aussi dans les filets staminaux des *Berberis* un autre phénomène fort curieux et qui trouve son similaire chez les animaux ; je veux parler de l'*accoutumance*. M. Heekel dit avoir « constaté bien souvent, que les étamines de *Berberis* ne répondent pas à l'irritation déterminée par la présence constante dans la fleur et par les agitations de certains insectes qui y vivent... pendant les grands vents des pieds entiers de *Mahonia* ont leurs fleurs insensibles et ne présentent l'irritabilité que dans les parties abritées. »

Dans un grand nombre de Synanthérées, notamment dans les Cynarées et les Chioracées, les étamines présentent des mouvements provoqués non moins remarquables que ceux dont nous venons de parler. On sait que dans toutes ces plantes les étamines, toujours au nombre de cinq, sont formées d'un filet mince et allongé, élargi à la base, terminé au sommet par une anthère très longue, à deux loges. Les cinq anthères sont accolées les unes aux

autres par leurs bords, de façon à constituer un tube dans lequel passe le style. A l'état normal, les filets staminaux sont infléchis et appliqués par leur face externe, qui répond à la convexité de l'arc, contre la corolle. Quand on irrite les filets de ces étamines sur un point quelconque de leur étendue, leur inflexion cesse brusquement, ils deviennent droits et s'appliquent contre le style. Au bout d'un peu de temps ils reprennent leur position antérieure. Chaque filet est susceptible d'obéir isolément à une irritation exercée sur lui seul et de devenir droit en rejetant tout l'appareil sexuel du côté opposé, en agissant à la façon d'un ressort; mais, ainsi que Sachs le fait remarquer, à la suite de la pression qui est exercée par la corolle sur les autres filets qui viennent s'appliquer contre elle, ceux-ci sont à leur tour irrités et se redressent. « Par ces mouvements des filets, qui dans la nature sont provoqués par les insectes, le tube formé par les anthères est chaque fois tiré vers le haut, et par suite une partie du pollen se trouve mise en liberté vers le haut, où elle est prise par l'insecte et transportée par lui sur les stigmates déjà épanouis d'autres fleurs du même capitule ou de capitules différents. » (Sachs.)

Les observateurs sont d'accord pour admettre que tous les points des filets staminaux de ces plantes sont également sensibles.

Indépendamment des mouvements que les étamines des Synanthérées présentent sous l'influence des agents irritants, il en est d'autres, analogues aux premiers par leur forme, qui se produisent lorsque les organes ont rempli leur rôle physiologique et commencent à vieillir. On voit alors les filets staminaux se raccourcir en se redressant avec une grande lenteur et continuer ce mouvement même après qu'ils sont devenus insensibles aux agents irritants, qui primitivement les faisaient mouvoir. D'après M. Heckel, ce mouvement « commence à se produire dès le sixième jour, quand les fleurs détachées de la plante sont conservées dans un verre d'eau, et il marche avec assez de rapidité pour qu'en trois jours le maximum soit atteint. » Il ajoute que « dès que ce phénomène se manifeste, c'est un signe certain que la sensibilité a baissé considérablement et qu'elle est sur le point de disparaître. »

Les filets staminaux des Synanthérées conservent leur irritabilité, comme ceux des Berberidacées, après avoir été séparés du réceptacle sur lequel ils sont insérés. Ils la conservent également

quand on les sépare les uns des autres, quand on les coupe, quand on les fend dans le sens de la longueur. Dans toutes ces conditions, l'irritabilité ne disparaît qu'après que la dessiccation a atteint un certain degré.

Les lamelles stigmatiques de certaines Scrofulariacées, Bignoniacées, Sésamées, Goodéniacées et Bignoniacées offrent des mouvements très analogues à ceux des étamines que nous venons d'étudier.

Dans presque toutes ces plantes, les lames qui forment le stigmate sont accolées l'une à l'autre dans le bouton, mais quand la fleur s'épanouit, elles s'écartent, puis se recourbent jusqu'à ce que leur face interne devienne convexe et leur face externe concave.

D'après M. Heckel, la sensibilité des lamelles stigmatiques se retrouverait dans toutes les familles qui ont un stigmate bilamellé; « la forme bilamellaire, dit-il, semble entraîner fatalement la naissance de l'irritabilité, lorsque les lames n'ont pas une épaisseur trop considérable eu égard à leur longueur, » mais il ajoute qu'il existe, « parmi ces organes lamellaires, de grandes variations dans le degré de leur irritabilité; » celle-ci paraît atteindre son maximum dans les *Martynia lutea* et *M. proboscidea*, » et c'est la face interne ou convexe, papilleuse, qui se montre toujours la plus irritable; dans le plus grand nombre des cas, la face externe est même tout à fait insensible; « il faut pourtant faire exception pour les *Martynia*, *Mimulus* et *Amphicombe*, où l'irritabilité est répandue à un degré égal sur les deux faces, et cela sans qu'aucune disposition anatomique vienne expliquer la différence observée à cet égard entre ces plantes et les autres. » Dans la plupart des plantes à stigmates bilamellaires irritables, tous les points de la face interne se montrent irritables à peu près au même degré; dans quelques espèces seulement, telles que *Catalpa syringifolia* et les *Tecoma*, l'irritabilité n'existe, d'après M. Heckel, que dans les points voisins de la ligne au niveau de laquelle les deux lames se réunissent.

Quoi qu'il en soit, il suffit, pour provoquer le mouvement des lames stigmatiques, de toucher ou de piquer leur partie sensible. Si l'on n'a fait porter l'irritation que sur une seule des deux lamelles, on la voit d'abord modifier sa forme, de manière à faire disparaître sa courbure et à devenir tout à fait horizontale; puis elle s'élève tout d'une pièce rapidement et devient verticale en décri-

vant un angle d'environ 90 degrés. « Qu'on observe bien attentivement, dit M. Heekel, l'intensité du mouvement de la lamelle pendant que cet espace est franchi, et l'on verra, après que l'organe a franchi la moitié du parcours, le mouvement, jusque-là précipité, s'atténuer au point que, si les premiers 45 degrés ont exigé un temps représenté par 1, la deuxième moitié du chemin demandera un temps représenté par 2 pour être parcourue. »

« A ce moment précis de changement de vitesse, » la deuxième lamelle, qui cependant n'a pas été excitée, se met en mouvement et se relève « avec une rapidité constante double de celle qui animait d'abord la première lèvre. Il en résulte naturellement que malgré le retard initial, cette lèvre décrit son arc de 90 degrés dans le même temps que la première met à en parcourir 45, et que la rencontre des deux lames se fait dans la position verticale, par l'accrolement intime des deux faces papilleuses. » Au bout d'un temps assez court, les deux lamelles s'écartent de nouveau et reprennent leur position normale.

M. Heekel a constaté que quand on coupe l'une des deux lamelles stigmatiques au moment où l'on irrite l'autre, cette dernière se meut de la même façon et avec la même vitesse qu'à l'état normal, mais lorsqu'elle a atteint la position verticale, comme elle ne rencontre pas sa congénère, elle dépasse la ligne verticale et se roule en crosse. Au bout d'un certain temps, elle se déroule et reprend sa position primitive. On peut alors lui faire exécuter de nouveau les mouvements que nous avons décrits, en excitant la plaie faite par la section de l'autre lamelle et particulièrement le centre de cette plaie qui en est la partie la plus sensible.

« Quand on excite les deux lèvres simultanément, dit M. Heekel, résultat qui peut être obtenu, soit en portant une seule irritation sur le point de jonction des deux organes, soit en piquant à la fois, dans le même moment, les deux faces supérieures, on observe dans chacune des deux lamelles, aussitôt mises en mouvement, les mêmes alternatives isochrones d'accélération et de retard, si bien que la rencontre se fait, comme dans le cas précédent, quand la position verticale est atteinte. »

D'après M. Heekel, le mouvement par lequel les lamelles reprennent leur position horizontale, exige toujours un temps beaucoup plus long que le mouvement ascensionnel; tandis que ce

dernier ne dure jamais plus de 3 à 6 secondes, le second exige pour se produire 10 à 15 et même 20 ou 25 minutes; et « plus la durée du redressement a été longue, plus aussi le mouvement de retour est long à commencer. Le mouvement de retour se distingue encore de celui de l'élevation par la manière dont il s'effectue. « Les deux lèvres rapprochées, dit M. Heckel, et le temps de contact expiré, la première tendance à la séparation se traduit à l'œil par une disposition tantôt des bords, tantôt de la partie centrale des lamelles; le premier cas est le plus fréquent. Quand le centre commence, la périphérie ne tarde pas à suivre, en se recourbant en arc et en entraînant peu à peu après elle les parties centrales qui, dans ce mouvement, se courbent aussi en arc, mais non en cross. A mesure que l'incurvation se produit, un mouvement de descente se remarque et la séparation s'accroît de plus en plus, jusqu'au maximum d'écartement des deux lames qui est la position horizontale. »

M. Heckel fait encore remarquer, à propos du mouvement de retour des lamelles stigmatiques, qu'il ressemble au mouvement de retour des filets staminaux des Berbéridacées, et à tous les mouvements de retour des organes qui offrent la même sorte d'irritabilité, en ce qu'il se montre indifférent à l'action des agents qui accélèrent ou ralentissent le mouvement ascensionnel des mêmes organes.

Les étamines de quelques plantes (*Sparmannia*, *Cistus*, *Helianthemum*, *Portulaca*, *Cereus*, *Cactus*) présentent des mouvements particuliers, dont nous croyons utile de dire ici quelques mots.

Dans les *Sparmannia*, les étamines sont disposées en six faisceaux opposés aux six pétales et insérés sur une surface hexagonale, dont il est très facile de les détacher. Chaque faisceau se compose d'étamines véritables, situées en dehors, et de staminodes placés en dehors. Dans l'état normal, les faisceaux sont assez rapprochés du pistil; mais si l'on vient à irriter une ou plusieurs étamines d'un faisceau déterminé, soit par le contact, soit par une piqûre, une brûlure, un acide, etc., toutes les étamines et tout les staminodes du faisceau se mettent en mouvement. Les pièces les plus extérieures s'écartent du pistil et se rejettent en dehors, contre la face interne du pétale correspondant; les plus internes ne s'écartent que légèrement du pistil; les intermédiaires se placent à une distance à peu près égale des externes et des internes. Le mouvement reste localisé au faisceau, dont une ou

plusieurs pièces ont été irritées : il ne se propage pas aux faisceaux voisins.

Les étamines ayant pris la position que nous venons d'indiquer, y restent habituellement pendant un temps fort long. D'après M. Heekel, « il arrive fréquemment que l'état de contraction soit conservé pendant plusieurs heures et ne cesse qu'au moment de la fermeture générale de la fleur. » D'après M. Bailly, si après avoir déterminé par l'excitation l'écartement des étamines, « on les laisse reposer, elles se rapprochent peu à peu du centre, et au bout de 50 secondes elles reproduisent le mouvement. Quand on les irrite dans une serre dont la température est de 23 degrés, le même fait se reproduit un certain nombre de fois de suite, toujours après un intervalle qui varie de 45 à 60 secondes. » Une seule irritation suffit donc, dans ce cas, pour déterminer la production d'une série de mouvements alternatifs d'écartement et de rapprochement.

Les étamines des *Helianthemum* s'écartent du pistil comme celles des *Sparmannia* quand on les irrite, et leur mouvement se propage de l'étamine irritée à toutes les autres, mais il est beaucoup moins manifeste. Dans les *Cistus* et les *Helianthemum*, lorsqu'on irrite un filet staminal, il s'incline également vers l'extérieur, mais le mouvement ne se propage pas aux filets voisins. Dans les *Opuntia* et les *Portulaca*, l'irritation fait rapprocher les filets staminaux du pistil.

Dans toutes ces plantes, les mouvements que nous venons d'indiquer sont susceptibles de se produire aussi en dehors de toute excitation, à la façon des mouvements spontanés de sommeil et de veille que nous avons signalés dans la corolle et le calice d'un certain nombre de fleurs. Dans les *Sparmannia*, par exemple, le calice et la corolle se ferment vers le soir, et, en même temps, les étamines se rapprochent lentement du pistil ; le matin, le calice et la corolle s'étalent et les étamines s'écartent du pistil et vont s'appliquer contre les folioles du périanthe ; ce mouvement s'effectue normalement avec une grande lenteur et par petites secousses ; il est rythmé, mais il se précipite et devient brusque si pendant qu'il s'effectue, on irrite les étamines. Les *Helianthemum*, *Cistus*, *Opuntia*, *Portulaca*, etc., qui jouissent de mouvements provoqués analogues à ceux des *Sparmannia* ont aussi des mouvements de sommeil et de veille semblables à ceux que nous venons de décrire dans cette plante.

Le rôle des mouvements provoqués dans la vie des plantes qui les possèdent n'est que rarement assez manifeste pour que nous puissions l'indiquer. Il est bien difficile de dire quel avantage trouve un pied de *Sensitive* à ce que ses folioles se replient et ses pétiotes s'abaissent lorsqu'on irrite une ou plusieurs folioles ou seulement lorsqu'on ébraule fortement le sol autour de l'arbuste. Il est fort possible, sinon probable, que ces mouvements ne procurent aucun avantage à la plante et ne jouent aucun rôle dans l'économie de son existence et ne sont qu'une manifestation de l'état d'organisation particulière grâce auquel la plante jouit des mouvements très utiles de sommeil et de veille que nous avons décrits précédemment. Les mouvements nyctitropiques si étendus de la *Sensitive* exigent des conditions anatomiques spéciales et une irritabilité très délicate, grâce auxquelles la plante devient susceptible de subir l'action de variations même très légères dans les conditions cosmiques. En un mot, pour que la *Sensitive* jouisse de mouvements nyctitropiques, dont les avantages sont indéniables, il faut qu'elle soit très irritable, c'est-à-dire très sensible aux impressions qui lui viennent du dehors. Grâce à cette irritabilité exceptionnelle, elle obéit non seulement aux impressions produites par la température et la lumière, mais encore à toutes celles qui lui peuvent venir du milieu cosmique : le contact des insectes, des grains de sable transportés par le vent, les courants d'air rapides qui forment le vent lui-même, les températures très élevées, etc., et tous autres agents irritants cosmiques, naturels, dont ne diffèrent que fort peu les agents irritants artificiels que nous pouvons expérimentalement faire agir sur la plante.

On doit, sans doute, expliquer de la même façon les mouvements provoqués des étamines des *Sparmannia*, *Cistus*, *Helianthemum*, et autres plantes dans lesquelles les étamines jouissent, à la fois, de mouvements nyctitropiques spontanés et de mouvements provoqués, semblables aux premiers par leur nature, mais ne se produisant que sous l'influence d'un agent irritant. Dans ces fleurs, les mouvements des étamines ne jouent certainement aucun rôle dans la fécondation. Morren a émis, il est vrai, l'opinion que l'écartement des étamines des *Sparmannia* aurait pour rôle de rendre plus facile la dispersion du pollen qui serait empêchée par un écartement trop grand ; mais cette manière de voir ne nous paraît guère soutenable. Il est bien plus probable que les mouvements provoqués de ces organes ne sont que la manifestation exagérée, sous l'influence

d'un irritant très énergique, de l'irritabilité à laquelle ils doivent leurs mouvements spontanés nyctitropiques.

Dans les Synanthérées et les Berbéridacées, les mouvements des filets staminaux paraissent jouer un rôle important dans la fécondation. Dans les Synanthérées, la courbure des étamines met en liberté le pistil et rend son contact beaucoup plus facile aux insectes qui visitent les fleurs, en même temps qu'elle facilite l'ouverture des anthères et l'enlèvement du pollen par les insectes. Dans les Berbéridacées, l'intlexion des filets staminaux est suivie de l'ouverture des anthères et de l'expulsion du pollen, qui est projeté sur le stigmate.

Dans les Scrofulariacées, Bignoniacées, etc., les mouvements des lamelles stigmatiques ont peut-être pour rôle de saisir les grains de pollen déposés par les insectes, mais cela est fort douteux.

Dans ce dernier cas, les mouvements provoqués sont manifestement utiles aux fleurs qui les présentent; mais il ne faudrait pas en conclure qu'il doit en être toujours ainsi. C'est une disposition fâcheuse de l'esprit que celle qui consiste à croire que tout dans la nature est utile et que tous les caractères ou les propriétés des animaux ou des végétaux répondent à un rôle biologique avantageux pour les organismes qui les présentent. Il est, au contraire, absolument certain qu'un grand nombre de caractères présentés actuellement par certaines espèces animales ou végétales ne leur sont d'aucune utilité et souvent même leur sont plus nuisibles qu'utiles. Mais ce n'est pas ici le lieu de discuter cette question¹.

M. L. Crié a fait récemment une observation qu'il nous paraît utile de reproduire et dont nous empruntons le texte à la préface de M. Heckel au livre de Darwin sur *la faculté motrice dans les plantes*.

« Plusieurs Labiées de l'Amérique boréale, appartenant aux genres *Physostegia*, *Brazonia*, *Maehriidea*, devront enrichir la physiologie d'un fait des plus curieux que je signale à l'attention des naturalistes. Ces plantes possèdent des inflorescences en grappes lâches et compactes. Les pédoncules offrent ceci de particulier que, courbés, relevés, portés à droite ou à gauche, à l'aide du doigt, ils ne reprennent qu'au bout d'un temps plus ou moins long leur position normale. Ce phénomène est bien différent de celui qui s'accomplit à l'intérieur des organes en voie d'accroissement quand ils subissent l'action de la pression, de la flexion, etc., les pédon-

¹ Voir, pour ce qui les concerne, DE LANESSAN, *Le Transformisme*.

cules d'un grand nombre de fleurs courbées vers le bas par le poids de celle-ci, conservant cette courbure alors même qu'on leur enlève leur charge. S'accroissant plus tard, sous l'influence de la pesanteur, ils se redressent et soulèvent une charge bien plus forte, c'est-à-dire le poids du fruit développé. C'est ce que montrent la Sylvie (*Anemone nemorosa* L.), Pulsatile (*A. Pulsatilla* L.), *Helleborus foetidus* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Silene nutans* L., *Fritillaria Meleagris* et beaucoup d'autres plantes à fleurs penchées et à fruits dressés. Ces pédicelles ne réagissent donc d'aucune manière contre la force qui a modifié leur orientation dans la grappe. Or, on sait que, dans les autres fleurs, les pédoncules ainsi déplacés reprennent leur position primitive, dès qu'on les abandonne à eux-mêmes. J'ai cru devoir appeler *cataleptiques* les fleurs chez lesquelles j'ai constaté ce phénomène qui rappelle la maladie caractérisée par l'aptitude qu'ont les membres à conserver, pendant toute la durée de l'attaque, l'attitude qu'ils avaient au commencement. Mes premières études et expériences m'ont amené à conclure : 1° que toutes les fleurs d'une même grappe sont cataleptiques; 2° que certaines Labiées de la Caroline et du Texas, voisines des *Physostegia*, semblent avoir perdu dans le temps cette curieuse et particulière manifestation de la vie végétale. Je citerai, en faveur de mon opinion, les fleurs du *Macbridea pulchella* (Ellis), qui ne sont pas cataleptiques en Amérique, mais qui le deviennent lorsque la plante est cultivée dans notre pays. Tels on voit, parmi les plantes grimpantes, certains types qui ont perdu dans le temps l'habitude de grimper. »

Nous avons dit, dès le début de cette étude, que les mouvements provoqués et accidentels différent essentiellement des mouvements spontanés et périodiques en ce qu'ils sont supprimés par les agents anesthésiques, qui, au contraire, sont sans influence sur les mouvements périodiques ou du moins ne suppriment ces derniers qu'en tuant le végétal. Ce fait a été bien mis en relief par un très grand nombre d'expériences de MM. Baillon, Pfeffer, Claude Bernard, Paul Bert, Heckel, etc.

D'après les observations de ces naturalistes, quand on place une Sensitive sous une cloche pleine d'air atmosphérique dans laquelle on fait évaporer du chloroforme ou de l'éther, les folioles ne tardent pas à se montrer insensibles aux excitants qui d'habitude leur font prendre la position de sommeil, tels que le contact, les brûlures, etc. Cependant, si l'on excite la plante et qu'on lui fasse

prendre la position de sommeil avant de l'anesthésier, les folioles, malgré l'anesthésie, reviennent à leur position normale, après quoi elles se montrent insensibles aux excitants, et restent immobiles. Mais, si on replace la plante à l'air libre, sa sensibilité ne tarde pas à reparaître. Elle se comporte donc de la même façon qu'un animal supérieur, un homme, auxquels on fait inhaler du chloroforme ou de l'éther, et c'est aussi par inhalation que ces substances sont absorbées par la Sensitive. Mais, tandis que la Sensitive chloroformisée se montre insensible aux excitants physiques ou chimiques qui, d'habitude, agissent sur elle avec tant de puissance, elle continue à présenter ses mouvements nyctitropiques normaux. C'est seulement si on la laisse séjourner sous la cloche pendant un temps assez long pour qu'elle meure d'asphyxie qu'on parvient à voir disparaître les mouvements nyctitropiques. En d'autres termes, les mouvements nyctitropiques ne disparaissent que quand la plante est morte, tandis que les mouvements provoqués sont suspendus par le chloroforme et reparaissent quand l'action de cette substance cesse de se produire.

Des phénomènes analogues ont été observés dans les fleurs douées de mouvements provoqués et spontanés des *Sparmannia*, *Sapuntia*, *Cistus*, etc. Les premiers de ces mouvements sont supprimés par le chloroforme et l'éther, tandis que les seconds continuent à se produire malgré ces agents, tant que les étamines sont vivantes. M. Baillon, dit à propos des fleurs des *Sparmannia* : « J'ai soumis ces fleurs à l'action d'un anesthésique, et une branche fleurie a été placée dans une cloche où l'air était saturé de vapeurs de chloroforme ; au bout de cinq, dix, quinze minutes, les fleurs placées sous la cloche ont présenté la même intensité de mouvement que celles qu'on avait mises sous une cloche pleine d'air ; mais tandis que ces dernières avaient au bout d'une demi-heure conservé toute leur irritabilité, les fleurs traitées par le chloroforme l'avaient entièrement perdue. Celles-ci ont alors été retirées de la cloche, et, après trois à quatre minutes de séjour à l'air libre, elles avaient recouvré entièrement la propriété motrice. En plaçant au contraire sous la cloche où se trouve le chloroforme les fleurs qui étaient dans l'air pur pendant l'expérience précédente, je constatai qu'elles perdaient beaucoup plus rapidement leur sensibilité que les premières : en dix minutes toute motilité avait disparu. »

Les étamines des Berbéridacées, celles des Synanthéracées et

les lamelles stigmatiques des Scrofulariacées, Bignoniacées, etc., offrent des phénomènes semblables. D'après M. Heckel, il suffit d'exposer les fleurs des *Berberis* et des *Mahonia* pendant six à huit minutes à l'action des vapeurs du chloroforme, pour que les filets staminaux soient complètement insensibilisés. D'après M. Jourdain, l'anesthésie s'était produite, dans un *Mahonia* étudié par lui, au bout d'une minute d'exposition aux vapeurs de l'agent anesthésique; la sensibilité revenait au bout de vingt à trente minutes de retour à l'air libre; quand il prolongeait l'action du chloroforme pendant deux à trois minutes, l'irritabilité ne reparaisait que plus lentement et la mort survenait quand l'anesthésie durait dix à quinze minutes. M. Heckel a pu insensibiliser des fleurs de *Mahonia* et de *Berberis* placées sous l'eau, en procédant de la façon suivante: il laisse tomber avec une pipette « une goutte de chloroforme sur un point de la surface de l'eau placé verticalement au-dessus d'une fleur épanouie. Le chloroforme, en raison de sa densité, venait se loger dans la cupule florale, mais sans produire l'action irritante qu'on remarque, dans l'air, après la même opération et qui se traduit alors par la contraction immédiate de toutes les étamines qui l'ont subie. En quinze minutes environ l'insensibilité est produite; elle se dissipe assez rapidement (dix à seize minutes), surtout si l'on a soin de secouer la fleur, et par conséquent de renouveler les surfaces liquides en contact avec les organes mobiles. » Pour obtenir le même effet avec l'éther qui est moins dense, il faut le mélanger avec l'eau en assez forte proportion, et il faut « beaucoup plus de substance que dans le même espace rempli d'air. »

M. Heckel a pu répéter sur les étamines de ces plantes l'expérience de Cl. Bernard, qui consiste à prolonger la durée de l'anesthésie chloroformique par des injections hypodermiques de chlorhydrate de morphine. La fleur ayant été anesthésiée, il place dans sa cupule une solution de chlorhydrate de morphine, préparée à raison de 1 centigramme de substance par 10 grammes d'eau distillée; puis il pratique sur les filets staminaux quelques incisions, sans lesquelles l'absorption n'a pas lieu; « la période d'insensibilité fut prolongée de quinze minutes environ, et, en renouvelant la dose, ce temps put être porté à plusieurs heures. »

Il est important de faire remarquer que, si l'on excite les étamines des *Berberis* et des *Mahonia*, de manière à déterminer leur inflexion, avant de faire agir le chloroforme, cette substance n'empêche pas les étamines de reprendre leur position naturelle. Il se

produit donc là un phénomène analogue à celui que nous avons déjà signalé à propos de la *Sensitive*, et sur lequel nous devons revenir tout à l'heure, quand nous comparerons l'action que le chloroforme exerce sur les végétaux avec celle qu'il produit chez les animaux.

Le Bromoforme, qui agit sur les animaux à la manière d'un puissant anesthésique, exerce, d'après M. Heckel, une action semblable sur les étamines des *Berberidacées*. Le chloral n'agit qu'à la condition d'être mélangé à un alcali, par exemple avec le carbonate de soude qui le décompose en donnant naissance à du chloroforme. L'oxyde de carbone, qui est un excellent anesthésique des animaux, détermine l'insensibilité des étamines de *Berberis* et de *Mahonia* en dix à quinze minutes, à la condition d'être pur; mélangé à l'air il n'agit pas, d'après M. Heckel. Le Protoxyde d'azote exerce aussi une action anesthésiante marquée. Gœppert attribue au camphre, aux huiles essentielles de thym, de fenouil, de lavande, de térébenthine, etc., et aux vapeurs du mercure, la propriété de suspendre l'irritabilité des étamines des *Berberidacées*, mais M. Heckel refuse à ces substances toute action anesthésiante.

Le chloroforme, l'éther et les autres agents anesthésiques agissent sur les étamines des *Synanthéracées* et sur les lamelles stigmatiques des *Bignoniacées*, *Scrofulariacées*, etc., de la même façon que sur les étamines des *Berberidacées*. Nous n'insisterons donc pas sur les faits relatifs à cette action; ils n'ont pas d'autre intérêt que celui qui s'attache à des détails variables avec les végétaux mis en expérience.

Les autres agents physiques et chimiques, tels que la chaleur, le froid, l'électricité, l'acide carbonique, etc., agissent à peu près de la même façon que chez les animaux.

En comparant l'action exercée par les agents anesthésiques sur les végétaux avec celle qu'ils exercent sur les animaux, on arrive à des résultats de la plus haute importance, parce qu'ils mettent bien en relief l'analogie profonde qui existe entre ces deux sortes d'organismes.

Chez les animaux comme chez les végétaux, les mouvements se montrent de divers ordres: les uns disparaissant sous l'influence des anesthésiques, les autres ne subissant pas du tout l'influence de ces agents.

Chez les animaux, les mouvements indépendants de la volonté,

tels que ceux des intestins, du dartos, etc., c'est-à-dire des muscles desservis par les nerfs provenant du grand sympathique, ne sont pas arrêtés par le chloroforme, tandis que cet agent empêche la production des mouvements volontaires, de ceux qui succèdent à l'excitation du centre nerveux céphalo-rachidien ou des nerfs sensitifs. Cependant, il faut faire à l'égard de ces mouvements la remarque suivante, qui est fort importante : quand on anesthésie un animal après qu'un muscle de la vie de relation, par exemple du bras ou de la jambe, a été mis en contraction, on voit la contraction cesser, et le muscle revenir au repos, dès que l'animal est anesthésié ; à partir de ce moment, on peut exciter le muscle sans déterminer une nouvelle contraction. De ce fait et de celui signalé plus haut, que les mouvements involontaires ne sont pas arrêtés par les anesthésiques, on a conclu que ces substances agissent en suspendant l'irritabilité des agents sensitifs du système nerveux céphalo-rachidien.

On voit, d'après ce que nous avons dit de l'action des anesthésiques sur les végétaux, que leurs mouvements périodiques spontanés peuvent être comparés aux mouvements qui, chez les animaux supérieurs, sont placés sous la dépendance du grand sympathique, tandis que leurs mouvements provoqués sont analogues aux mouvements volontaires des animaux, c'est-à-dire aux mouvements des muscles desservis par le système nerveux céphalo-rachidien. Il faut en conclure aussi que les deux ordres de mouvements offerts par les végétaux sont produits par un mécanisme différent et ont pour siège des parties différentes de l'organe mobile ou, du moins, que cet organe est constitué de telle sorte qu'il puisse perdre la faculté de produire l'un des mouvements tout en conservant celle d'effectuer l'autre.

Malheureusement, ni l'anatomie des organes doués de ces mouvements, ni les observations déjà faites, ne nous fournissent des notions précises sur la façon dont ils sont produits. Nous avons déjà décrit l'organisation des folioles et des pétioles de la *Sensitive* ; M. Heckel a étudié avec le plus grand soin celle des étamines des *Berberidacées*, des *Scrofulariacées*, des *Synanthéracées*, celle des lamelles stigmatiques des *Scrofulariacées*, *Bignoniacées*, etc., sans que ces études soient de nature à éclairer d'une lumière suffisante les obscurités du problème que nous avons à résoudre. Le seul fait intéressant auquel il soit arrivé, est relatif à la disposition qu'affecte le protoplasma dans les cellules des organes qui se

meuvent. D'après ses observations, le protoplasma se condenserait toujours au centre des cellules, et c'est cette contraction qui déterminerait le mouvement de l'organe. En observant sous le microscope un fragment de filet staminal de *Berberis Darwinii*, comprenant des cellules irritables qu'il excitait, M. Heckel dit avoir observé non seulement la contraction du protoplasma, mais encore le plissement en travers des membranes cellulaires, plissement qui disparaissait « par le retour du tissu tout entier à l'état normal ». Il cite encore à l'appui de son opinion l'expérience suivante : « Après avoir provoqué la projection des étamines sur le stigmate de la même Berbéridée, nous avons profité du temps qu'emploie le filet à revenir à sa position normale pour faire une coupe du même tissu, et nous avons eu un lambeau antérieur ; les cellules (de ce lambeau) ont éprouvé un mouvement de contraction et non pas seulement, comme le veut Pfeffer, une soustraction d'eau par les pores, car les membranes d'enveloppe présentent des plis transversaux bien accusés, pendant que les cellules ont perdu au total 1/6 de longueur, ainsi qu'il résulte de nombreuses mensurations faites au micromètre, tant dans les *Berberis* que dans les *Mahonia*, où les phénomènes sont identiques. » Des phénomènes analogues se passent d'après M. Heckel, dans les filets staminodes des Synanthérées.

Ainsi que M. Heckel l'indique dans ce passage, M. Pfeffer applique aux étamines des Berbéridacées, des Scrofulariacées et aux autres organes floraux doués de mouvements provoqués, sa théorie de la turgescence et de l'évacuation de suc cellulaire indiquée plus haut, à propos de la Sensitive, mais M. Heckel fait remarquer que cette théorie n'est pas d'accord avec l'absence complète de méats ou de substance intercellulaire dans les filets staminodaux des Berbéridacées.

L'opinion de M. Heckel présente avec celle de M. Pfeffer plus de traits de ressemblance qu'il ne semble au premier abord. L'un et l'autre admettent qu'à la suite de l'excitation, le protoplasma se contracte ; mais M. Pfeffer croit que cette contraction est toujours suivie de l'expulsion par exosmose d'une certaine proportion de l'eau contenue dans les cellules, ce qui diminue la turgescence de ces dernières et permet leur affaissement sous la pression des cellules de la face opposée qui n'ont rien perdu de leur turgescence. M. Heckel, au contraire, n'admet aucune perte de liquide et attribue la diminution de volume des cellules à la seule contraction

du protoplasma qui, en s'accumulant au centre de la cavité cellulaire et en attirant à lui les membranes, diminuerait la dimension de cette dernière ; de là une courbure de la face de l'organe dans laquelle ces phénomènes se produisent, courbure qui contribue à produire la face opposée dont les cellules n'ont rien perdu de leurs dimensions. Les deux théories admettent donc la diminution de volume des cellules, mais si cette diminution est facile à comprendre avec la perte d'eau qu'admet M. Pfeffer, elle est beaucoup moins compréhensible, si l'on suppose que la cellule ne perd aucune partie de son contenu, car ce contenu, étant liquide ou solide, ne peut guère être susceptible de diminuer de volume dans les proportions que signale M. Heckel.

Le faisceau très fin qui existe au centre des filets staminaux des Berbéridacées ne jouerait, d'après M. Heckel, aucun rôle dans la production des mouvements de ces organes, mais il en serait tout autrement pour ce qui concerne les mouvements des lamelles stigmatiques des Scrofulariacées. Dans ces derniers organes, il admet que les faisceaux sont les parties mobiles par excellence ; c'est par l'excitation du faisceau qu'on détermine les mouvements les plus rapides, et quand il est détruit, ceux-ci deviennent impossibles. Quant à l'élément le plus actif du faisceau, ce serait d'après M. Heckel les trachées, mais les observations qu'il expose ne me paraissent pas suffisantes pour légitimer sa conclusion : « Nous pensons, dit-il, que les trachées sont des organes conducteurs de l'irritabilité (rôle qui leur a été déjà reconnu par M. Ziegler, dans les mouvements des poils des *Drosera*), et qu'en outre elles paraissent être encore l'élément contractile qui détermine le mouvement dans les organes lamellaires irritables. »

En résumé, il nous paraît impossible, dans l'état actuel de la science, d'admettre l'une quelconque des théories qui ont été proposées, pour expliquer les mouvements provoqués des organes végétaux, ayant soin d'ajouter que la même impossibilité existe en ce qui concerne les mouvements de même ordre offerts par les animaux. Dans l'une et l'autre classe d'organismes, nous connaissons la façon dont le phénomène se manifeste à nos yeux, mais quand nous voulons pénétrer dans l'étude des actes intimes, dont le mouvement n'est que la manifestation extérieure, nous sommes arrêtés à la fois par la pauvreté de nos moyens d'exploration et par les difficultés inhérentes au sujet.

Quoi qu'il en soit, ce que nous savons des mouvements des végétaux suffit pour montrer l'analogie profonde qui existe entre ces organismes et ceux qu'on en distingue sous le nom d'*animale*, et pour faire tomber les barrières qui avaient été élevées entre eux par les anciens naturalistes.

Quand on étudie les mouvements présentés par les divers groupes de végétaux, on s'aperçoit très rapidement que les plus inférieurs de ces êtres sont ceux qui, par leurs mouvements et leur sensibilité, se rapprochent le plus des animaux. Nouvelle preuve de ce fait, sur lequel nous aurons à revenir plus tard que, partis d'une souche commune, les deux groupes d'organismes sont allés en divergeant et en devenant d'autant plus différents les uns des autres qu'ils se sont davantage éloignés de leur commun ancêtre.

CHAPITRE X.

DE LA REPRODUCTION DES VÉGÉTAUX.

Nous ne reviendrons pas ici sur les organes qui servent, dans les végétaux, à la reproduction ; cette partie de la question de la reproduction des plantes a été étudiée précédemment avec toute l'étendue que comporte cet ouvrage, nous nous bornerons ici à en envisager la partie physiologique.

Nous avons distingué deux modes distincts de reproduction des végétaux : l'un, dans lequel une partie plus ou moins considérable de l'individu, étant isolée naturellement ou artificiellement, se développe, si les conditions sont favorables, pour produire un individu semblable à celui dont elle faisait partie ; l'autre, dans lequel deux cellules provenant soit de deux parties différentes d'un même individu, soit de deux individus distincts, se fusionnent en une cellule unique qui produit un individu semblable à celui ou à ceux qui ont fourni les cellules reproductrices.

Le premier de ces modes, celui dont nous avons étudié les organes sous le nom de *reproduction asexuée*, ne peut donner lieu qu'à un petit nombre de considérations physiologiques. Je me bornerai à faire remarquer que ce sont toujours des cellules jeunes qui servent à la reproduction asexuée ; l'âge de ces cellules est tantôt très facile à déterminer, parce que l'organe qui les produit est tout entier jeune ; tantôt, au contraire, fort difficile à préciser, parce que l'organe est plus ou moins âgé. Dans le dernier cas, un nombre ordinairement peu considérable de cellules conservent au milieu de leurs voisines qui ont vieilli tous les caractères de la jeunesse : une taille minime, des parois minces, un protoplasma abondant, une nutrition rapide. Si les conditions dans lesquelles se trouve la plante ou l'organe qui les contient sont peu favorables, elles peuvent rester indéfiniment dans l'état que nous venons de décrire ; mais si les conditions du milieu ambiant leur deviennent avantageuses, elles se multiplient avec rapidité et produisent un végétal nouveau, d'abord très rudimentaire, mais qui prend les caractères de ses ancêtres, si les convenances du milieu persis-

tent. Je citerai simplement à l'appui de ces considérations les feuilles des *Bégonia*, qui n'offrent rien de particulier tant qu'elles vivent dans l'air, mais qui, placées sur un terrain humide et dans une atmosphère suffisamment chaude, produisent des bourgeons qui deviennent autant de plantes. Ainsi, pour que ces feuilles servent à la reproduction asexuée, il faut qu'elles soient détachées de la plante mère et tombent sur le sol, mais les bourgeons ne se développent que parce qu'elles conservent jusqu'à l'âge adulte un certain nombre de cellules possédant tous les caractères de la jeunesse. Il n'y a guère d'organe des végétaux supérieurs qui ne puisse servir à la reproduction asexuée quand il présente des cellules de cette sorte et qu'on le place dans des conditions convenables. Dans tous ces cas, l'organe produit un bourgeon assez semblable aux bourgeons normaux du végétal. D'un autre côté, on peut dire, d'une façon générale, que tout bourgeon normal d'un végétal supérieur peut, après isolement, se développer en un végétal semblable à celui qui lui a donné naissance, s'il est placé dans des conditions appropriées à ses besoins. En rapprochant ces deux faits, on est assez naturellement amené à supposer que dans les végétaux pluricellulaires chaque individu constitue en réalité une sorte de colonie formée par autant d'individualités distinctes qu'il y a de bourgeons plus ou moins développés. C'est là une considération qui n'est pas nouvelle, mais que j'ai cru utile de rappeler, quoiqu'elle soit de nature à soulever plus d'une objection qu'il ne me paraît pas utile d'exposer ici.

Les phénomènes physiologiques relatifs à la reproduction sexuée présentent, au point de vue physiologique, une importance beaucoup plus considérable.

La question qui offre le plus d'intérêt est celle qui concerne les procédés à l'aide desquels les cellules reproductrices sont mises en rapport les unes avec les autres. Nous ne reviendrons pas sur ce qui a été dit à cet égard dans un chapitre précédent, relativement aux végétaux inférieurs, dans lesquels l'acte sexuel est réduit à un phénomène de conjugaison. Rappelons seulement que dans un certain nombre d'entre eux, comme les *Vaucheria*, les *Pézizes*, etc., les cellules mâles et les cellules femelles se développent au voisinage les unes des autres, la fécondation se fait d'une façon directe. Comme l'individu est à la fois mâle et femelle, on peut dire qu'il se féconde lui-même. Dans ces végétaux cependant, on

ne peut pas toujours affirmer qu'il en soit ainsi et il peut fort bien être que les anthérozoïdes d'un individu soient transportés soit par l'eau, soit par de petits animaux, sur les organes femelles d'un autre individu ; mais nous ne connaissons pas d'observations relatives à ce fait et nous ignorons si la fécondation croisée est fréquente chez les végétaux inférieurs monoïques et si elle leur est plus avantageuse que la fécondation directe ou autofécondation. Il nous est seulement permis de le supposer en nous appuyant sur les connaissances positives que nous possédons relativement aux végétaux supérieurs.

Chez ces derniers, on peut affirmer, d'une part, que toutes les conditions de l'organisation tendent à contrarier l'autofécondation, et d'autre part, que la fécondation croisée est plus favorable à l'espèce que l'autofécondation.

Un grand nombre de faits bien observés démontrent d'une manière certaine l'exactitude de la première proposition.

En premier lieu, nous savons déjà qu'il existe un très grand nombre de plantes dioïques, c'est-à-dire dans lesquelles chaque individu ne produit qu'une seule espèce d'organes sexuels, les uns produisant des cellules mâles, les autres des cellules femelles. Des familles entières de végétaux Phanérogames présentent ce caractère qu'il n'est pas rare de rencontrer parmi les Cryptogames, même inférieurs.

Un grand nombre d'autres plantes sont monoïques, c'est-à-dire que les cellules sexuées, mâles et femelles, sont réunies sur un même individu, mais portées par des organes différents et plus ou moins éloignés les uns des autres. Beaucoup d'Algues et de Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et un grand nombre d'Angiospermes présentent ce caractère.

Dans toutes les autres plantes, les cellules mâles et femelles sont réunies sur un même point, dans la même fleur, c'est-à-dire sur un même rameau, mais elles sont encore portées par des organes différents ; les étamines et les pistils, ainsi que les cellules reproductrices qu'ils contiennent, sont soumis à des conditions de développement, de taille, de rapports, etc., qui, dans un très grand nombre de cas, rendent impossible la fécondation des cellules femelles d'une fleur par les cellules mâles de la même fleur.

Il n'existe d'ailleurs, en réalité, entre ces plantes, dites hermaphrodites, et les plantes monoïques que des différences de degré

dans le rapprochement des organes qui portent les cellules femelles et les cellules mâles, et toutes les transitions se présentent entre les premières et les secondes. Il nous suffira, pour démontrer l'exactitude de ce fait important, de rappeler quelques exemples. Le degré le plus élevé de la monoïcité est offert par les plantes dont les organes mâles et femelles sont très éloignés les uns des autres et portés par des branches différentes. On peut citer parmi ces plantes un certain nombre de Gymnospermes, comme le Sapin, dont les branches supérieures presque seules portent des fleurs femelles, tandis que les branches inférieures présentent presque uniquement des fleurs mâles. Je ferai remarquer en passant que, dans ce cas, les fleurs mâles étant situées au-dessous des fleurs femelles, la pesanteur éloigne le pollen de ces dernières; il est donc indispensable qu'un agent de transport amène les cellules mâles au contact des cellules femelles. Cet état est par conséquent très voisin de la dioïcité. Dans le Ricin, qui est également monoïque, les fleurs mâles et les fleurs femelles sont réunies au sommet d'une branche, mais toutes les fleurs femelles occupent le sommet du rameau, tandis que les fleurs mâles sont insérées sur sa base. Malgré le rapprochement des fleurs, la fécondation des fleurs femelles d'un rameau par les mâles du même rameau est à peu près impossible.

Certaines Composées liguliflores offrent une forme remarquable de transition entre l'organisation hermaphrodite et l'organisation monoïque, le même réceptacle portant, au centre, des fleurs hermaphrodites, et, à la périphérie, des fleurs femelles. La disposition est telle, dans ce cas, que la fécondation des fleurs femelles par le pollen des fleurs hermaphrodites est presque toujours plus facile que ne l'est l'autofécondation des fleurs hermaphrodites elles-mêmes.

Dans certaines plantes de la famille des Euphorbiacées, les organes mâles et les organes femelles sont tellement rapprochés, qu'un grand nombre de botanistes les considèrent, avec M. Baillon, comme portés par la même fleur, en sorte que les plantes sont hermaphrodites; mais, en même temps, comme les organes femelles et mâles sont parfois entourés d'une sorte de périanthe rudimentaire, d'autres botanistes considèrent comme une inflorescence monoïque ce que M. Baillon regarde comme une seule fleur hermaphrodite. En réalité, la séparation entre l'hermaphroditisme et le monoïcisme est, dans ces plantes, si peu visible, qu'on peut les considérer comme servant de passage entre les deux formes d'organisation. La fécondation des organes femelles

par les organes mâles est d'ailleurs presque toujours rendue difficile, sinon impossible, par la disposition qu'affectent ces organes les uns par rapport aux autres ; les organes femelles pendent souvent en dehors de la fleur et loin des organes mâles.

Entre ces fleurs et celles des Euphorbes, il n'y a pas d'autre différence que l'absence absolue d'appendices foliaires autour des organes mâles, de sorte que les fleurs des Euphorbes peuvent être regardées comme de véritables fleurs hermaphrodites. Mais chez elles aussi la fécondation des organes femelles d'une fleur par les organes mâles de la même fleur est rendue très difficile, sinon tout à fait impossible, par la longueur des organes femelles, qui est beaucoup plus considérable que celle des organes mâles.

Dans les fleurs hermaphrodites dont il nous reste à parler, l'autofécondation est rendue habituellement très difficile ou même tout à fait impossible par des conditions variées.

La plus habituelle et la plus efficace de ces conditions consiste en ce que les organes mâles et femelles ne parviennent pas en même temps à maturité, le pollen étant mûr et propre à la fécondation, tandis que les ovules sont encore incapables d'être fécondés, ou, au contraire, les ovules étant aptes à la fécondation, tandis que le pollen de la même fleur n'est encore qu'imparfaitement formé. On a donné à ce phénomène le nom de *dichogamie* ; il a pour conséquence nécessaire de rendre impossible l'autofécondation, mais il permet la fécondation des fleurs d'un *individu* par celles du même individu ; il réalise, en fait, les conditions de la monœcie, puisque chaque fleur, quoiqu'hermaphrodite, ne peut jouer que le rôle de mâle ou de femelle par rapport à une autre fleur. La dichogamie existe chez la plupart des plantes Angiospermes à fleurs hermaphrodites, dans la plupart des prothalles des Fougères, dans les Characées hermaphrodites et peut-être dans un grand nombre d'Algues et de Mousses hermaphrodites.

Les plantes dichogames se divisent naturellement en deux groupes : 1^o celles dont les organes mâles arrivent à maturité avant les organes femelles, on les a nommées *protandriques* ; citons les Ombellifères, les Composées, les Campanulacées, les Labiées, les Digitales, les Mauves, les *Geranium*, les *Erodium*, les *Epilobium*, etc. ; 2^o celles dont les organes femelles arrivent à maturité avant les organes mâles ; citons : *Scrophularia nodosa*, *Plantago media*, *Luzula pilosa*, *Anthoxanthum odoratum*, etc.

Une autre condition très fréquente et de nature à rendre l'au-

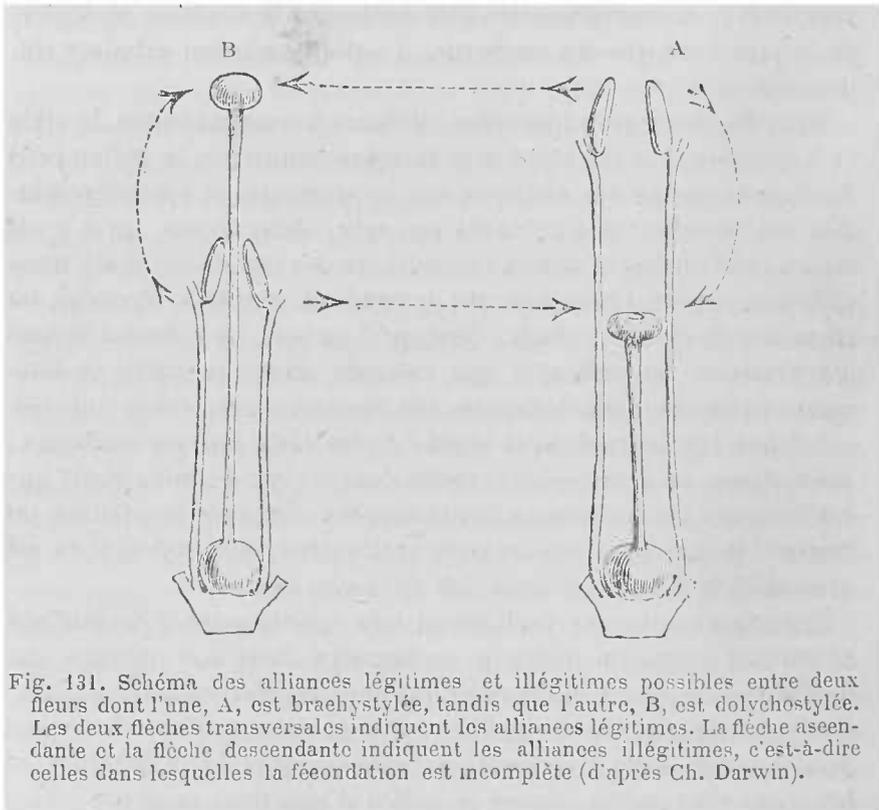
tofécondation difficile ou impossible est celle qui consiste dans l'inégalité de longueur des organes mâles et femelles. Si, par exemple, le style est long et les étamines courtes, le pollen ne peut pas, naturellement, parvenir des anthères au stigmate qui est situé plus haut. Si, au contraire, le style est plus court que les étamines et que la fleur reste dressée, l'autofécondation est facile ; mais il n'est pas rare que dans ce cas les fleurs se penchent vers le sol et se renversent de telle sorte que le stigmate se trouve placé plus haut que les anthères ; l'autofécondation est alors impossible.

Dans un assez grand nombre de fleurs hermaphrodites, le style et les étamines ayant à peu près la même longueur, le pollen peut facilement passer des anthères sur le stigmate et l'autofécondation est possible ; mais il n'est pas rare, dans ce cas, qu'il y ait dichogamie ou que le pollen présente un des caractères dont nous parlerons tout à l'heure et qui le rendent inapte à féconder les stigmates de la même fleur. Quoi qu'il en soit, on a donné le nom d'*hétérostylie* au caractère qui consiste dans l'inégalité de longueur du style et des étamines. On nomme *macrostylées* ou *dolichostylées*, les fleurs dont le style est plus long que les étamines ; *microstylées* ou *brachystylées* celles dont le style est plus court que les étamines. Dans un assez grand nombre d'espèces de plantes, on trouve des individus macrostylés et d'autres microstylés, il en est ainsi dans le *Linum perenne*, les *Primula*, etc.

Les expériences très précises et très nombreuses d'Hildebrand et surtout celles de Darwin, consignées dans son ouvrage sur *les Formes des fleurs*, établissent que dans les plantes hétérostylées, indépendamment de la difficulté que le pollen d'une fleur peut avoir à parvenir sur le stigmate de la même fleur, la fécondation est beaucoup plus active, quand le pollen d'une fleur microstylée est porté sur le stigmate d'une fleur macrostylée et réciproquement, que quand le pollen agit soit sur le stigmate de la fleur par laquelle il a été produit, soit sur le stigmate d'une fleur de même nature. Quant aux fleurs isostylées, elles exigent, pour être complètement fécondées, le pollen de fleurs macrostylées ou microstylées.

Pour apprécier la valeur fécondatrice d'un pollen, on compte les fruits produits par toutes les fleurs fécondées à l'aide de ce pollen et les graines que ces fruits contiennent, ou bien encore, au lieu de compter les graines, on les pèse.

L'exemple suivant, emprunté à Darwin, suffira pour donner une excellente idée de la nature des expériences dont nous venons de parler. Darwin féconde vingt-deux fleurs macrostyles de *Primula veris* avec le pollen de fleurs microstyles provenant de pieds différents de la même espèce ; il récolte, sur ces vingt-deux fleurs, quinze capsules, dont quatorze bonnes, c'est-à-dire contenant des graines ; le poids des graines contenues dans ces



quatorze capsules est 572 milligrammes, ce qui donne par le calcul 45,03 de graines pour cent capsules. D'autre part, il féconde vingt fleurs macrostyles par leur propre pollen ; il n'obtient que huit capsules, dont cinq seulement sont bonnes ; les graines de ces cinq capsules ne pèsent que 136 milligrammes, ce qui donne 25,73 pour cent capsules. On voit manifestement, par ces deux expériences, que les fleurs macrostyles ont été beaucoup mieux fécondées par le pollen des fleurs microstyles que par le pollen des fleurs macrostyles. Cela fait dire à Darwin que l'union des fleurs macrostyles avec les fleurs microstyles est *légitime*, tandis que

celle des fleurs microstyles entre elles est *illégitime*, la légitimité étant appréciée d'après les résultats de la fécondation.

Dans une série parallèle d'expériences opérées avec la même espèce de plantes, il féconde treize fleurs microstyles par le pollen de fleurs macrostyles ; il obtient douze capsules dont onze bonnes contenant 318 milligrammes de graines, c'est-à-dire 25,86 de graines pour cent capsules. D'autre part, il féconde quinze fleurs microstyles par le pollen de fleurs microstyles ; il obtient seulement huit capsules dont six bonnes, contenant 117 milligrammes de graines, c'est-à-dire 12,05 de graines pour cent capsules.

Il est facile de voir que les fleurs microstyles sont moins fécondées par le pollen des fleurs microstyles que par le pollen des fleurs macrostyles ; il en conclut que l'union des fleurs microstyles entre elles est illégitime, tandis que l'union des fleurs microstyles et des fleurs macrostyles est légitime.

Les expériences de même ordre répétées avec un grand nombre de plantes hétérostylées donnent des résultats toujours semblables et justifient pleinement la conclusion générale formulée plus haut, conclusion qui peut être résumée avec Sachs de la façon suivante : « La fécondation réussit le moins possible lorsque le pollen d'une fleur est transporté sur un stigmate situé, dans une autre fleur, à la même hauteur que l'anthère d'où ce pollen procède. »

Le *Lithrum Salicaria*, l'*Oxalis speciosa* et un certain nombre d'autres espèces des genres *Lithrum* et *Oxalis* offrent non seulement les deux formes de fleurs hétérostylées dont nous venons de parler, mais même une troisième forme désignée sous le nom de *mésostylée*. Nous devons dire quelques mots de cette forme ; nous prendrons pour cela comme exemple le *Lithrum Salicaria*. L'androcée se compose, dans cette plante, de douze étamines, dont six longues et six courtes : le style est simple, cylindrique, terminé par un stigmate en forme de tête. Dans la forme macrostylée ou dolichostylée, le style est beaucoup plus long que les six grandes étamines ; dans la forme microstylée ou brachystylée il est plus court que les six petites étamines ; dans la forme mésostylée il est intermédiaire aux six grandes et aux six petites étamines. Les expériences de Darwin ont montré que le pollen des étamines de ces trois formes n'agit efficacement que quand il est porté sur un stigmate d'une autre forme occupant la même hauteur que les étamines productrices de ce pollen. Il y a union légi-

time: 1° entre les grandes étamines de la forme mésostylée et de la forme microstylée et le stigmate de la forme macrostylée; 2° entre les grandes étamines de la forme macrostylée et le stigmate de la forme mésostylée; 3° entre les petites étamines de la forme et microstylée le stigmate de la forme mésostylée; 4° entre les petites étamines de la forme macrostylée et de la forme mésostylée et le stigmate de la forme microstylée; toutes les autres unions sont illégitimes, c'est-à-dire que le pollen n'exerce qu'une action fécondatrice plus ou moins réduite.

Darwin s'est efforcé de rechercher à quoi tenait le peu d'action exercé par le pollen dans les unions qu'il nomme *illégitimes*.

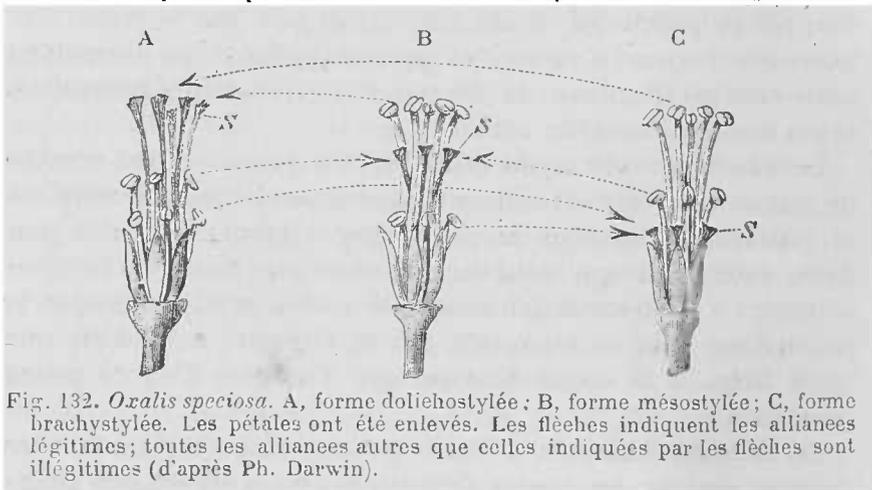


Fig. 132. *Oxalis speciosa*. A, forme doliehostylée; B, forme mésostylée; C, forme brachystylée. Les pétales ont été enlevés. Les flèches indiquent les alliances légitimes; toutes les alliances autres que celles indiquées par les flèches sont illégitimes (d'après Ph. Darwin).

Il a constaté que dans certains cas les grains de pollen des formes microstylées et macrostylées n'avaient ni le même aspect ni la même dimension. Dans une espèce de *Furcraea*, plante de la famille des Rubiacées, le pollen de la forme microstylée est beaucoup plus gros que celui de la forme macrostylée et il est couvert de tubercules coniques, tandis que celui de la forme macrostylée est lisse. Comme les étamines de la forme brachystylée sont très élevées au-dessus de l'ouverture du tube de la corolle, Fritz Müller « fait remarquer, dit Darwin, que cette différence entre les grains polliniques est toute propice à la plante, car si les grains des étamines saillantes propres à la forme brachystylée étaient mûrs, ils pourraient être enlevés par le vent et se perdre, tandis que les pointes dont leur surface est recouverte, déterminant leur cohésion, favorise en même temps leur adhérence au corps velu des insectes, qui se bornent à frôler ces étamines pen-

dant qu'ils visitent les fleurs. D'autre part, les grains glabres des fleurs dolichostylées sont enfermés avec sécurité dans le tube de la corolle où ils ne peuvent être enlevés par le vent et où ils ne peuvent manquer d'être appliqués contre la trompe d'un insecte laquelle, dans son mouvement d'introduction, presse nécessairement contre les anthères incluses. » Dans le *Primula vulgaris*, la forme dolichostylée possède des grains de pollen manifestement moins larges proportionnellement à leur longueur que ceux de la forme brachystylée. Dans le *Primula sinensis* les grains de pollen de la forme brachystylée sont pour la taille, par rapport à ceux de la forme dolichostylée, comme 100 est à 37, mais ils sont moins transparents.

Dans l'*Hottonia palustris* les grains de pollen de la forme brachystylée sont à ceux de la forme dolichostylée comme 100 est à 64, et ils sont plus grossièrement granuleux et plus bruns. Dans le *Linum grandiflorum* on peut établir la même différence entre les grains polliniques des deux formes, etc. Je ne veux pas multiplier ces faits, qu'il suffit de signaler à l'attention du lecteur pour qu'il en comprenne l'importance.

Il existe aussi très fréquemment des différences marquées entre les papilles stigmatiques des formes brachystylées et dolichostylées. Mais ce qu'il importe surtout de noter, c'est que dans le cas d'unions illicites entre les fleurs hétérostylées, la faible intensité de l'action fécondatrice paraît être due à ce que les grains de pollen tombés sur le stigmate de la forme qui ne leur convient pas ne se gonflent pas et ne produisent pas de tube pollinique, tandis qu'ils se développent rapidement sur le stigmate de la forme convenable. Ce fait a été très nettement décrit par Darwin à propos du *Lilium grandiflorum* : « Les grains polliniques des fleurs brachystylées, dit-il, placés sur les stigmates des fleurs dolichostylées, émettent une foule de tubes polliniques après un intervalle de cinq à six heures et en pénètrent finalement le tissu à une grande profondeur ; après vingt-quatre heures, les stigmates ainsi sillonnés changent de couleur, s'enroulent sur eux-mêmes et paraissent être à demi flétris. D'autre part, des grains polliniques d'une fleur brachystylée placés sur des stigmates de la même forme n'émettent aucun tube, après vingt-quatre heures d'intervalle et même après trois jours, on voit au plus trois ou quatre grains sur un grand nombre émettent-ils leurs tubes, et encore ceux-ci ne paraissent-ils pas pénétrer pro-

fondement le tissu stigmatique, puisque les stigmates eux-mêmes restent colorés et dressés. »

D'après cette observation et un très grand nombre d'autres concordantes, il est permis de supposer que dans tous les cas d'union illégitime l'absence de fécondation ou son imperfection sont dues à ce que le pollen ne se développe pas sur le stigmate, mais on ne peut pas dire à quoi tient cette absence de développement.

Certaines espèces de plantes à fleurs hétérostylées, notamment les espèces de *Primula*, présentent très fréquemment des individus à fleurs *isostylées*, c'est-à-dire dans lesquels les étamines et le style ont la même dimension et dont le pollen est apte à féconder les ovules de la même fleur. Il est important de remarquer que les formes isostylées sont plus fréquentes dans la culture qu'à l'état sauvage. Darwin considère les formes isostylées comme produites par la combinaison des deux autres formes ; il s'appuie pour cela sur les caractères tirés de la forme des stigmates, des grains de pollen et du point d'insertion des étamines.

Il est également assez fréquent de trouver, sur les plantes qui produisent des fleurs hétérostylées, d'autres fleurs plus petites, parfois cachées dans le sol, toujours plus ou moins atrophiées, ne s'ouvrant jamais, et cependant contenant des anthères et un pistil bien conformés, et capables de donner par autofécondation des graines fertiles. On a donné à ces petites fleurs l'épithète de *cleistogames*. L'*Oxalis acetosella*, par exemple, produit de grandes fleurs aériennes, hétérostylées, et de petites fleurs cleistogames, souterraines, qui se développent au moment où les premières mûrissent leurs fruits. Il en est de même pour les *Viola odorata*, *elatina*, *canina*, *mirabilis*, etc., le *Spekularia perfoliata*, etc. La même plante possède dans ce cas des fleurs qui exigent une fécondation croisée et des fleurs qui jouissent de la propriété d'autofécondation.

Les plantes à fleurs dichogames ou hétérostylées ne sont pas les seules chez lesquelles l'autofécondation soit difficile ou impossible. Il y a encore un grand nombre d'autres fleurs hermaphrodites dans lesquelles le pollen se montre incapable de féconder les ovules produits à côté de lui, quoiqu'il tombe facilement sur le stigmate. Le *Corydalis cava*, l'*Oncidium microchilum* sont dans ce cas. Dans la première de ces plantes, pour que la fécondation soit complète il faut que le pollen d'une fleur soit porté sur le

stigmate d'une fleur produite par un pied différent ; la fécondation n'est qu'incomplète s'il est appliqué sur le stigmate d'une autre fleur du même pied, et elle est nulle sur le stigmate de la fleur qui a produit le pollen. Le *Corydalis cava* est donc physiologiquement dioïque, puisque les fleurs de chaque individu ne peuvent féconder que les fleurs d'un individu différent. L'*Oncidium microchilum* est physiologiquement monoïque ; les fleurs mêmes d'un même pied peuvent se féconder l'une l'autre, mais la fleur, quoique hermaphrodite, ne peut pas se féconder elle-même.

Dans un grand nombre de fleurs hermaphrodites, le pollen d'une fleur déterminée serait capable de féconder les ovules de la même fleur, mais il en est empêché par des dispositions mécaniques variables. Dans les Asclépiadées, par exemple, les anthères entourent le style, sont accolées à lui, et les grains de pollen forment des masses solides qui ne peuvent pas tomber sur le stigmate ; dans les Orchidées, le stigmate est également placé de façon à ce que les masses polliniques ne puissent pas venir à son contact.

Tout ce que nous venons de dire montre que les dispositions destinées à empêcher l'autofécondation sont assez variées, nombreuses et répandues, pour que l'autofécondation soit en réalité fort rare. Elle existe cependant dans un assez grand nombre de plantes à fleurs hermaphrodites. Nous avons déjà dit qu'elle était constante dans les fleurs chéistogames ; elle est également habituelle chez un grand nombre de plantes du petit groupe des Fumariacées, dans le *Canava indica*, le *Linum usitatissimum*, etc. Dans toutes ces plantes on a constaté non seulement que le pollen tombe facilement sur le stigmate de la même fleur, mais qu'il est capable de féconder les ovules. Dans les Berbéridacées, les mouvements des étamines, que nous avons décrits dans un précédent chapitre, sont de nature à faciliter l'autofécondation, etc. Mais dans tous ces cas, la fécondation croisée est également possible et sans nul doute fréquente, le pollen d'une fleur pouvant être porté sur le stigmate d'une autre fleur par les insectes.

La seule constatation des dispositions variées à l'aide desquelles l'autofécondation est rendue, soit impossible, soit difficile, suffirait pour nous faire admettre *à priori* que ce mode de fécondation est désavantageux pour les plantes ou du moins qu'il est beaucoup moins avantageux que la fécondation croisée. Nous savons, en effet, que dans la lutte pour l'existence les caractères

avantageux assurent la persistance des individus, des variétés et des espèces qui les présentent, tandis que les caractères désavantageux entraînent la destruction des individus qui les possèdent et par suite leur propre disparition. Mais les observations et les expériences directes faites par Darwin, Hildebrand, H. Müller, etc, confirment l'opinion que nous venons d'émettre et mettent hors de doute la supériorité de la fécondation croisée sur l'autofécondation. Je me bornerai à citer un petit nombre des faits les mieux constatés.

Nous avons déjà parlé plus haut des expériences faites par Darwin sur la fécondation des fleurs hétérostylées ; nous avons dit que les fleurs fécondées par croisement produisent un nombre plus considérable de graines que les fleurs autofécondées. Ajoutons que, d'après Darwin, les graines produites par le croisement donnent des plantes plus vigoureuses et plus fécondes que les graines issues de l'autofécondation.

En appliquant à des plantes très diverses un mode d'observation analogue à celui qu'il avait employé pour les plantes hétérostylées, Darwin s'est assuré que dans toutes les plantes hermaphrodites les graines sont plus nombreuses, quand la fleur a été fécondée par le pollen provenant d'un autre individu de la même espèce, que quand elle a été fécondée par le pollen d'une fleur du même pied. Les graines de la première catégorie donnent des plantes plus vigoureuses que celles de la seconde. Il a constaté en outre que les individus croisés, c'est-à-dire les plantes issues de graines obtenues par croisement, sont plus vigoureux, si le pied qui a fourni le pollen vit dans un autre jardin ou, pour me servir de l'expression de Darwin, s'il appartient « à un autre rameau ». Les jardiniers connaissent fort bien depuis longtemps ce fait, car ils ont soin, pour améliorer leurs produits, de remplacer de temps à autre les graines d'une localité déterminée, par d'autres graines provenant de localités éloignées et de plantes vivant dans des conditions aussi différentes que possible. Le fait suivant est nettement démonstratif. « Des plants d'*Ipomœa*, dit Darwin, furent entre-croisés pendant neuf générations successives, puis ils furent de nouveau entre-croisés et, en même temps, croisés par un rameau nouveau, c'est-à-dire par une plante provenant d'un autre jardin ; la descendance issue de ce dernier croisement fut en hauteur, à celles des plantes entre-croisées, comme 100 est à 78, et en fécondité comme 100 est à 51. »

D'autres expériences montrent encore que le croisement entre individus appartenant à des variétés différentes de la même espèce est très avantageux aux plantes ; il produit des individus plus vigoureux que les variétés génératrices. L'exemple suivant est très probant. « Récemment, dit Darwin en parlant du *Pisum sativum*, M. Laxton a pratiqué de nombreux croisements, et tout le monde fut étonné de la vigueur et de la beauté des nouvelles variétés qu'il avait ainsi obtenues et qu'il fixa ensuite par sélection. Il me donna des graines de pois produites par le croisement de quatre variétés distinctes, et les plants ainsi obtenus devinrent extraordinairement vigoureux, car ils dépassaient de 0^m,305, 0^m,610 et même 0^m,915 les formes génératrices, qui furent obtenues côte à côte, dans le même temps. N'ayant pas pris leur mesure à ce moment-là, je ne peux donner ici exactement leurs proportions, mais j'estime qu'elle a été au moins de 100 à 75. Une expérience semblable fut faite subséquemment avec deux autres pois provenant d'un croisement différent, et le résultat fut à peu près le même. Par exemple, un semis résultant du croisement entre le *pois gousse pourpre* et *l'érable*, planté dans une terre pauvre, parvint à la hauteur extraordinaire de 2^m,90, tandis que le plus grand plant donné par l'une ou par l'autre variété génératrice (particulièrement le pois gousse pourpre) mesura seulement 1^m,50 de haut ; ils furent donc entre eux comme 100 est à 60. »

On sait qu'en dehors des limites de l'espèce la fécondation croisée ne produit pas de bons résultats et qu'elle devient même habituellement impossible entre plantes appartenant à des genres différents. Cependant on a obtenu des hybrides même dans cette dernière condition. On en obtient d'habitude plus facilement entre espèces du même genre et les individus obtenus sont souvent même très vigoureux, mais souvent aussi ils sont inféconds. Il est permis d'attribuer ce fait aux différences créées dans les produits sexuels par les conditions cosmiques auxquelles ont dû être soumises d'innombrables séries de générations d'une variété déterminée avant que cette variété devienne une espèce véritable. Ces conditions persistantes ont modifié assez profondément les organismes pour que les produits sexuels de deux espèces véritables, quoique capables de se féconder réciproquement, ne puissent pas produire d'individus féconds. Mais, quand on soumet deux espèces déterminées de plantes ou d'animaux à des conditions sembla-

bles pendant un temps fort long, on rend plus facile leur croisement, et l'on pourrait peut-être même arriver à rendre leurs hybrides indéfiniment féconds. On sait aujourd'hui qu'il est beaucoup plus facile de croiser des espèces animales domestiques que des espèces sauvages et que les hybrides obtenus avec les espèces domestiques sont plus féconds que les hybrides des espèces sauvages ; mais les expériences relatives à cet ordre de phénomènes ne sont encore que trop peu nombreuses, pour qu'on puisse en tirer des conclusions certaines. Elles suffisent cependant pour faire croire qu'en cultivant, dans des conditions identiques, deux espèces de plantes qui actuellement ne donnent que des hybrides inféconds, on finirait par obtenir des générations capables de donner, par l'hybridation, des individus indéfiniment féconds et indéfiniment fécondables par les espèces génératrices. L'action puissante exercée par les conditions cosmiques sur les éléments générateurs est démontrée par ce fait, que des plantes, incapables dans leur pays natal de produire des graines par autofécondation, se comportent tout différemment et se montrent puissamment autofécondes quand on les transporte dans un autre pays.

Les avantages de la fécondation croisée entre individus de la même variété, sur l'autofécondation, sont indirectement établis par certaines expériences de Darwin, dans lesquelles des plantes améliorées par le croisement furent très rapidement affaiblies par l'autofécondation. « C'est certainement, dit-il, un fait surprenant que de voir certaines plantes, telles que *Viola tricolor*, *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus scoparius*, *Cyclamen persicum*, etc. qui avaient été naturellement croisées pendant plusieurs générations antérieures ou même pendant toutes ces générations, souffrir à un extrême degré d'un seul acte d'autofécondation. » Mais Darwin fait remarquer que les dommages causés par l'autofécondation ne s'accroissent probablement pas très rapidement et il ajoute :

Après que les plants ont été propagés par autofécondation pendant plusieurs générations, un simple croisement avec un rameau nouveau ramène en eux leur vigueur primitive ; nous avons de ce fait un résultat analogue dans nos animaux domestiques. »

Ces faits concordent avec la difficulté qu'éprouvent les espèces différentes à produire, par leur accouplement, des hybrides féconds. D'une part, en effet, l'autofécondation empêche les plantes de

prendre sous l'influence du croisement des dimensions disproportionnées avec celle des générateurs et, d'autre part, le croisement les empêche de subir la dégénération qui suivrait l'auto-fécondation trop longtemps répétée. Or, dans la nature, l'auto-fécondation et le croisement se produisent chez la plupart des végétaux d'une manière alternative ou simultanée. Ajoutons que la reproduction asexuée, qui est si puissante dans un grand nombre de végétaux, s'ajoute aux causes précédentes, pour contribuer à la fixation des espèces. Si donc celles-ci sont sans cesse sollicitées à varier par les conditions cosmiques, elles sont sollicitées, en même temps, à persister par les modes de multiplication auxquels elles sont soumises.

Il nous reste maintenant à étudier les procédés à l'aide desquels s'effectue, d'une part, la fécondation directe, d'autre part, la fécondation croisée, dont vous venons de constater la fréquence et l'importance.

Nous savons déjà que dans un grand nombre de végétaux inférieurs la fécondation s'effectue à l'aide de cellules mâles mobiles et de cellules femelles toujours immobiles. Lorsque ces végétaux sont aquatiques, comme un grand nombre d'Algues inférieures, comme les *Fucus*, les Floridées, les Characées, etc., les mouvements des cellules mâles sont aussi faciles que possible, et pourvu que ces éléments soient beaucoup plus nombreux que les cellules femelles, ils ont toutes les chances désirables de rencontrer les cellules qu'ils ont pour mission de féconder. Cette rencontre est souvent facilitée, par le fait que les cellules reproductrices mâles et femelles se développent dans le voisinage les unes des autres et que les plantes qui les portent se trouvent réunies en grand nombre dans un même lieu. Dans ces cas, la reproduction sexuée joue incontestablement un rôle important dans la multiplication des végétaux.

Mais les conditions dont nous venons de parler sont loin d'être offertes par tous les végétaux inférieurs aquatiques. Un assez grand nombre d'entre eux sont dioïques, ou bien, s'ils sont monoïques, ils ne produisent pas exactement à la même époque les éléments mâles et les éléments femelles. Dans ce cas, les cellules mâles doivent faire souvent un trajet assez long dans l'eau, avant de rencontrer les cellules femelles ; elles sont par conséquent exposées à de nombreuses chances d'accidents et de perte, et beaucoup succombent avant d'avoir rempli leurs fonctions physiologiques.

Dans ces cas, la reproduction sexuée joue un rôle beaucoup moins considérable dans la multiplication ; elle n'est pour ainsi dire qu'accidentelle, et ne se produirait même presque jamais si elle n'était favorisée par des conditions spéciales, parmi lesquelles figurent en première ligne les courants, l'agitation des eaux, et aussi les animalcules aquatiques. Il n'est pas permis de douter que les courants, les mouvements des vagues, les marées, jouent un rôle important dans le transport des éléments mâles des *Fucus* et des Floridées, au contact des éléments femelles de ces plantes. Des recherches récentes de Dodel-Port ont également mis hors de doute le rôle des Infusoires dans le transport des anthérozoïdes immobiles des Floridées. Les Infusoires qui vivent au milieu de ces Algues, se chargent des éléments mâles et les portent sur les organes femelles, qu'ils visitent ensuite, de la même façon que les Insectes transportent le pollen d'une fleur sur le stigmate d'une autre fleur. D'autres animaux aquatiques aident, sans doute, les Infusoires dans cette fonction et facilitent les rapports des éléments mâles avec les éléments femelles ; mais, malgré tous ces auxiliaires, il est probable que les éléments mâles ne sont que rarement mis en situation de remplir leurs fonctions, car la reproduction sexuée ne joue dans la plupart des plantes aquatiques inférieures qu'un rôle très minime ; elles ne se multiplient guère que par les procédés divers de reproduction sexuée que nous avons expliqués dans la première partie de cet ouvrage.

Nous savons que les végétaux inférieurs aquatiques ne sont pas les seuls dont les éléments mâles soient mobiles. Les Fougères, les Mousses, les Hépatiques, les Equisétacées, les Rhizocarpeés, qui toutes sont des plantes aériennes, produisent des cellules mâles mobiles et par conséquent capables de se porter à la rencontre des cellules femelles ; mais la condition de leur mobilité est la présence d'une certaine quantité d'eau à la surface des organes qui leur donnent naissance ; comme cette eau contient toujours une grande quantité d'Infusoires et d'autres animalcules de toutes sortes, il est permis de supposer que le transport des éléments mâles s'effectue en grande partie par l'intermédiaire de ces organismes. Malgré cela, la reproduction sexuée est peut-être moins importante encore chez ces organismes que chez les végétaux inférieurs tout à fait aquatiques. On sait quelle immense quantité de spores produit un pied de Fougère, mais on sait aussi qu'un petit nombre seulement de ces spores se

trouveront dans des conditions favorables pour produire des prothalles et que parmi ces prothalles un nombre très minime produira des individus nouveaux. Dans la plupart, en effet, la fécondation des éléments femelles par les anthérozoïdes ne se produit pas. Un fait signalé par MM. Bureau et Poisson met bien en relief le peu d'importance relative qu'ont les spores des Cryptogames vasculaires. Une roche de l'île de la Réunion, ayant plus d'un mètre d'épaisseur et formant le sol de deux cavernes situées à 1200 mètres d'altitude, est entièrement formée de spores d'une Polypodiacée.

Les végétaux supérieurs, les Phanérogames, qui vivent dans l'eau, maintiennent presque toujours leurs fleurs en dehors de l'eau et se trouvent par conséquent placés, au point de vue de la fécondation, dans des conditions analogues à celles que nous aurons à étudier dans les Phanérogames terrestres. Quelques-uns cependant jouissent peut-être de modes spéciaux, différents, de fécondation. On ne sait guère, notamment, comment se fait l'autofécondation chez les *Zostera*, les *Ruppia* et la plupart des Naiadées dont les fleurs sont couvertes par l'eau pendant la majeure partie de leur existence. Certains observateurs admettent que les *Zostera* se fécondent sous l'eau, tandis que d'autres affirment que le contact des grains tubuleux du pollen de ces plantes avec les ovaires situés au voisinage des anthères ne s'effectue que pendant les marées basses et à l'air. Si la fécondation s'effectue sous l'eau, il est permis d'admettre que des croisements nombreux doivent être produits par les insectes aquatiques et les courants; si elle s'effectue hors de l'eau, comme les fleurs flottent à la surface, des croisements sont encore produits, sans aucun doute, soit par les animaux aquatiques, soit par les courants. Dans le *Vallisneria spiralis* on a décrit depuis longtemps le transport des fleurs mâles au contact des fleurs femelles par les courants. La fleur mâle parvenue à maturité se détache de son pédoncule, puis, flottant à la surface de l'eau, est portée vers la fleur femelle et la féconde. Mais il est douteux que ce moyen de fécondation soit aussi important qu'on le suppose, et nous pensons que pour le *Vallisneria*, comme pour les autres Phanérogames aquatiques, dont les fleurs s'épanouissent dans l'air, les insectes aériens sont les véritables agents de fécondation. Remarquons aussi que dans les plantes aquatiques phanérogames, comme dans les plantes aquatiques inférieures, la reproduction asexuée

paraît jouer, dans la multiplication et la perpétuation de l'espèce, un rôle beaucoup plus considérable que la reproduction sexuée.

Dans les plantes phanérogames aériennes, nous avons dit que l'autofécondation, quoique peu favorable à la plante, est cependant un phénomène fréquent. Nous n'avons que peu de chose à dire de son mécanisme. Dans la plupart des fleurs hermaphrodites, les anthères sont assez voisines du stigmate pour que le pollen tombe facilement sur ce dernier. Dans quelques plantes, l'autofécondation est favorisée, soit par la fermeture de la fleur (fleurs cleistogames des Violettes), soit par un mécanisme spécial. Nous avons vu, par exemple, que dans les Berbéridacées, l'excitation de la face interne des filets staminaux détermine une inclination de ces organes qui porte l'anthère au contact du stigmate, en même temps qu'elle détermine l'ouverture des loges anthériques et l'émission du pollen. Dans les Rutacées, les Saxifragées, etc., l'autofécondation est favorisée par les mouvements spontanés des étamines; mais ce sont là des faits rares, et l'autofécondation est, comme nous l'avons montré plus haut, rendue habituellement sinon impossible, du moins très difficile, par des dispositions mécaniques et des détails d'organisation variables à l'infini. La fécondation croisée est la règle, et les agents de sa production nous intéressent d'une manière toute spéciale.

En premier lieu, il faut signaler la facilité avec laquelle, dans un grand nombre de plantes, le pollen d'une fleur peut tomber sur le pollen d'une autre fleur, par suite des relations très étroites de voisinage que les fleurs ont entre elles. Dans la plupart des plantes, les fleurs forment des inflorescences plus ou moins volumineuses, dans lesquelles les fleurs sont rapprochées, superposées, disposées de telle sorte, que leur pollen se répand avec la plus grande facilité, en vertu de la pesanteur seule, sur une partie de l'inflorescence. Quoi de plus facile, par exemple, que la pollinisation des fleurs d'une grappe de Lilas ou de Marronnier d'Inde, les unes par les autres? Dans certaines plantes la pollinisation réciproque des fleurs d'une même inflorescence les unes par les autres est facilitée par certaines dispositions des organes mâles et femelles. Dans les Graminées par exemple, les étamines sont habituellement munies de filets très longs, de sorte que les anthères flottent en dehors des enveloppes florales et laissent tomber leur pollen sur les stigmates qui font une saillie analogue.

Dans le Maïs, qui est monoïque, rien n'est plus facile que la fécondation des longs stigmates de l'inflorescence femelle par le pollen des fleurs mâles situées au sommet des rameaux. Dans les inflorescences des Ombellifères et des Composées, le pollen doit passer facilement d'une fleur à l'autre sous l'influence des choes, de l'agitation déterminée par le vent, des frottements des végétaux voisins. Dans les plantes portant un grand nombre d'inflorescences superposées, comme les Labiées, il est facile au pollen des fleurs d'une inflorescence de tomber sur celles d'une autre inflorescence située au-dessous de la première ; tout mouvement des rameaux est de nature à provoquer ce phénomène.

Dans quelques plantes, les anthères jouissent de mouvements de ressort qui déterminent l'expulsion du pollen et sa projection sur les fleurs voisines.

M. Baillon a très bien décrit ces phénomènes dans les Urticées. « Il se passe, dit-il, dans les filets des étamines des Urticées, des mouvements très rapides, très brusques, entièrement spontanés, qui ne tiennent pas à l'irritabilité ; tels sont ceux que présentent les Orties, les Pariétaires, les Urticées en général. Le filet infléchi des étamines se redresse subitement au moment où l'anthère vient de s'ouvrir, et le pollen est ainsi lancé au loin. Examinons ces étamines dans le bouton ; nous verrons le filet courbé de telle façon que l'extrémité inférieure de l'anthère se trouve regarder en haut et sa face dorsale vers le centre de la fleur. Le filet décrit un arc serré dont le côté concave est souvent entaillé transversalement, pour qu'il se puisse prêter à cette inflexion forcée. Mais lorsque, dans l'anthèse, les folioles calicinales s'écartent, elles cessent de maintenir appliqué au-dessous du rebord saillant du gynécée rudimentaire ce sommet de l'étamine. Le filet formé de cellules turgescents, qui se trouvait mécaniquement contenu jusque-là comme un arc-boutant, se redresse avec force et projette alors ce gros nuage de pollen, auquel les loges ouvertes de l'anthère donnent issue. Si l'on cueille les fleurs et qu'en cet instant le phénomène se produise, qu'on ne pense pas que la secousse imprimée ait mis en jeu l'irritabilité de l'étamine, elle a seulement dégagé celle-ci de sa prison ; et si la structure singulière du filet des étamines des Urticées, ses replis transversaux, ses articulations rachiformes, semblent au premier abord l'indice d'une action vitale spéciale, on verra bientôt que cette disposition n'est pas la cause du phénomène, mais bien le résultat de la

flexion forcée pendant l'accroissement. » D'après M. Heckel, qui a observé plus récemment les mêmes faits, le mouvement des étamines des Urticées serait provoqué par une couche de cellules striées transversalement, situées sur la face concave de l'organe, et douées de la propriété de s'allonger dès que l'anthere n'est plus comprimée par le périanthé. D'après M. Heckel, quand on coupe d'un seul coup de rasoir la couche des stries transversales de la face concave d'un filet staminal de Pariétaire, on voit le filet s'incurver aussitôt en dedans. Ces saillies transversales, formées « de cellules turgescents et séparées par des intervalles qui disparaissent pendant l'enroulement de l'organe, pour s'accroître au contraire pendant son déroulement, sont très appropriées au rôle auquel elles sont appelées. Elles constituent un vrai ressort hygrométrique (il faut remarquer, en effet, que les étamines ne se détendent pas quand elles ont été mouillées, et qu'au contraire elles se débloquent rapidement par les temps secs) qui, une fois mis en mouvement, ne revient plus sur lui-même. » D'après M. Heckel, dans les *Urtica*, ce ressort est remplacé par une disposition spéciale de l'épiderme « qui sur cette portion du filet est d'une structure différente de celui de la face opposée. Dans les *Parietaria*, ce sont les cellules sous-jacentes à l'épiderme très aminci qui se sont bosselées et ont pris un développement anormal, pour constituer des entailles transversales parallèles, séparées par des intervalles creux. Dans les Orties, l'épiderme est développé considérablement en épaisseur, et ses cellules, comprimées d'abord les unes contre les autres, après s'être détendues en produisant le phénomène de la dissilance ont repris les dimensions qu'elles doivent occuper normalement. Dans l'un et dans l'autre cas, la disposition en ressort est réalisée avec des tissus différents, pour arriver, en dernière analyse, au même résultat. »

Quelle que soit la valeur des dispositions dont nous venons de parler, au point de vue de la pollinisation croisée, c'est ailleurs qu'il faut chercher les agents les plus importants de ce mode de fécondation. Ces agents sont: le vent et les insectes, ou les oiseaux.

Le vent était autrefois considéré comme le seul moyen qu'eussent les plantes dioïques de se féconder, et lorsque son action était impossible, on faisait appel, pour expliquer la formation des fruits, au phénomène de la parthénogenèse, c'est-à-dire à la formation d'embryons sans fécondation préalable. Le *Célobogyne*, dont

un seul pied femelle exista pendant longtemps au Jardin des Plantes de Paris, fut longtemps célèbre à cet égard. Comme la plante est d'origine américaine, et qu'il n'existait en Europe que le pied du Muséum, on ne pouvait guère admettre que les fruits qu'il donnait de temps à autre fussent le produit d'une fécondation par le vent; on admettait donc qu'ils étaient le résultat d'un phénomène de parthénogenèse. M. Baillon a montré qu'il lui arrivait tout simplement de produire de temps à autre des fleurs hermaphrodites.

Quoi qu'il en soit, il est aujourd'hui bien démontré qu'un certain nombre de plantes ont pour principal, sinon pour unique agent de fécondation, le vent, qui se charge de transporter le pollen d'une fleur à l'autre; on a donné à ces plantes l'épithète d'*anémophiles*. Parmi ces plantes, nous devons citer en première ligne les Coniférées et les Cycadées; les Graminées, les Cypéracées et les Joncacées présentent aussi un grand nombre d'espèces anémophiles. Parmi les Rosacées, on a signalé comme anémophile le *Poterium sanguisorba*, fait remarquable, parce que les Rosacées paraissent être presque toutes fécondées par les insectes; on a signalé également une Crucifère anémophile. D'après Darwin, « un fait remarquable dans les plantes anémophiles, c'est leur état de diclinie, c'est-à-dire qu'elles sont ou monoïques avec les sexes séparés sur la même plante, ou dioïques avec les sexes portés sur des pieds distincts. Dans la classe de la monogée de Linné, Delpino montre que les espèces sont anémophiles dans vingt-huit genres et entomophiles dans dix-sept. Dans la classe de la dioécie, les espèces sont anémophiles dans dix genres et entomophiles dans dix-neuf. La plus grande proportion des genres entomophiles dans cette dernière classe est probablement due indistinctement à ce que les insectes ont le pouvoir de transporter plus facilement que le vent le pollen d'une plante à une autre, malgré la distance qui les sépare. Dans les deux classes ci-dessus, prises ensemble, il existe trente-huit genres anémophiles et trente-trois entomophiles; tandis que dans la grande masse des plantes hermaphrodites, la proportion des genres anémophiles aux entomophiles est extrêmement petite. » Si l'on envisage le règne végétal tout entier, on s'assure facilement que le nombre des espèces anémophiles est relativement faible; mais le nombre des individus qui représentent les espèces est, comme le fait remarquer Darwin, extrêmement considérable. Cela tient, pour certaines espè-

ces, comme celles de la famille des Conifères, à la très grande longévité des individus, à l'abondance de leurs éléments reproducteurs et à la grande faculté de dissémination de leurs graines, qui, étant ailées, sont facilement enlevées par le vent, soit, comme pour les Graminées et les Cypéracées, à la facilité avec laquelle elles semultiplient annuellement par rhizomes, par bulbilles, etc.

On peut expliquer la prédominance de l'anémophilie dans les plantes diclines, monoïques ou dioïques, par le fait que ces plantes sont généralement plus anciennes que les autres et qu'elles se sont en partie montrées sur le globe avant les insectes, de telle sorte que le vent seul pouvait alors servir à leur fécondation. Hildebrand a mis en relief ce fait, que dès les premières périodes de la vie végétale les sexes se montrent séparés. Darwin en conclut que, « lorsque les plantes devinrent phanérogames et purent végéter sur un terrain sec, si l'entre-croisement se produisit, il fallut absolument que l'élément fécondateur mâle pût être transporté par certains procédés à travers les airs, et le vent constitue le moyen de transport le plus simple. Il dut y avoir aussi une période durant laquelle les insectes ailés n'existaient pas, et les plantes alors ne purent devenir entomophiles. Même dans une période un peu plus avancée, les ordres plus spécialisés des Hyménoptères, des Lépidoptères et des Diptères, qui sont actuellement les agents principaux du transport du pollen, n'existaient pas encore. Donc, les plus anciennes plantes terrestres qui nous soient connues, c'est-à-dire les Conifères et les Cycadées, furent, sans aucun doute, anémophiles, comme le sont encore les espèces vivantes de cette classe. Une trace de ce premier état de choses est encore mise en lumière par la manière d'être de quelques autres groupes de plantes actuellement anémophiles, qui, en somme, occupent dans la série végétale une place moins élevée que les espèces entomophiles. »

Quant aux rares plantes anémophiles qu'on trouve dans les familles de Phanérogames polypétales, comme le *Poterium Sanguisorba* dans les Rosacées, et la Crucifère dont nous avons parlé plus haut, on peut attribuer le mode actuel de leur fécondation à ce qu'elles sont devenues anémophiles après avoir été entomophiles comme leurs congénères, et elles peuvent être devenues anémophiles parce qu'elles ont cessé de sécréter le nectar que, sans doute, elles produisaient autrefois, ce qui fait qu'elles ne sont plus visitées par les insectes.]

Un caractère remarquable des plantes anémophiles est la grande quantité de pollen qu'elles produisent. Il suffit, pour en donner une idée, de rappeler que, dans les forêts de pins et de sapins, le sol, au moment de l'épanouissement des fleurs mâles, se montre couvert de poussière jaune, comme s'il avait été soufré. Le pollen, étant très léger, peut être transporté à de grandes distances, jusqu'à 160 lieues, d'après Riley. Cette grande quantité de pollen et la légèreté des grains sont indispensables pour que la fécondation puisse s'opérer entre les plantes dioïques ou monoïques, parce que la majeure partie des éléments mâles est nécessairement perdue.

Un autre fait important est l'absence habituelle de coloration des fleurs chez les plantes anémophiles, du moins chez celles qui l'ont toujours été ; chez celles qui sont devenues anémophiles après avoir été entomophiles, on trouve la coloration habituelle aux plantes de cette dernière catégorie, coloration à la production de laquelle, comme nous le verrons tout à l'heure, les insectes ont contribué dans la plus large mesure.

En dehors de quelques familles de plantes anémophiles dont nous venons de parler, le croisement a pour agent constant et presque indispensable les insectes ailés, particulièrement les Hyménoptères, les Lépidoptères et les Diptères, et quelques oiseaux dont je parlerai tout d'abord pour n'avoir pas à y revenir. D'après Darwin, voici tous les cas connus d'oiseaux fécondant les fleurs : « Dans le sud du Brésil, les oiseaux-mouches fécondent certainement les différentes espèces d'*Abutilon*, qui restent stériles sans leur aide. Des oiseaux-mouches à long bec visitent les fleurs de *Brugmansia*, tandis que quelques espèces à bec court pénètrent souvent dans la grande corolle d'une façon anormale et de la même manière que pratiquent les abeilles dans toutes les parties du monde. Il paraît en effet, que les becs des oiseaux-mouches sont spécialement adaptés aux différentes espèces qu'ils visitent : dans les Cordilières, ils sucent les Sauges et déchirent les fleurs de *Tacsonia* ; dans le Nicaragua, M. Belt les vit suçant les fleurs de *Marcgravia* et d'*Erythrina* et transportant aussi le pollen de fleur à fleur. Dans le nord de l'Amérique, on dit qu'ils fréquentent les fleurs de l'*Impatiens*. Je dois ajouter que j'ai vu souvent au Chili un *Mimus* ayant sa tête jaunie par le pollen d'un *Cassia*, je crois. On m'a assuré qu'au Cap de Bonne-Espérance, le *Streptopelia* est fécondé par les Nectarinidés. On peut difficilement révo-

quer en doute que plusieurs fleurs australiennes soient fécondées par les nombreux oiseaux melliphages de cette contrée. M. Wallace dit « qu'il a souvent vu le bec et la face des Lories des « Moluques, à langue en brosse, recouverts de pollen ». En Nouvelle-Zélande, plusieurs spécimens de l'*Anthornis melanura* avaient leur tête colorée avec le pollen des fleurs d'une espèce indigène de *Fuchsia*. »

Sprengel paraît être le premier qui ait eu une notion suffisamment exacte des rapports des insectes avec les fleurs au point de vue de la fécondation croisée. Les observations de très nombreux naturalistes, notamment celles d'Hildebrand, de H. Muller, de Darwin, de John Lubbock, etc., ont mis ensuite hors de doute le rôle important joué par les insectes, non seulement au point de vue de la fécondation, mais encore au point de vue du développement des couleurs, des marques colorées, de l'odeur, de la production de nectar, etc., des fleurs, en même temps qu'elles ont montré que les insectes eux-mêmes se modifient de manière à s'adapter aux relations qu'ils ont avec les fleurs et dont ils tirent avantage pour leur nutrition.

Si les insectes recherchent les fleurs, c'est en effet parce qu'ils y trouvent leur nourriture : les uns, comme les Abeilles, mangent le pollen ; les autres, comme les Diptères et les Lépidoptères, sucent le liquide sucré ou nectar que sécrètent un grand nombre de fleurs à l'aide des organes glanduleux que nous avons déjà signalés sous le nom de nectaires et qui sont habituellement situés soit à la base de la corolle, soit à la base de l'androcée ou du pistil. En allant récolter le pollen ou le nectar, les insectes se chargent de grains de pollen qu'ils transportent dans d'autres fleurs qu'ils servent à féconder. Il est important de remarquer que la plupart des espèces d'insectes ne fréquentent qu'un nombre limité d'espèces de fleurs, d'où il faut conclure qu'ils reconnaissent ces espèces soit à leur couleur, soit à leur forme, soit à tout autre caractère extérieur ou à des émanations odorantes.

La fleur trouvant un avantage à cette fréquentation, puisque la fécondation qui en est la suite favorise son développement et sa fécondité, il en résulte que les fleurs les mieux douées au point de vue des moyens attractifs, tels que la couleur ou l'odeur, ont plus de chances que les autres de mûrir leurs graines et de laisser une postérité qui présentera leurs caractères. On peut expliquer par là le développement graduel de la couleur chez les fleurs. Cette

explication paraît d'autant plus légitime qu'on se rappelle que toutes les plantes inférieures, chez lesquelles la reproduction sexuelle ne joue qu'un rôle peu important, ne présentent que très rarement des organes reproducteurs remarquables par leur coloration ; on ne voit guère à citer sous ce rapport que les anthéridies rouges des Characées. Les plantes supérieures anémophiles ne présentent pas non plus de fleurs colorées ; chez presque toutes, les fleurs sont de petite taille, peu visibles, et n'ont ni coloration brillante ni odeur. Enfin, il faut remarquer aussi que, parmi les plantes entomophiles, celles qui fleurissent la nuit présentent habituellement des couleurs plus ternes que celles qui fleurissent le jour, mais, en revanche, sont fréquemment très odorantes. L'odeur remplace chez elles la coloration avec d'autant plus de facilité que l'odorat des insectes, et particulièrement celui des insectes nocturnes, est extrêmement développé.

Non seulement la couleur des fleurs sert à attirer les insectes, mais encore, d'après les observations de H. Muller, de Darwin, etc., elle sert à leur faire reconnaître les diverses espèces de plantes. Nous avons déjà dit que chaque espèce d'insectes fréquente — sinon exclusivement, du moins plus volontiers, certaines espèces déterminées de plantes dans les fleurs desquelles elle trouve sans doute plus facilement et plus abondamment que dans les autres les matériaux de sa nutrition. Darwin dit en parlant des Abeilles qu'il n'est pas douteux que la coloration de la corolle ne soit pour elles le principal guide, et il cite l'observation suivante qui est très nettement probante : « Par un beau jour, les Abeilles visitaient incessamment les petites fleurs bleues du *Lobelia erinus* ; j'arrachai tous les pétales dans plusieurs d'entre elles, et seulement le pétale inférieur strié dans les autres. De ce moment, ces fleurs ne furent plus une seule fois sucées par les Abeilles, quoique plusieurs de ces insectes se glissent sur elles. La disparition des deux petits pétales supérieurs seuls n'entraîna aucune différence dans leurs visites. M. F. Anderson a aussi constaté que, lorsqu'il arrachait les corolles du *Calceolaria*, les Abeilles n'en visitaient plus les fleurs. D'autre part, dans quelques grandes masses du *Geranium phœnum*, échappé des jardins, j'observai ce fait inaccoutumé de fleurs continuant à sécréter du nectar en abondance après la chute de tous les pétales, et recevant en cet état la visite du Bourdon. Mais les Abeilles, après avoir trouvé du nectar dans les fleurs qui en avaient perdu un ou deux, devaient avoir appris que ces fleurs,

malgré la perte totale des pétales, méritaient encore d'être visitées. »

Certaines marques des fleurs paraissent aussi jouer un rôle important dans la reconnaissance des espèces de fleurs par les insectes, en même temps qu'elles leur servent d'indication pour la marche à suivre afin de pénétrer dans la corolle et de parvenir jusqu'au nectar ou au pollen qu'ils convoitent. Darwin fait remarquer que les taches et les stries colorées sont plus fréquentes dans les fleurs irrégulières que dans les fleurs régulières dont l'entrée est plus facile à trouver.

La forme de la corolle, ses dimensions, la forme générale de la plante et le mode de disposition des fleurs et des inflorescences servent aussi, sans aucun doute, de guide aux insectes pour leur permettre de reconnaître les espèces qui ont leurs préférences.

L'odeur joue un rôle considérable à cet égard. Nous avons dit plus haut qu'elle est surtout développée au moment où les insectes ont l'habitude de visiter une espèce de fleurs déterminée. Lubbock cite le fait suivant que le lecteur me saura gré de reproduire : « La *Silène noctiflora*, dit-il, est une espèce très intéressante. La vie de la fleur dure trois jours, ou plutôt trois nuits. Le premier soir, la fleur s'ouvre à la brune ; elle répand un parfum pénétrant et développe ses pétales, tandis que cinq des dix anthères qu'elle porte éclatent et déversent leur pollen. La fleur reste en cet état pendant toute la nuit. Vers l'aurore, l'odeur disparaît, les pétales se contractent et s'enroulent, les étamines retombent et la fleur paraît morte. Le lendemain soir, elle s'ouvre de nouveau et émet encore un parfum pénétrant ; la seconde série de cinq anthères déverse son pollen. Vers le matin, elle perd son odeur et se referme. Le troisième soir, elle s'ouvre de nouveau, mais le pistil est alors parvenu à maturité et les stigmates occupent maintenant la place qu'occupaient les anthères pendant les deux nuits précédentes. »

Les insectes savent fort bien reconnaître, après un certain temps nécessaire à leur éducation, les variétés même diversement colorées d'une même espèce de plantes, ce qui nous amène à admettre que la forme, la disposition et d'autres caractères extérieurs des fleurs et des végétaux qui les portent n'échappent pas à leur observation. « Les Bourdons et les Abeilles, écrit Darwin, sont de bons botanistes, car ils savent que les variétés peuvent présenter de profondes différences dans la couleur de leurs fleurs

sans cesser d'appartenir à la même espèce. J'ai vu fréquemment des Bourdons voler droit d'une plante de *Dictamnus Fraxinella* ordinaire, toute rouge, vers une variété blanche ; d'une variété de *Delphinium Consolida* et de *Primula veris* à une autre différemment colorée ; d'une variété pourpre foncé de *Viola tricolor* à une autre jaune d'or, et dans deux espèces de *Papaver*, d'une variété à une autre qui différait beaucoup comme couleur. Mais, dans ce dernier cas, quelques Abeilles volaient indifféremment à l'une ou à l'autre espèce, quoique passant à travers d'autres genres, et agissaient comme si ces deux espèces avaient été de simples variétés. H. Muller a vu aussi des abeilles voler d'une fleur à l'autre dans les *Ranunculus bulbosus* et *arvensis*, aussi bien que dans les *Trifolium fragiferum* et *repens* et même des Jacinthes bleues aux violettes. »

Nous avons dit que le but dans lequel les insectes visitent les fleurs est d'y prendre soit le pollen, soit le nectar dont ils se nourrissent. C'est précisément la nature de ces produits, leurs qualités spéciales et probablement aussi la facilité plus ou moins grande qu'ils ont à les atteindre, qui déterminent chaque espèce d'insectes à fréquenter de préférence certaines espèces de plantes plutôt que d'autres. Les observateurs sont cependant d'accord sur ce fait que les jeunes insectes montrent beaucoup moins de constance à cet égard que les insectes âgés. Au début, les Abeilles se jettent sur toutes les fleurs qu'elles trouvent à leur disposition, même sur celles dont le nectar est situé à une profondeur telle qu'elles ne peuvent pas y parvenir ; mais peu à peu leur éducation se fait et elles ne tardent pas à se montrer fides aux espèces qui leur offrent la nourriture la plus abondante, la plus conforme aux goûts qu'elles ont hérités de leurs ancêtres et la plus facile à recueillir ; elles se montrent même bientôt très habiles à choisir rapidement les fleurs les plus riches en nectar, et même inventent des procédés spéciaux pour atteindre plus rapidement le nectar. C'est ainsi, par exemple, qu'elles perforent les tubes d'un grand nombre de fleurs gamopétales, ou les éperons nectarifères, pour atteindre plus vite le nectar. Ch. Darwin cite le fait suivant comme étant le plus remarquable de tous ceux parvenus à sa connaissance. au point de vue de « l'habileté et du jugement » des abeilles ; il est relatif à la perforation des fleurs du *Lathyrus sylvestris* et a été observé par son fils Francis Darwin : « Le nectar, dans cette plante, est enfermé dans un tube constitué

par les étamines soudées et qui entoure le pistil si étroitement qu'une Abeille est forcée d'introduire sa trompe en dehors de ce tube ; mais deux passages arrondis, ou orifices, sont laissés dans le tube auprès de sa base, afin que le nectar puisse être atteint par les Abeilles. Mon fils a trouvé, dans seize fleurs sur vingt-quatre, de cette plante, et dans onze sur seize appartenant au Pois cultivé perpétuel (qui est une variété de la même espèce ou d'une espèce très voisine), que l'orifice gauche est plus grand que le droit. De là découle ce fait important : les Bourdons font des trous à travers l'étendard et ils opèrent toujours du côté gauche, vers l'orifice qui est le plus grand des deux. Mon fils fait cette remarque : « Il est « difficile de dire comment les Abeilles peuvent avoir acquis cette « habitude : ont-elles découvert l'inégalité dans les dimensions des « orifices du nectar en suçant les fleurs à la manière ordinaire et « ont-elles, alors, utilisé cette connaissance pour déterminer le point « où le trou doit être pratiqué, ou bien ont-elles trouvé la meilleure « situation en perforant l'étendard sur plusieurs points, et retenu « ensuite cette situation en visitant d'autres fleurs ? Dans l'un comme « dans l'autre cas, elles montrent une remarquable puissance d'uti- « lisation des faits acquis par expérience. Il semble probable que les Abeilles doivent leur habileté à pratiquer des trous dans les fleurs de toute sorte à ce qu'elles se sont longtemps livrées instinctivement au moulage des cellules et des gâteaux de cire, ou à l'agrandissement de leurs cocons avec des tubes de cire, car elles sont ainsi forcées de travailler le même objet à l'intérieur et à l'extérieur. Dans la première partie de l'été de 1857, je fus conduit à observer, pendant quelques semaines, plusieurs rangées de Haricots d'Espagne (*Phaseolus multiflorus*) en vue de connaître la fécondation de cette plante, et chaque jour je pus voir des Abeilles et des Bourdons suçant les fleurs par leurs gorges. Mais, un jour, je trouvai plusieurs Bourdons occupés à perforer une corolle après l'autre, et, le jour suivant, chaque Abeille, sans exception, au lieu de s'abattre sur l'aile gauche et de sucer la fleur à la manière convenable, volait droit, et sans la moindre hésitation, au calice, pour sucer le nectar à travers les trous pratiqués vingt-quatre heures auparavant par les Bourdons ; elles continuèrent à agir ainsi pendant plusieurs jours suivants. »

Comme les fleurs visitées par les insectes pour leur nectar trouvent avantage à cette visite, parce que le croisement assure mieux leur postérité, il est permis d'admettre que la fréquence

des glandes nectarifères dans les fleurs visitées par les insectes est due, en partie, à l'intervention des insectes. C'est de cette façon que Darwin explique la transformation des fleurs de l'état anémophile, qu'il considère comme le plus ancien, à l'état entomophile. On sait que, dans beaucoup de végétaux, les limbes des feuilles, ou leurs pétioles, portant des glandes à sécrétion sucrée. Il admet que ces glandes s'étant développées sur les organes floraux de certaines plantes, la perpétuation et la multiplication de ces dernières ont été facilitées par les visites que les insectes leur ont faites en vue de récolter le nectar, visites qui assurent la fécondation croisée. Par le fait de la sélection opérée par les insectes, les fleurs nectarifères sont ainsi graduellement devenues les plus nombreuses.

Mais, comme l'ont fait remarquer surtout H. Muller et John Lubbock, les insectes qui se livraient à la recherche du nectar, se sont adaptés de plus en plus à cette recherche par le fait d'une sélection naturelle qui assurait aux individus les mieux doués à cet effet une nutrition plus abondante et par suite une multiplication plus certaine. C'est surtout, cela est facile à comprendre, la bouche des insectes qui s'est la plus modifiée sous l'influence dont nous parlons, et les insectes qui paraissent avoir subi les transformations les plus considérables sont les Papillons et les Abeilles.

Entre les insectes et les fleurs, il s'est établi, depuis les époques les plus reculées, à la suite de relations étroites et incessantes, des affinités intimes de forme, d'organisation, de propriétés physiques et chimiques et même d'habitudes, qui font que chaque espèce de fleurs entomophiles est adaptée à un petit nombre d'espèces d'insectes qui ne vivraient pas sans la ressource qu'elle leur fournit, et sans l'aide desquels elle ne tarderait pas elle-même à disparaître, victime de relations sexuelles impuissantes.

Nous ne voulons pas entrer ici dans le détail des faits relatifs à l'adaptation réciproque des insectes et des fleurs ; ce serait sortir du cadre de cet ouvrage et entrer dans un domaine où les observations, quoique nombreuses, ne sont peut-être pas encore suffisamment précises pour permettre, dans tous les cas, des conclusions formelles et positives.

Pour terminer ce chapitre, il ne nous reste qu'à dire quelques mots des moyens à l'aide desquels la conservation et le développement des germes issus de la fécondation des cellules femel-

les par les cellules mâles sont assurés, dans le règne végétal.

Chez les végétaux inférieurs, les moyens employés dans ce but ne sont que fort peu nombreux. Dans la plupart des Algues, notamment dans toutes celles qui vivent dans des lieux dont l'eau se retire pendant une partie de l'année, les germes s'enveloppent, à l'approche de la mauvaise saison, d'une membrane résistante, sorte de kyste dans lequel ils restent inactifs jusqu'à ce que les conditions du milieu deviennent favorables à leur développement. Certains végétaux aériens, comme les Myxomycètes, offrent des phénomènes analogues. La plupart des Champignons du groupe des Mucorinés se comportent de la même façon. C'est là, pour tous les végétaux inférieurs, le moyen le plus habituel de préservation des germes, on peut même dire que c'est le seul efficace.

Dans la plupart des Cryptogames vasculaires, les germes issus de la fécondation de la cellule femelle se développent sur un prothalle qui est déjà fixé au sol et qui sert à la fois de support et de provision alimentaire à la plantule pendant les premiers développements.

Il suffit de rappeler à cet égard la façon dont se développe, sur le thalle des Fougères, la cellule fécondée par les anthérozoïdes et destinée à produire la plante sporifère qui orne nos bois.

Dans les Phanérogames, l'embryon, c'est-à-dire le germe issu de la fécondation et destiné à devenir une plante semblable à celle qui a produit la fleur d'où il est sorti, est toujours accompagné d'une provision de nourriture suffisante pour subvenir à ses premiers développements. Tantôt, comme dans le Haricot, ces aliments sont contenus dans ses premières feuilles ; tantôt, comme dans le Ricin, ils sont renfermés dans un albumen qui constitue un véritable garde-manger annexé à ses jeunes organes. Dans les deux cas, le germe et ses aliments sont protégés par des enveloppes plus ou moins résistantes, qui les mettent à l'abri des accidents auxquels ils pourraient être exposés. Fréquemment, la graine elle-même est contenue dans un noyau très dur qui forme la couche la plus interne du fruit et qui assure sa protection contre la pluie, le froid et les animaux qui se nourrissent du fruit. Quant au péricarpe du fruit, il paraît être surtout destiné à préparer, en pourrissant autour de la graine, une certaine quantité d'humus nécessaire à l'entretien du germe pendant les premières phases de sa végétation. Il n'est guère permis de douter que ces parties n'aient graduellement acquis, dans les différentes plantes, les caractères

que nous leur connaissons aujourd'hui, sous l'influence d'une sélection naturelle ayant pour agent la nécessité de l'adaptation du germe au milieu dans lequel il se développe et aux accidents auxquels il est exposé. C'est à une sélection adaptative de même ordre qu'il faut attribuer l'habitude qu'ont certaines plantes, comme le *Cyclamen*, l'*Arachis hypogea*, etc., d'enterrer leurs fruits au moyen de l'allongement du pédoncule floral et de son inclinaison vers le sol. Un grand nombre de fruits sont adaptés en vue de la dissémination des graines, et celles-ci offrent fréquemment des caractères acquis en vue du même but ou plutôt par suite d'une sélection analogue. Les fruits des Pins et des Sapins sont facilement emportés par le vent, grâce à l'aile qui les entoure : il en est de même des fruits de l'Érable, etc.

Les fruits charnus favorisent la dissémination des graines par les oiseaux : ceux-ci mangent le fruit et, presque toujours, rendent la graine sans avoir pu la digérer, soit parce qu'elle est munie d'un noyau, soit parce que ses propres enveloppes sont trop dures. Les graines du coton sont disséminées par le vent, grâce aux longs poils dont elles sont couvertes ; les fruits des Ombellifères, ceux d'un certain nombre de Composées, etc., s'accrochent aux poils des mammifères ou aux plumes des oiseaux et sont ainsi dispersés, etc.

Quant à l'utilité même de la dissémination, elle s'explique par les difficultés qu'éprouveraient toutes les graines d'une même plante à se développer autour du pied mère. Elles seraient gênées par l'ombre de ce dernier, ou n'y trouveraient pas une quantité d'aliments suffisante pour toutes. C'est là un des antagonismes entre la famille et la société que je me suis efforcé de mettre en relief dans un mémoire spécial. (Voir : DE LANESSAN, *la Lutte pour l'existence et l'Association pour la lutte*, in *Revue int. des sc. biol.*, 1881; et *Biblioth. biolog.* : — *le Transformisme*)

CHAPITRE XI.

CLASSIFICATION ET ÉVOLUTION DES VÉGÉTAUX.

Nous avons déjà tracé, dans la première partie de cet ouvrage, les grands traits de l'évolution morphologique et anatomique des végétaux. Nous avons montré par quels degrés insensibles on peut s'élever des formes les plus inférieures à celles qui font aujourd'hui l'ornement de nos forêts; nous avons exposé les transformations, les différenciations, les multiplications de la cellule qui forme les végétaux les plus inférieurs et qui s'associe à d'autres innombrables cellules pour constituer des végétaux de plus en plus élevés en taille et en organisation. Nous ne reviendrons pas sur cette partie de la question relative à l'évolution des végétaux. Nous nous bornerons dans ce chapitre à exposer ce que nous savons de la filiation des principales formes qui constituent cet immense règne d'organismes vivants et de leur distribution dans le temps et dans l'espace.

Nous devons, en premier lieu, pour rendre compréhensible cette étude, passer rapidement en revue les caractères des groupes principaux qui ont été établis dans le règne végétal, en commençant par les plus inférieurs et terminant par les plus élevés. Il est bien entendu que nous n'insisterons pas sur les caractères de ces groupes et que nous nous bornerons à signaler seulement ceux qui sont de nature à marquer les grands traits de la classification.

A la base du règne végétal, base qui se confond, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, avec celle du règne animal, se trouvent deux grands groupes parallèles, ayant peut-être une origine distincte et ayant évolué jusqu'à une certaine hauteur à peu près de la même façon : les CHAMPIGNONS et les ALGUES. Entre les deux, se place le petit groupe des LICHENS, qui est formé de Champignons vivant en parasites sur des Algues. Les Algues, les Champignons et les Lichens sont réunis par un grand nombre de botanistes en un grand embranchement des THALLOPHYTES.

Au-dessus de ces premiers groupes, se place naturellement un petit groupe de plantes aquatiques, les CHARACÉES.

Plus haut encore, viennent les HÉPATIQUES et les MOUSSES, qui ont un grand nombre de traits communs et que l'on réunit souvent sous le nom de MUSCINÉES.

Au-dessus des groupes précédents, les FOUGÈRES, les OPHIOGLOSSÉES, les ÉQUISÉTACÉES, les RHIZOCARPÉES et les LYCOPODIACÉES forment un groupe auquel on a donné le nom de CRYPTOGAMES VASCULAIRES, par opposition aux précédents, que l'on réunit souvent sous la dénomination commune de CRYPTOGAMES NON VASCULAIRES.

Au-dessus des Cryptogames, viennent les PHANÉROGAMES, divisées en deux grands groupes : les ARCHISPERMES ou GYMNOSPERMES, et les MÉTASPERMES ou ANGIOSPERMES.

Revenons maintenant sur chacun de ces grands groupes pour en déterminer les principaux caractères.

I. THALLOPHYTES.

Formé par les Champignons, les Algues et les Lichens, le groupe, extrêmement riche en espèces, des Thallophytes est caractérisé par la simplicité d'organisation anatomique des formes très variées qu'il embrasse. Dans aucune on n'observe la transformation des cellules en vaisseaux ni en trachées, mais les cellules peuvent affecter des aspects et des dispositions multiples et sont très souvent unies en véritables tissus dont les caractères résultent des formes, des dimensions et de l'agencement des cellules constituantes. La reproduction asexuée joue un rôle beaucoup plus considérable dans la multiplication de ces plantes que la reproduction sexuée. Les procédés de l'une et de l'autre sont d'ailleurs très variés et assez semblables à ceux qu'on observe dans des groupes voisins pour qu'il soit impossible d'en tirer des caractères utiles à la détermination du groupe des Thallophytes.

I. CHAMPIGNONS. — Les Champignons se distinguent essentiellement de tous les autres végétaux par deux caractères communs à toutes les espèces : l'absence de chlorophylle et le mode de nutrition qui en est la conséquence forcée. Tandis que tous les végétaux pourvus de chlorophylle peuvent se nourrir de matériaux purement inorganiques, puisés dans le sol et dans l'atmosphère,

les Champignons exigent, comme les animaux, des matières organiques préalablement formées. Un grand nombre d'entre eux sont même parasites d'organismes vivants, animaux ou végétaux.

L'organisation des Champignons est toujours très simple. Les plus inférieurs (Schizomycètes, Saccharomycètes) sont unicellulaires; tous les autres, même les plus élevés, sont formés de cellules de formes variables, ordinairement allongées en filaments (hyphas), simplement juxtaposées ou entremêlées, ne se transformant jamais en vaisseaux (ni en trachées et ne formant par conséquent jamais de faisceaux véritables. Les Champignons les plus inférieurs ont leur corps plongé dans le milieu nutritif (Bactériens, Saccharomycètes); les autres offrent habituellement un corps assez nettement divisé en deux parties: l'une plongée dans le milieu nutritif où elle puise les matériaux de l'alimentation par diffusion et endosmose, on lui donne le nom de *mycélium*; l'autre élevée au-dessus du milieu nutritif et portant les organes reproducteurs sexués ou asexués, on la désigne par la dénomination générale de *réceptacle fructifère*. Il est inutile de dire que l'une et l'autre de ces parties sont susceptibles d'affecter des formes très variées qu'il ne convient pas d'indiquer ici, même sommairement.

Quant aux organes reproducteurs sexués et asexués des Champignons, nous en avons déjà donné une idée suffisante au chapitre des organes de la reproduction; nous n'en reparlerons pas ici. Bornons-nous à rappeler que, dans ce groupe de végétaux, les procédés de la reproduction asexuée sont: la segmentation; la formation de bourgeons unicellulaires, celle de spores unicellulaires se développant soit à la surface des filaments ou cellules de l'appareil fructifère (exospores) et constituant alors de véritables bourgeons, soit dans l'intérieur des cellules ou filaments de l'appareil fructifère (endospores). Rappelons encore que c'est des spores que sort le mycélium ou appareil végétatif. Quant à la reproduction sexuée, elle est constituée, tantôt par la simple conjugaison de deux cellules, tantôt par la fusion de cellules mâles et femelles formées dans des appareils spéciaux. Le tableau suivant, que j'emprunte à l'excellent livre de M. Wunsche, *Die Pilze*, dont j'ai publié une traduction française, donnera au lecteur une idée excellente des divers modes d'organisation et de reproduction des Champignons en même temps qu'une notion suffisante de leur taxinomie.

TABLEAU SYNOPTIQUE

DE LA CLASSIFICATION DES CHAMPIGNONS

D'après Wunsche.

- I. L'organe végétatif est un mycélium consistant en un ou plusieurs hyphas réunis, ou bien les Champignons sont toujours formés de vraies cellules pourvues d'une membrane.
 - A. Champignons unicellulaires, excessivement petits, se multipliant par des divisions transversales, et vivant soit isolément, soit en familles de cellules. Compagnons constants des décompositions chimiques dans les matières inanimées et dans les corps vivants. SCHIZOMYCÈTES.
 - B. Champignons pluricellulaires ou bien ne se multipliant pas par des divisions transversales.
 1. Les spores se forment directement sur le mycélium ou sur des rameaux d'hyphas qui ne sont pas réunis en véritables réceptacles fructifères.
 - a. Le mycélium consiste en une cellule unique, en forme d'outre, souvent très ramifiée; rarement il manque.
 - aa. Le mycélium est nul ou n'est indiqué que par des prolongements semblables à des racines. Formation de spores mobiles. Champignons parasites, vivant sur ou dans des plantes vivantes ou des infusions, très rarement sur le sol, le plus souvent unicellulaires. CHYTRIDIACÉS.
 - bb. Le mycélium est distinctement formé.
 - z. Reproduction asexuée par des spores mobiles ou conidies, et sexuée par des oospores qui se forment dans les oogones, par fécondation, à l'aide d'anthérozoïdes.
 - az. Champignons vivant dans l'eau, sur des cadavres d'animaux ou de végétaux (surtout sur des insectes morts). Formation de spores mobiles. SAPROLEGNIACÉS.
 - ββ. Champignons parasites, vivant dans les tissus de plantes vivantes. Production, par segmentation, de conidies qui, au moment de la germination, donnent naissance à des spores mobiles ou produisent directement des cellules germinatives. PÉRONOSPÉRÉS.

β. Reproduction asexuée par des conidies et sexuée par des zygosporés. Champignons vivant à l'air, sur des matières organiques en décomposition.

ZYGOMYCÈTES.

b. Le mycélium est divisé en plusieurs cellules par des cloisons transversales. Les spores se forment directement sur de courts rameaux de mycélium, par segmentation. Champignons parasites, vivant dans des plantes.

USTILAGINÉS.

2. Les spores se forment dans ou sur des organes nommés *réceptacles fructifères*, de formes variées. Le mycélium consiste en hyphas pluricellulaires isolés, ou bien réunis lâchement en une sorte de toile d'araignée, ou plus serrés et formant des filaments semblables à des racines ou à des cordons.

a. Les spores se forment à l'extrémité de cellules particulières, semblables à des baguettes (*stérigmes*).

aa. Les spores se forment sur des cellules ressemblant à des *stérigmes*, isolément ou en rangées (comme des colliers de perles), en nombre indéterminé, et sont produites par segmentation les unes après les autres. Champignons parasites sur les parties vertes de plantes.

URÉDINÉS.

bb. Les spores se forment les unes à côtés des autres, à l'extrémité de petits prolongements d'une cellule mère commune (*basidie*) ayant souvent la forme d'une massue, au nombre de deux ou plusieurs, le plus souvent quatre à la fois. Grands Champignons vivant le plus souvent sur le sol.

BASIDIOMYCÈTES.

b. Les spores se forment le plus souvent quatre ou huit à la fois dans l'intérieur de grandes cellules claviformes ou sphériques nommées *asques*. En outre des véritables réceptacles fructifères, il se forme souvent des *conidifores*, des *spermogonies* et des *pycnides*.

ASCOMYCÈTES.

II. L'organe végétatif est une masse de protoplasma (*plasmodium*) mobile, changeant souvent de forme, mucilagineuse ou onctueuse, qui se transforme, à l'époque de la fructification, en de nombreux sporanges immobiles, ou bien produit un seul réceptacle fructifère, composé de nombreux sporanges en forme d'asques, entrelacés.

MYXOMYCÈTES.

II. ALGUES. — Les Algues forment un groupe parallèle à celui des Champignons, n'atteignant pas un degré d'évolution manifestement plus élevé, quoique les dimensions des individus soient

parfois véritablement colossales, mais se distinguant d'une manière absolue par la présence constante de chlorophylle et par le mode de nutrition qui en est la conséquence.

Les Algues sont, comme les Champignons, formées de cellules à formes très variables, très souvent agencées en tissus qui résultent soit de l'accolement de cellules d'abord libres, soit de la segmentation de cellules qui, après s'être divisées, restent accolées les unes aux autres; ces cellules ne se transforment jamais en vaisseaux véritables. Les Algues supérieures ont une tendance à se raréfier qui ne se montre pas chez les Champignons, correspondants; elles peuvent même présenter une sorte de différenciation des organes végétatifs en membres distincts (ex.: *Fucus vesiculosus*, p. 15). Quant aux organes reproducteurs, ils ont tellement d'analogie avec ceux qu'on observe chez les Champignons, que certains botanistes, prenant, avec raison, ces organes pour base de la classification des Thallophytes, confondent les deux groupes en un seul. La classification des Algues n'est encore que fort mal établie.

III. LICHENS. — Les Lichens sont, comme nous l'avons dit plus haut, des végétaux formés par un Champignon vivant en parasite sur une Algue. Le Champignon appartient toujours au groupe des Ascomycètes, tandis que l'Algue appartient toujours aux familles les plus inférieures de ce groupe de végétaux, notamment aux Chroococcacées, Confervacées, Palmellacées, Nostochinées, Rivulariées, Seytonémées, etc.

L'organisation des Lichens rappelle naturellement celle des végétaux qui servent à les former, c'est-à-dire que les Lichens sont toujours réduits à des cellules ne se transformant jamais en vaisseaux; mais ces cellules sont de deux sortes: les unes appartenant au Champignon, incolores, filamenteuses, plus ou moins ramifiées, formant la base des tissus; les autres appartenant à l'Algue, colorées en vert par la chlorophylle, habituellement arrondies et groupées en des points du Champignon qui sont toujours constants dans la même espèce.

Quant à la forme des Lichens, elle est extrêmement variable; ce sont tantôt des lames aplaties, plus ou moins découpées sur les bords, gaufrées, etc.; tantôt de petits arbrisseaux plus ou moins ramifiés, etc. Les organes de la reproduction sont ceux des Champignons qui forment la base du Lichen.

La classification de ce groupe ne pourra être établie d'une manière scientifique que quand on aura déterminé exactement les

espèces des Champignons et des Algues qui s'associent dans chaque forme de Lichen.

II. CHARACÉES.

Le petit groupe des Characées est placé par un certain nombre de botanistes dans la classe des Thallophytes, à cause des traits de ressemblance qu'il offre avec les Algues. Ce sont des plantes aquatiques et submergées, fixées au sol par des appendices en forme de racines. L'organisation anatomique est très simple. Le végétal tout entier est formé d'un petit nombre de très grandes cellules cylindriques disposées bout à bout, émettant, au niveau de leurs articulations, des rameaux latéraux, nombreux, allongés, et d'autres branches plus courtes qui rappellent les feuilles des végétaux supérieurs. Les organes reproducteurs se distinguent de ceux des Thallophytes par l'existence d'anthérozoïdes allongés, ciliés et mobiles. Il y a alternance manifeste de germination. La cellule femelle scindée donne naissance à un proembryon très simple.

On ne compte dans ce petit groupe, sur lequel se développe par bourgeonnement la plante sexuée, que deux genres : *Chara* et *Nitella*.

La reproduction asexuée s'effectue à l'aide de bourgeons tuberculeux, de rameaux qui se détachent, de branches spéciales analogues aux proembryons et produisant comme eux une plante sexuée nouvelle.

III. MUSCINEES.

Le groupe des Muscinées, formé par les Hépatiques et les Mousses, ne présente pas de grandes différences anatomiques avec les groupes précédents. Les cellules y sont toujours réunies en tissus formés uniquement par leur segmentation répétée; elles offrent des différences assez considérables de formes suivant qu'elles occupent la profondeur ou la surface des organes; elles forment un véritable épiderme, mais ne se transforment jamais en vaisseaux véritables. La génération est toujours alternante; la cellule femelle donne ordinairement naissance, dans le point même où elle s'est formée, c'est-à-dire dans l'appareil femelle ou *archégone*, à un organe spécial de génération asexuée, le *sporogone*, qui reste fixé à la plante sexuée et qui donne naissance

asexuellement à des *spores*. Celles-ci produisent, par leur germination, la plante sexuée, soit directement, soit, d'habitude, par l'intermédiaire d'un proembryon.

I. HÉPATIQUES. — Les Hépatiques sont des Muscinées vivant sur le sol, dans les lieux humides, sur les arbres, etc., à organes végétatifs très simples, ordinairement formés par une lamie plus ou moins ramifiée, fixée au sol à l'aide de filaments radiciformes très simples et portant parfois des rudiments de feuilles. C'est sur ce thalle que se développent les organes reproducteurs. Les spores asexuées donnent naissance directement à la plante sexuée. Ce petit groupe est divisé en cinq familles que je dois me borner à citer : Anthocérotées, Ricciées, Monoclées, Marchantiées, Jungermanniées.

II. MOUSSES. — Les Mousses sont, comme les Hépatiques, des végétaux aériens, quoique quelques espèces vivent dans l'eau. Leurs organes végétatifs sont mieux différenciés ; on peut distinguer une tige cylindrique, parfois ramifiée, fixée au sol par des filaments radiciformes et portant latéralement des feuilles véritables. C'est, d'habitude, au sommet des rameaux, au centre de verticilles de feuilles modifiées formant une sorte de perianthe nommé *péridiose*, que se forment les organes reproducteurs mâles et femelles. Le sporogone se développe en un sac pédiculé dont les spores produisent un proembryon formé de cellules cylindriques ramifiées, sur lequel se développe par bourgeonnement un nombre variable de plantes sexuées. Le petit groupe des Mousses est divisé en quatre familles : Sphagnacées, Andræacées, Phascacées, Bryacées.

IV CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

Les Cryptogames vasculaires se distinguent de tous les groupes dont nous avons déjà parlé par la présence constante de faisceaux fibro-vasculaires bien différenciés et par la présence très habituelle de racines véritables, c'est-à-dire analogues par la structure à celles des plantes phanérogames. La tige et les racines sont souvent ramifiées ; la première porte des feuilles morphologiquement bien différenciées. Il existe toujours deux générations alternant l'une avec l'autre : l'une asexuée, bien développée, produisant sans fécondation préalable des spores, soit d'une seule nature, soit de deux sortes différentes ; les spores donnent, en germant,

naissance à des prothalles toujours très réduits dans leurs dimensions et produisant des organes femelles et rudimentaires. La cellule femelle se développe après la fécondation en une plante asexuée et le cycle recommence. Il est important de noter que le prothalle est d'autant plus rudimentaire que le groupe se montre plus élevé dans la série des Cryptogames vasculaires par l'ensemble de ses caractères morphologiques et anatomiques.

FOUGÈRES. — Elles se distinguent par un prothalle lamelleux vert, développé à la surface du sol auquel il est fixé par des filaments rhizoïdes que porte sa face inférieure. Il est monoïque, c'est-à-dire qu'il porte des organes mâles et femelles. La plante asexuée est représentée par une tige souvent rhizomateuse, plus rarement aérienne, ramifiée dichotomiquement en avant des feuilles les plus jeunes. Les feuilles sont bien développées, alternes ; elles sont remarquables par un accroissement terminal de très longue durée et par la propriété qu'elles ont de produire très fréquemment des bourgeons adventifs. Les spores sont d'une seule nature et se développent sur les feuilles, dans de petits sacs connus sous le nom de *sporangies*.

EQUISÉTACÉES. — Elles ont, comme les Fougères, des spores d'une seule nature, développées dans des sporangies ; mais les feuilles sont très rudimentaires, verticillées et unies au niveau de chaque nœud par une gaine. Les sporangies sont portés par des feuilles en forme d'écailles, disposées en épi au sommet de la tige. Celle-ci se ramifie par des bourgeons endogènes disposés en verticilles au niveau des nœuds. Le prothalle est, comme dans les Fougères, lamelleux, vert, aérien ; il est monoïque ou dioïque.

OPHIOSLOSSÉES. — Elles se distinguent des deux groupes précédents par leur prothalle qui est souterrain et incolore. La tige ne se ramifie pas, elle est souterraine. Les feuilles portent un rameau sur lequel se développent les sporangies ; elles sont pétiolées et engainantes au niveau de la base. Les Ophioglossées n'ont, comme les deux groupes précédents, que des spores d'une seule nature.

RHIZOCARPÉES. — Elles se distinguent des trois groupes dont nous venons de parler, par l'existence de deux sortes de spores : les unes (macrospores), grosses et isolées dans chaque sporangie ; les autres (microspores), petites, développées en grand nombre dans chaque sporangie. Les sporangies naissent nombreux dans des conceptacles portés par les feuilles. La macrospore produit un

prothalle femelle ; la microspore, un prothalle mâle. Le prothalle femelle n'est que très peu développé ; il fait saillie au dehors de la macrospore, mais reste fixé à elle ; le prothalle mâle ne devient non plus jamais libre.

LYCOPODIACÉES. — Les sporanges naissent isolés sur les feuilles ; ils produisent les uns des microspores et les autres des macrospores. Les prothalles sont encore plus rudimentaires que dans le groupe précédent ; ils ne portent pas des macrospores ou des microspores.

V. PHANÉROGAMES.

Les Phanérogames se distinguent de toutes les Cryptogames vasculaires par l'absence d'alternance véritable de génération, quoique, comme nous le verrons plus tard, on ait pu, avec raison, assimiler le sac embryonnaire des Phanérogames à la macrospore des Cryptogames vasculaires et le grain de pollen à une microspore. Toutes les Phanérogames se multiplient à l'aide de graines constituées par un embryon qui présente déjà, généralement, les trois parties essentielles de la plante adulte : la tige, la racine et des feuilles, qui est enveloppé d'une membrane protectrice vivante et souvent accompagné d'une provision de matières alimentaires (albumen). Les tissus des Phanérogames atteignent la plus haute différenciation qu'on puisse constater chez les végétaux ; leurs membres sont généralement aussi distincts que possible et les organes reproducteurs se développent au milieu de feuilles transformées presque toujours colorées et très visibles, formant par leur ensemble une fleur. Nous n'avons pas à revenir ici sur le mode d'accroissement, l'organisation, le rôle physiologique, etc., les différents membres et organes des Phanérogames ; nous les avons étudiés avec suffisamment de détails, dans la première partie de cet ouvrage, pour que les lecteurs saisissent facilement les caractères différenciels qui ont servi à diviser ce très vaste groupe.

ARCHISPERMES OU GYMNASPERMES. — Ce petit groupe de Phanérogames a été désigné sous le nom de *Gymnospermes* parce qu'on considère généralement ses ovules comme dépourvus d'ovaire. Le nom d'*Archispermes* est, de préférence, donné à ce même groupe par les botanistes qui, comme M. Baillon, admettent l'existence d'un ovaire analogue à celui des autres Phanérogames. Les Archispermes sont remarquables par l'analogie que présentent leurs organes femelles et mâles avec ceux des Cryptogames vasculaires.

Il se forme toujours dans le sac embryonnaire, avant la fécondation, un amas de cellules qui ne tarde pas à le remplir et représente, sous le nom d'*endosperme*, un véritable prothalle femelle; quelques-unes des cellules de ce tissu prennent des caractères particuliers qui les font ressembler beaucoup aux archégones des Cryptogames vasculaires; ce sont elles qui donnent naissance aux véritables cellules femelles ou oospores. Les grains de pollen se divisent avant la maturité, de manière à former un véritable prothalle mâle, tout à fait analogue à celui des Cryptogames vasculaires. Par les caractères de leurs tissus, les Archispermés rappellent encore très nettement les Cryptogames vasculaires.

Il n'entre dans ce petit groupe de Phanérogames qu'un nombre restreint de familles, elles-mêmes peu riches en genres et en espèces :

Cycadées, à tige rarement ramifiée, à feuilles grandes et ramifiées.

Conifères, à tige ne produisant de rameaux que dans l'aisselle d'un nombre relativement restreint de feuilles; à feuilles non ramifiées, petites, en forme d'aiguilles, à fleurs peu développées;

Gnétacées, à fleurs assez analogues à celles des Phanérogames et à végétation très différente de celle des deux autres familles.

II. ANGIOSPERMES OU MÉTASPERMES. — L'ovule ou les ovules sont toujours enveloppés d'un ovaire formé par une ou plusieurs feuilles modifiées. Il ne se forme pas d'endosperme dans le sac embryonnaire avant la fécondation, et d'habitude le grain de pollen ne se segmente pas; on ne trouve donc plus ici de véritable prothalle femelle: ce dernier, cependant, est représenté dans la majeure partie des endospermes par quelques cellules qui se produisent avant la fécondation et dont une seule subit l'action de la cellule mâle (voir p. 145); le grain de pollen se divise ensuite assez fréquemment en deux cellules, dont une peut être comparée à un prothalle, tandis que l'autre serait la microspore. Les fleurs sont presque toujours bien développées et fréquemment ornées de brillantes couleurs.

Les Métaspermes se laissent assez facilement diviser, d'après le nombre des feuilles primaires ou cotylédons que porte l'embryon en deux groupes :

Monocotylédones, à un seule cotylédon ou feuille primaire. Il existe habituellement un albumen formé après la fécondation dans le sac embryonnaire;

Dicotylédones, à deux cotylédons; l'albumen qui se forme après la fécondation dans le sac embryonnaire est souvent absorbé par l'embryon avant que la graine soit parvenue à maturité. Dans ce cas, les cotylédons sont habituellement épais et riches en matière nutritive accumulée dans leurs cellules.

Nous ne voulons pas insister ici sur les détails d'organisation de ces deux groupes; mais nous croyons utile d'en indiquer les principales subdivisions. Nous suivrons dans ce travail la classification adoptée par Sachs, qui a l'avantage d'être assez simple et qui suffira pour donner au lecteur une idée convenable des caractères à l'aide desquels a été opérée la division des innombrables formes qui constituent le groupe des Métaspermes.

MONOCOTYLÉ-
DONES.

HÉLOBIÉES. Plantes aquatiques, à endosperme très réduit ou sans endosperme; à embryon macropode, c'est-à-dire ayant la région hypocotylée de son axe très développée; à fleurs réduites. Familles: *Lemnacées*, *Najadées*, *Potamoées*, *Juncaginées*, *Alismacées*, *Hydrocharidées*.

MICRANTHÉES. Plantes terrestres ou marécageuses, à fleurs réduites, mais agglomérées en grandes inflorescences. Familles: *Aroidées*, *Pandanées*, *Cyclanthoées*, *Palmiers*, *Typhacées*, *Cypé- racées*, *Graminées*, *Arestiacées*, *Eriocaulonées*, *Agrobées*, *Com- mélinées*.

COROLLIFLORES. Fleurs bien développées, avec des folioles calicinales et corollaires grandes et souvent colorées; ordinairement cinq verticilles ou cycles d'appendices floraux, chaque verticille étant ternaire. Familles: *Juncées*, *Libacées*, *Iruidées*, *Dios- corpées*, *Taccacées*, *Hæmodoracées*, *Pontederacées*, *Burmanniacées*, *Musacées*, *Zingiberacées*, *Cannées*, *Orchidées*, *Aspustasiées*.

I. JULIFLORES. Fleurs petites ou imperceptibles, en inflo- rescences serrées, ayant les caractères d'épis, de capitules ou plus rarement de grappes. Fleurs mâles ou pourvues seulement d'un périanthe calicinal; fleurs mâles souvent différentes des femelles. Feuilles simples. Familles: *Piperacées*, *Urticées*, *Moracées*, *Artocarpees*, *Platanées*, *Cannabacées*, *Ulmacées*, *Beta- lacées*, *Cupulifères*.

II. MONOCHLAMYDÉES. Fleurs très apparentes, grandes, à périanthe unique, coloré, ordinairement gamophyllé, à plusieurs verticilles d'étamines, à carpelles en nombre égal à celui des folioles du périanthe ou double; ovaire ordinairement infère; style court, ordinairement uni aux étamines; fleurs souvent dichèmes. Familles: *Nepenthées*, *Aristolochacées*, *Asarumées*, *Cytinées*, *Hydnacées*, *Rafflesiacées*.

DICOTYLÉDONES.

III. APHANOCYCLIQUES. Fleurs bien développées, à folioles ordinairement indépendantes, tantôt verticillées, tantôt spirales, sauf dans le gynécée, où elles sont parfois connées, à calice et corolle ordinairement distincts. Familles principales: *Nelombi- tées*, *Cabombées*, *Nymphéacées*, *Renoulatées*, *Dilleniées*, *Schizandrées*, *Anacardées*, *Magnoliacées*, *Berberidées*, *Lauracées*, *Papaveracées*, *Cruicifères*, etc.

IV. TETRACYCLIQUES. Fleurs à folioles toujours disposées en quatre verticilles réguliers: calice, corolle, androcée, gynécée, qui peuvent se dédoubler, surtout l'androcée, et dont les membres peuvent se multiplier ou avorter en partie; chaque cycle alterne d'habitude avec celui qui le précède et celui qui le suit; le gynécée est ordinairement plus réduit que les autres verticilles et ses folioles sont presque toujours connées.

	<p>A. GAMOPÉTALES OU SYMPÉTALES : les pétales sont unis en tube à la base.</p>	<p><i>Gamopétales anisocarpées</i> : il n'y a jamais multiplication du nombre typique des membres d'un cycle ni du nombre des cycles ; calice parfois avorté ; ordinairement deux carpelles antéro-postérieurs connés</p>	<p>1° <i>Hypogynes</i> : a, <i>Tubuliflores</i> : Convolvulacées, Boraginées, Solanées ; b, <i>Labiatiflores</i> : Scrophulariacées, Plantaginées, Verbenacées, Labiées ; c, <i>Diandrées</i> : Oléacées ; d, <i>Contortées</i> : Gentianacées, Loganiacées, Apocynacées, Asclépiadacées.</p> <p>2° <i>Épigynes</i> : a, <i>Agré-gées</i> : Rubiacées, Valérianacées, Dipsacées ; b, <i>Synandrées</i> : Cucurbitacées, Campanulacées, Composées, etc.</p>
<p>DICOTYLÉDONES</p>	<p>B. DIALYPÉTALES OU ELEUTHÉROPÉTALES. Pétales indépendants ; parfois pas de corolle.</p>	<p><i>Gamopétales isocarpées</i>. Autant de carpelles que de sépales et de pétales (sauf dans les Lenticulariées) ; carpelles connés en un ovaire ordinairement supère. Familles principales : Lenticulariées, Primulacées, Plombaginées, Styracacées, Ericacées.</p> <p><i>Dialypétales eucycliques</i>. Corolle habituellement développée ; étamines en nombre double ou triple de celui des pétales ; carpelles ordinairement moins nombreux que les pétales, unis en un ovaire uni- ou pluriloculaire. Familles : Résédacées, Violacées, Passiflorées, Salicinées, Clusiacées, Ternstrœmiacées, Diptérocarpées, Aurantiacées, Méliacées, Rhamniacées, Aquifoliacées, Malpighiacées, Sapindacées, Polygalacées, Térébinthacées, Linacées, Géraniacées, Malvacées, Euphorbiacées, etc., etc.</p> <p><i>Dialypétales centrospermées</i>. Corolle habituellement absente ; étamine ordinairement en nombre double de celui des sépales ; ovaire ordinairement supère et uniloculaire ; ovules basilaires, souvent campylotropes. Familles : Chenopodées, Nyctaginées, Caryophyllées, etc.</p> <p><i>Dialypétales discophores</i>. Ovaire ordinairement infère ou demi-infère ; carpelles en même nombre ou en nombre moindre que les pétales, souvent deux ; disque nectarifère entre les étamines quand l'ovaire est infère ou demi-infère ; sépales parfois rudimentaires ; graines habituellement pourvues d'un albumen abondant. Familles : Umbellifères, Araliacées, Saxifragacées, Crassulacées ; etc.</p>	
<p>V. PÉRIGYNES. Plus habituellement périgynes.</p>		<p><i>Périgynes calyciflores</i>. Périanthe simple, ordinairement tétramère. Familles : Thyméléacées, Protéacées, Elagnées.</p> <p><i>Périgynes corolliflores</i>. Périanthe double. Familles : Légumineuses, Rosacées, Myrtacées, etc.</p>	

Je n'ai donné cette classification que pour fournir au lecteur une idée des caractères qui ont servi à la constituer, mais je me garderais bien de l'indiquer comme répondant à la filiation véritable des familles, filiation du reste très difficile, sinon impossible, à établir, dans l'état actuel de la science, à cause du peu

d'importance des différences qui existent entre les nombreuses familles qui composent le vaste groupe des végétaux phanérogames.

Connaissant les caractères principaux des groupes qui ont été établis dans le règne végétal, le lecteur saisira plus facilement les considérations par lesquelles nous allons terminer notre livre, considérations relatives à l'évolution et à la filiation des végétaux.

La seule comparaison des caractères de chacun des groupes que nous venons de passer en revue permet de constater un perfectionnement, une évolution ascendante des formes, qui passent graduellement et insensiblement des plus inférieures aux plus élevées. Cette impression générale est encore plus vive quand on se rappelle les perfectionnements graduels que subissent les organes et les membres des végétaux, au point de vue de leurs formes, de leur organisation et de leurs fonctions. Mais il est nécessaire de ne pas s'en tenir à cette vue d'ensemble de l'évolution ascendante du règne végétal et de montrer quels liens de parenté unissent réellement entre eux les groupes que nous avons admis. C'est ce que nous allons faire d'une manière succincte, mais aussi précise que le comporte l'état actuel de la science.

La première question à résoudre est celle de l'origine des végétaux les plus inférieurs, question qui se confond avec celle de l'origine même de la matière vivante. Les végétaux les plus inférieurs que nous connaissons, c'est-à-dire les Champignons du groupe des Schizomycètes (voir p. 292), sont des cellules déjà assez avancées en organisation, car elles possèdent non seulement du protoplasma, mais encore une membrane d'enveloppe; la troisième partie constituante des cellules, le noyau, est seule absente.

Parmi les organismes que l'on range actuellement dans le règne végétal, il n'en est pas un seul qui, pendant toute la durée de son existence, offre une organisation plus simple que celle des Schizomycètes, mais il y en a un grand nombre qui, pendant une période plus ou moins longue de leur vie, sont encore plus simples; je n'ai qu'à rappeler les spores mobiles d'un grand nombre d'Algues, de Champignons, beaucoup d'anthérozoïdes de Cryptogames, etc., qui sont constitués uniquement par une masse protoplasmique sans noyau ni membrane d'enveloppe. Parmi les organismes inférieurs placés dans le règne animal, il est tout un groupe, celui des Monériens, dont les individus se présentent avec le même degré de simplicité pendant toute leur vie. D'autres

ressemblent aux végétaux, aux Champignons les plus inférieurs ou même à des Algues, à tel point que les naturalistes ne sont pas encore d'accord sur la place qui doit leur être assignée. Les uns les considèrent comme des végétaux, tandis que d'autres les placent parmi les animaux. Il me suffira de citer, parmi les êtres qui sont dans ce cas, les *Volvox*, les *Chlamydomonas*, etc.

M. Hæckel, revenant sur une idée qui avait été émise dès le commencement de ce siècle par Bory de Saint-Vincent, a proposé de réunir un certain nombre de groupes d'organismes inférieurs en un règne intermédiaire à celui des animaux et à celui des végétaux. M. Hæckel propose pour ce groupe le nom de *règne des Protistes*. Dans ce règne, il place à la fois les Algues et les Champignons d'une part et tous les Protozoaires de l'autre.

Cette manière de procéder suffit à elle seule pour donner une idée des rapports intimes qui existent entre les végétaux et les animaux les plus inférieurs.

Il n'y a pas, en effet, un seul caractère qui puisse permettre de séparer les deux règnes. Ils sont si étroitement liés au niveau de leur extrémité inférieure qu'il est impossible de tracer entre eux une ligne de démarcation qui ne soit pas artificielle.

Cela justifie pleinement la proposition émise plus haut, que la question de l'origine du règne végétal se confond avec celle de l'origine de la matière vivante elle-même. C'est aussi ce qui a conduit un grand nombre de biologistes à penser que les deux règnes ont une origine commune, qu'ils descendent d'un ancêtre commun et unique. Cette opinion est connue sous le nom d'*hypothèse monophylétique*. Si elle est exacte, il faut chercher le premier organisme, celui qui aurait servi de point de départ à tous les animaux et à tous les végétaux, dans le groupe des Monériens, c'est-à-dire parmi les êtres qui sont constitués uniquement par du protoplasma homogène dans toutes ses parties, ce qui, évidemment, est la forme la plus élémentaire possible de la matière vivante¹. L'admission de cette hypothèse me paraît être imposée par tout ce que nous savons de l'organisation et des fonctions biologiques des organismes les plus inférieurs.

En admettant le règne des Protistes, Hæckel a été naturellement

¹ Pour les caractères de ces êtres et ceux de tous les animaux inférieurs que M. Hæckel place dans son règne des Protistes, voyez : DE LANESSAN, *Traité de Zoologie, les Protozoaires*.

conduit à une autre hypothèse que l'on peut désigner avec lui sous le nom d'hypothèse *polygénétique*, d'après laquelle le règne animal et le règne végétal seraient issus d'ancêtres distincts, en même temps qu'il se développait entre eux des groupes de Protistes, promptement arrêtés dans leur développement. Hæckel n'admet cependant cette hypothèse qu'en faisant des réserves dont je crois qu'on peut, sans crainte, augmenter encore la portée. Il admet, du reste, avec tous les biologistes, que les phylums multiples dont il suppose la production sont tous issus d'une même source, le Protoplasma. Je crois utile de reproduire ici ce qu'il dit à ce propos dans son *Histoire de la création naturelle*.

« Aujourd'hui, dans l'état actuel de nos connaissances phylogénétiques, il est impossible d'opter en connaissance de cause, soit pour l'hypothèse monophylétique, soit pour l'hypothèse polygénétique. Il est difficile de distinguer les divers groupes de Protistes des types les plus infimes du règne végétal et du règne animal ; il y a entre tous ces êtres une connexion si étroite, leurs caractères distinctifs sont si intimement mêlés, qu'actuellement, toute division systématique, toute classification des groupes sont forcément artificielles. Pourtant, plus on pénètre profondément dans le domaine obscur de la généalogie organique, plus il devient vraisemblable que le règne végétal et le règne animal ont eu chacun une origine isolée, mais qu'entre ces deux grands arbres organisés il s'est produit, par des actes réitérés de génération spontanée, un certain nombre de petits groupes organiques indépendants. Ce sont ces derniers groupes qui méritent réellement le nom de Protistes, à cause de leur caractère neutre, indifférent, de l'état de confusion où se trouvent chez eux les propriétés animales et végétales.

« En admettant même que les règnes animal et végétal soient issus chacun d'une source première distincte, rien n'empêche de placer entre eux un certain nombre de groupes de Protistes, dont chacun est isolément venu d'un type particulier de Monère. On peut, pour se faire une idée bien nette de cette disposition, se figurer le monde organique comme une immense prairie presque desséchée. Sur cette prairie, s'élèvent deux grands arbres très branchus, très ramifiés. Ces arbres sont aussi en grande partie frappés de mort ; ils peuvent représenter le règne animal et le règne végétal ; leurs rameaux frais et verdoyants seront les animaux et les végétaux actuels ; les branches flétries, au feuillage

desséché, figureront les animaux et les végétaux des groupes disparus. L'aride gazon de la prairie correspondra aux groupes des Protistes éteints, qui sont vraisemblablement encore fort nombreux; les quelques brins d'herbe encore verts seront les phylums encore vivants du règne des Protistes. Quant au sol de la prairie, duquel tout est sorti, c'est le protoplasma. »

Le lecteur a dû remarquer, en lisant cette page, que l'hypothèse de M. Hæckel comprend deux parties bien distinctes. D'une part, il suppose que le protoplasma, sol commun de la prairie à laquelle il compare le monde organique, a donné naissance à un grand nombre de groupes de Protistes dont les uns se sont éteints à des époques antérieures à la nôtre, et dont les autres peuvent encore être observés par nous; d'autre part, il admet que le même sol a produit séparément les deux grands arbres qui, dans son tableau, figurent le règne animal et le règne végétal.

La première partie de cette hypothèse est très admissible. On peut admettre sans peine que le protoplasma se soit différencié simultanément en un nombre plus ou moins considérable de formes organiques actuellement disparues et dont il nous est impossible de constater les traces, parce qu'elles étaient composées uniquement de protoplasma. On peut même, au besoin, supposer que certaines formes actuelles des Protistes ont eu une origine indépendante de celles des autres êtres vivants que nous connaissons. Cette opinion pourrait être appliquée aux Champignons, parmi les végétaux, aux Radiolaires parmi les animaux, si l'on considère que ces deux groupes se terminent chacun en un cul-de-sac et débutent par des formes assez simples pour qu'on les suppose issus directement de masses protoplasmiques très rudimentaires. J'avoue cependant que cette hypothèse me sourit peu. Si, par exemple, on considère que l'organisation, le mode de reproduction et un grand nombre d'autres caractères des Champignons se retrouvent dans le groupe des Algues, si l'on se souvient de ce que nous avons dit de la facilité avec laquelle on peut réunir les deux groupes, si l'on néglige la présence de la chlorophylle dans l'un des deux, on sera tenté d'admettre que les Champignons et les Algues sont issus d'une souche commune ayant sa place parmi les Monériens.

D'autre part, les Radiolaires sont étroitement liés au groupe voisin et parallèle des Foraminifères et l'un et l'autre peuvent être facilement considérés comme issus d'un groupe de

Monériens avec lequel ils ont quelque ressemblance, celui des Rhizomonériens.

Enfin, en poussant plus loin la comparaison des formes et des caractères, on peut admettre que les Rhizomonériens, c'est-à-dire les Monériens à pseudopodes grêles, rhizoïdes, sont issus des Lobomonériens ou Monériens à pseudopodes lobés, qui peuvent très facilement être considérés comme les ancêtres des Champignons et des Algues, c'est-à-dire de tous les végétaux.

On arrive ainsi assez facilement à admettre que tous les Protistes actuels sont issus d'une souche commune, les Monériens ; ce qui est en opposition avec la première partie de l'hypothèse de Hæckel exposée plus haut.

En second lieu, la même étude conduit à repousser la deuxième partie de son hypothèse, celle qui est relative à l'origine distincte du règne animal et du règne végétal et par conséquent à admettre, au moins pour les organismes actuels, l'hypothèse monophylétique, celle qui suppose que tous les êtres vivants connus de nous sont issus d'une souche commune, souche qu'il ne faut pas chercher ailleurs que parmi les Monériens.

J'ai tenu à montrer que l'hypothèse monophylétique ne manquait pas de base, mais le lecteur comprendra qu'il y aurait témérité à prendre parti, d'une manière absolue, pour l'une ou l'autre des deux théories.

Avec l'une comme avec l'autre, d'ailleurs, nous sommes conduits à admettre pour le monde organique tout entier un sol commun, le protoplasma, et nous nous trouvons acculés à cette question : quelle est l'origine du protoplasma ?

Pour la résoudre, ou du moins pour tenter de le faire, en usant de tous les moyens que la science met à notre disposition, nous devons d'abord nous rappeler que le protoplasma vivant est constitué en majeure partie par des substances albuminoïdes, et que ces dernières sont formées d'un petit nombre de corps simples, oxygène, hydrogène, carbone, azote, très répandus à la surface de la terre.

Sachant cela, il est permis d'admettre que les corps simples dont nous venons de rappeler les noms ont pu, et peuvent encore, se trouver en présence, dans des conditions telles que leur combinaison s'effectue de manière à produire des substances albuminoïdes. Il n'y a pas davantage de difficulté à concevoir que certaines matières albuminoïdes, une fois formées, se sont associées

entre elles et avec des composés inorganiques pour donner naissance à la matière vivante. Ce que nous ignorons, c'est la façon dont ces phénomènes se sont produits, ce sont les phases par lesquelles sont passées les combinaisons matérielles avant de parvenir à l'état complexe que présente le protoplasma vivant.

Plusieurs hypothèses ont été émises à cet égard, sans parler de celle de la création, qui étant du domaine de la crédulité religieuse, n'a pas à figurer dans un ouvrage scientifique. Deux hypothèses principales ont été admises : celle qui porte le nom de théorie du carbone, qui est la plus généralement acceptée, et la théorie du cyanogène, formulée plus récemment par Pflüger. Le lecteur me pardonnera de reproduire ici l'analyse que j'ai faite ailleurs de ces deux hypothèses¹.

Exposons d'abord la plus répandue. On admet qu'avant l'apparition des végétaux verts sur la terre, l'atmosphère qui entoure cette dernière était beaucoup plus riche en acide carbonique et en vapeur d'eau qu'elle ne l'est actuellement. On en conclut qu'à cette époque, il a pu être très facile au carbone de l'acide carbonique atmosphérique de se combiner avec les éléments de l'eau : oxygène et hydrogène, pour former des corps ternaires, qui, à leur tour se combinant avec l'ammoniaque produite par le sol, donnèrent naissance à des corps quaternaires et, enfin, aux matières albuminoïdes.

Cette manière de voir est principalement appuyée par ceux qui l'adoptent sur ce fait que les chimistes sont parvenus à faire la synthèse de nombreux corps ternaires par combinaison du carbone avec les éléments de l'eau. Une fois les substances ternaires produites, elles auraient pu engendrer, par leurs combinaisons avec l'azote, des matières quaternaires et albuminoïdes.

Une expérience curieuse de M. Schutzenberger semble mettre hors de doute la possibilité de la formation des matières ternaires à l'aide de matériaux purement inorganiques. « En traitant à froid de la fonte blanche (qui renferme un carbure de fer) grossièrement pulvérisée, par une solution de sulfate de cuivre, le fer de la fonte se dissout entièrement, sans dégagement de gaz carboné ou autre ; on peut ensuite, après lavages, éliminer le cuivre déposé, en le mettant en contact avec une solution de perchlorure

¹ Voyez DE LANESSAN, *Manuel d'histoire naturelle médicale; Introduction*.

de fer. Le cuivre se dissout rapidement ; il reste une masse pulvérulente noire, qui, après dessiccation à 80 degrés et dans le vide, ressemble à du charbon. Mais ce charbon contient de l'eau combinée qui se dégage brusquement lorsqu'on chauffe vers 250 degrés ; il se dissout facilement en s'oxydant dans l'acide azotique, en donnant des corps jaunes, jaune orangé, contenant de l'azote. Ce charbon fournit à l'analyse une quantité d'eau qui est dans un rapport assez constant avec le carbone. Il représente donc un véritable hydrate de carbone défini. »

Il semble que rien n'empêche de supposer que des phénomènes analogues, sinon identiques à celui qui se passe dans l'expérience que nous venons de rapporter, ont pu se produire à la surface du globe et que des corps ternaires hydrocarbonés aient ainsi pu prendre naissance. On pourrait admettre aussi que les corps ternaires, en se combinant avec l'azote de l'atmosphère ou avec des nitrates minéraux, ont donné naissance aux corps quaternaires ; on sait, en effet, que les chimistes ont pu fabriquer artificiellement des matières azotées, en mettant en présence, dans un milieu à température élevée, des hydrates de carbone tels que l'alcool et des azotates minéraux.

Cependant, il est un fait important qui vient à l'encontre de cette hypothèse. Nulle part, sur le globe, on ne trouve de substances hydrocarbonées en dehors des organismes vivants, ou, du moins, sans qu'elles aient été produites par des organismes vivants.

Il nous paraît donc difficile d'admettre que la formation des matières hydrocarbonées ait précédé, sur notre globe, celle des matières quaternaires. Nous sommes beaucoup plus disposés à admettre que les matières hydrocarbonées ne sont que des produits de décomposition des matières quaternaires.

M. Pflüger a émis récemment (1873) une opinion tout à fait différente de celle que nous venons d'exposer.

Il fait remarquer que l'acide carbonique, l'eau et l'ammoniaque étant des corps très stables, c'est-à-dire difficiles à décomposer, il n'est guère admissible qu'ils aient servi à la synthèse des matières albuminoïdes, quoique ces dernières leur donnent naissance en se décomposant. Il admet, au contraire, qu'à l'époque où la terre était incandescente, il a dû se former de grandes quantités de cyanogène ($C\text{Az}^2$), corps éminemment instable, composé de carbone et d'azote ; et il suppose que ce cyanogène a résulté de la combinaison de l'azote provenant de certains corps composés

d'azote et d'oxygène, avec le carbone de l'acide carbonique de l'atmosphère. On pourrait même admettre, avec quelque raison, que le cyanogène se dégageait, à cette époque, tout formé, du sol incandescent, car on l'a rencontré parmi les gaz qui se dégagent des minerais de fer traités par la houille. Plus tard, lorsque la terre s'est refroidie, le cyanogène se serait combiné avec des hydrogènes carbonés et l'oxygène de l'eau, pour former les matières quaternaires albuminoïdes et la matière vivante. Sans insister sur cette opinion, qui est purement hypothétique, nous pensons qu'en raison de l'instabilité des composés cyaniques, et, au contraire, de la stabilité de l'ammoniaque, la théorie de Pflüger offre plus de probabilité que toute autre.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, une fois formées, les matières albuminoïdes ont pu facilement se combiner pour produire des masses protoplasmiques très simples, analogues, sinon identiques aux organismes qui forment actuellement le groupe des Monériens, formes d'où sortirent ensuite les animaux et les végétaux.

Il nous reste maintenant à montrer comment de ces organismes primaires et extrêmement simples ont pu sortir les formes innombrables et presque infiniment variées qui constituent le règne végétal.

Un Monérien étant constitué par une simple masse protoplasmique sans noyau, ni membrane d'enveloppe, il suffit de supposer que sa portion périphérique sécrète une couche de cellulose donnant à la masse une forme définitive pour que nous ayons un Champignon inférieur analogue à la Levure de bière. Tout nous autorise à penser que c'est, en effet, de la sorte que sont apparus dans le monde les Champignons inférieurs.

Nous avons montré, dans la première partie de cet ouvrage, comment on pouvait passer des végétaux unicellulaires très simples, comme la Levure de bière, à d'autres ayant une organisation de plus en plus complexe ; nous ne reviendrons pas sur ce sujet, car nous n'aurions qu'à répéter ce que nous avons déjà dit, mais le lecteur fera sagement de relire tout ce premier chapitre de notre livre avant de poursuivre la lecture de celui-ci.

La connaissance de l'anatomie et de la physiologie comparées des végétaux que nous venons de rappeler permet d'établir assez facilement les rapports de filiation des différents groupes du règne végétal.

Les Champignons et les Algues, si semblables par leur structure, par la manière dont ils se reproduisent et par celle dont ils se développent, sont évidemment issus d'une souche commune dont ils forment deux branches parallèles, mais bien distinctes l'une de l'autre par la manière de vivre : l'une, celle des Algues, possédant de la chlorophylle et par conséquent jouissant de la propriété de fabriquer elle-même ses aliments, l'autre étant dépourvue de chlorophylle et ne pouvant vivre que d'aliments préalablement formés, c'est-à-dire condamnée au parasitisme.

Cette dernière ne tarde pas à s'arrêter dans son évolution ascendante ; elle ne dépasse pas la forme représentée par les Ascomycètes, quoique l'on puisse supposer qu'elle date d'une époque extrêmement reculée. Il faut, sans doute, chercher la cause de cet arrêt de développement dans l'absence du pigment chlorophyllien et l'existence parasitique qui caractérisent les Champignons. Ces deux conditions, jointes à l'impossibilité de changer de place, peuvent, en effet, être considérées comme très défavorables à l'acquisition d'une grande taille et d'un haut degré d'organisation anatomique.

L'autre branche primitive du règne végétal, celle des Algues, est plus favorisée ; elle sert de souche, on peut le dire sans hésiter, à tous les groupes végétaux qui lui sont supérieurs en organisation. Rien n'est plus facile, en effet, que de passer des Algues supérieures aux Characées d'une part, aux Muscinées de l'autre.

Mais, les Characées ne forment qu'une branche très courte, arrêtée dans son évolution, branche qui continue à vivre dans l'eau comme les Algues, tandis que les Muscinées ont pris un développement beaucoup plus considérable.

Parmi les Muscinées elles-mêmes, nous avons distingué deux groupes qui dérivent très probablement de deux formes distinctes d'Algues. Les Hépatiques, avec leur prothalle lamelleux sont sans doute issues des Algues à thalle aplati, comme les Ulvacées, tandis que le proembryon filamenteux des Mousses indique qu'elles proviennent d'Algues filamenteuses. C'est en effet, pendant le premier âge que les Muscinées ressemblent le plus aux Algues ; l'existence tout à fait aérienne qu'elles mènent pendant la phase sexuée, leur a fait acquérir avec le temps des caractères qui les différencient beaucoup de leurs ancêtres et ne permettraient guère de soupçonner leur origine, si l'on ne tenait compte que de leur morphologie. Mais, cette parenté reste ma-

nifeste à tous les âges quand on envisage les caractères tirés de leur organisation anatomique et du mode de leur reproduction.

Il importe de bien insister sur ce fait que le prothalle des Muscinées ressemble, non pas aux Algues les plus élevées en organisation anatomique, mais à des formes dont la structure est très rudimentaire, comme les Ulves ou les OÉlogoniées, quoique leur mode de reproduction les place vers le sommet de la classe des Algues.

Quoique les Hépatiques et les Mousses aient pris une extension beaucoup plus considérable que les Characées et que le nombre de leurs espèces soit relativement très grand, il n'est cependant guère permis d'admettre qu'elles figurent parmi les ancêtres des Cryptogames vasculaires. Il est probable plutôt que ces deux groupes constituent, comme celui des Characées, des branches arrêtées dans leur développement, n'ayant produit aucun des rameaux du règne végétal qui sont supérieurs à elles.

Si, en effet, on compare le prothalle des Fougères, des Ophioglossées et des Equisétacées à celui des Mousses et des Hépatiques, on voit qu'il est à peu près aussi simple dans les premiers de ces groupes que dans les derniers. On peut conclure de cette similitude d'organisation que les Fougères, les Ophioglossées et les Equisétacées sont, comme les Muscinées, issues directement de quelque groupe d'Algues.

Avant d'aller plus loin, il est nécessaire de jeter un coup d'œil sur les relations qui existent dans tous ces groupes de végétaux, ayant pour ancêtres des Algues, entre le prothalle qui porte les organes reproducteurs et la plante asexuée à laquelle la cellule femelle donne naissance.

Un prothalle de Muscinée, de Fougère, etc., est tout à fait comparable, avons-nous dit déjà, par son organisation, au thalle de certaines Algues lamelleuses ou filamenteuses. Mais, tandis que les thalles des Algues ont une très grande tendance à se reproduire par le mode asexué et à atteindre de très grandes dimensions sans produire d'organes reproducteurs, il en est tout autrement du prothalle des Muscinées et des Filicinées.

Ce dernier est à peine formé qu'il produit un grand nombre d'appareils reproducteurs sexués (archégonés ou anthéridies) et souvent les deux à la fois, car la plupart sont monoïques. On observe donc ici l'inverse de ce qui existe chez les Algues.

Mais, en même temps que ce phénomène se manifeste, il s'en

présente un autre consistant en ce que l'appareil végétatif issu de la cellule femelle fécondée ne produit pas d'organes sexuels ; il rappelle en cela la tendance naturelle aux thalles des Algues que nous en avons signalée un plus haut, à ne pas porter d'organes sexuels. Mais, de même aussi que le thalle des Algues, l'appareil végétatif des Muscinées, des Fougères, etc., se montre très disposé à se reproduire asexuellement, par des bourgeons ou des spores ; ces dernières n'étant, en réalité, que des bourgeons unicellulaires analogues à ceux que produisent un grand nombre d'Algues inférieures.

En considérant avec attention tous les faits que nous venons de rappeler, il est permis de se demander si les naturalistes ont raison de se servir des termes : *générations alternantes*, pour indiquer les rapports qui existent entre le prothalle d'une Fougère et l'appareil végétatif de cette plante. Si les spores que porte l'appareil végétatif ne sont réellement, comme il est facile de le montrer par le développement, que des bourgeons unicellulaires, on peut considérer le prothalle comme ce bourgeon développé isolément et les organes sexuels qu'il porte, comme les organes sexuels de l'appareil végétatif qui a produit le bourgeon. Il y aurait donc, non pas alternance de générations, mais simplement séparation et existence indépendante du bourgeon destiné à produire les organes sexuels. Il se passerait là quelque chose d'analogue à ce qui se produirait si, coupant un bouton de Cerisier, on le faisait fleurir et fructifier dans l'eau ou sur la terre loin de l'arbre sur lequel il s'est formé. Si le bourgeon de cerisier dont nous parlons pouvait produire une graine fertile qui, à son tour, redonnerait un petit cerisier, on ne dirait pas que le bourgeon est la génération sexuée du premier cerisier, mais simplement une partie qui en a été séparée et a végété isolément.

Une conclusion analogue doit être formulée, si l'on envisage la spore d'une Fougère comme un simple bourgeon produit par cette plante.

Cette façon d'envisager les rapports qui existent entre les prothalles des Muscinées, des Fougères, etc., supprime la conception des générations alternantes et simplifie la biologie en faisant disparaître toute une catégorie de phénomènes qui appartiendraient exclusivement à un certain nombre d'organismes. Elle a aussi l'avantage de supprimer la barrière que l'on pouvait établir entre les plantes ou les animaux à générations alternantes et ceux qui

n'offrent pas ce mode de développement, ou ne l'offrent que d'une manière très peu perceptible.

Pour nous donc, la génération sexuée, le prothalle d'une Muscinée, d'une Fougère, d'une Ophioglossée, d'une Equisétacée, est un simple bourgeon détaché de l'appareil végétatif, de ce que les botanistes appellent généralement la *génération asexuée*, bourgeon réduit à l'état d'une seule cellule (spore) au moment où il se détache, mais capable de s'accroître et de produire des organes sexuels loin de la plante qui lui a donné naissance.

Dans les Cryptogames vasculaires, ce bourgeon (prothalle, génération sexuée) se détache encore de l'appareil végétatif, mais il se développe beaucoup moins que dans les Muscinées, les Fougères et les Equisétacées ; il finit même, dans les Lycopodiacées, qui sont les plus élevés des Cryptogames vasculaires, par n'avoir que de très minimes dimensions. Il offre, chez ces plantes, un autre caractère : il ne produit jamais qu'une seule sorte d'organes reproducteurs. On se rappelle, en effet, ce que nous avons dit au sujet des Cryptogames vasculaires : chez ces plantes, il existe deux espèces de spores, des microspores qui produisent des prothalles mâles et des macrospores qui produisent des prothalles femelles.

Dans les Gymnospermes, les bourgeons sexuels unicellulaires, grain de pollen et sac embryonnaire, que nous avons déjà comparés aux microspores et aux macrospores des Cryptogames vasculaires, produisent des prothalles encore plus rudimentaires. Les prothalles mâles se séparent de l'appareil végétatif qui les a produits, mais les prothalles femelles (endosperme) y restent fixés, ou du moins ne s'en détachent qu'après que la cellule femelle a été fécondée et qu'elle a donné naissance à un nouvel appareil végétatif.

Dans les Angiospermes, si l'on considère le grain de pollen comme une microspore et le sac embryonnaire comme une macrospore, on voit que l'un et l'autre de ces bourgeons unicellulaires sexuels ne produisent qu'un prothalle encore plus rudimentaire que dans les Gymnospermes, et qui se comporte de la même façon, c'est-à-dire que le bourgeon mâle se détache de l'appareil végétatif, tandis que le bourgeon femelle y reste fixé jusqu'après la formation du nouvel appareil végétatif que représente l'embryon.

La manière de voir que je viens d'exposer me paraît, je le répète, offrir l'avantage de simplifier la science biologique, en sup-

primant des phénomènes exceptionnels et en réduisant la nomenclature. La conception des générations alternantes me paraît être une de celles que les savants se plaisent à imaginer pour se donner le mérite de découvertes qui ne sont, en réalité, que des transformations de langage; elle disparaîtra, sans nul doute, avant peu, de la science, comme ont disparu une foule d'autres conceptions de même ordre. Déjà un bon nombre de zoologistes de premier ordre y ont renoncé; je pense que les botanistes imiteront leur exemple. Quant à moi, je n'ai pas assez le respect des idées reçues et des conventions pour ne pas, dès aujourd'hui, exprimer nettement ma manière de voir, dût-elle être mal reçue par les savants officiels et amis de la tradition.

Ce que je viens de dire de la reproduction des Cryptogames vasculaires supérieures, Rhizocarpées et Lycopodiées, joint à ce qui a déjà été dit de leur organisation anatomique et morphologique, rend manifeste leur parenté avec les groupes des Fougères, des Ophioglossées et des Equisétacées, groupes qui, eux-mêmes, comme je l'ai dit déjà, sont très certainement issus directement et séparément des Algues. Quant à la source exacte de chacun des groupes des Rhizocarpées et des Lycopodiées, elle est assez difficile à indiquer. Il est toutefois permis de supposer qu'ils découlent, plutôt des Filicinées, avec lesquelles ils offrent de grandes analogies, que des Equisétacées.

Je ne reviendrai pas non plus sur les caractères qui rendent manifeste la parenté des Gymnospermes avec les Cryptogames vasculaires supérieurs. Il est incontestable que les Gymnospermes dérivent de ces dernières, de même qu'il est impossible de ne pas admettre que les Angiospermes ont été produites par une évolution ascendante des Gymnospermes.

Quant aux nombreux groupes qui composent la vaste classe des Angiospermes, ils ont des relations tellement intimes les uns avec les autres, qu'il est impossible de ne pas croire à l'existence entre eux d'une étroite parenté, mais il est difficile d'établir, autrement que dans ses grandes lignes, un tableau généalogique indiquant leur véritable filiation. On admet généralement que des Gymnospermes Gnetales sont sorties deux branches indépendantes d'Angiospermes, les Monocotylédones et les Dicotylédones, branches qui se seraient développées parallèlement. Cette manière de voir n'est pas absolument démontrée; on pourrait supposer que les Monocotylédones ne soient qu'une branche de Dicotylédones dégénérée;

cependant la première opinion est rendue plus plausible que la seconde par ce fait que les Monocotylédones et les Dicotylédones se montrent à la même époque géologique.

Quant aux Dicotylédones, on admet généralement qu'elles ont évolué de la façon suivante : Les Monochlamydées seraient les plus anciennes ; d'elles seraient sorties les Dialypétales qui auraient, à leur tour, produit les Gamopétales. Ces dernières occuperaient donc le sommet de l'arbre généalogique figurant le règne végétal.

Je ne veux pas entrer ici dans l'étude de l'évolution du règne végétal envisagé au point de vue paléontologique. Ce serait me lancer dans une voie étrangère à la nature de cet ouvrage. Je me borne à rappeler que, d'après la manière de voir la plus répandue, les Cryptogames ont existé seules jusqu'à la fin de la période dévonienne. Elles atteignent alors leur maximum d'extension sur le globe et leurs dimensions les plus considérables. L'abondance extrême des eaux, l'humidité considérable du sol, la richesse de l'atmosphère en acide carbonique, la rareté relative des animaux végétariens leur permettent de s'étaler librement sur le sol qu'elles couvrent après leur mort de leurs innombrables cadavres, et dans les entrailles duquel le mineur aujourd'hui va chercher leurs débris destinés à permettre à l'homme de conquérir les continents et les mers et de remplacer les bras par la machine.

Dans la période postdévonienne apparaissent les Gymnospermes, qui ne tardent pas à contre-balancer, par leur nombre et leurs dimensions, les Cryptogames des âges précédents ; cependant, pendant la période carbonifère, les Cryptogames sont encore deux fois plus nombreux que les Phanérogames. Les Angiospermes ne commencent à se montrer que dans la période triasique, mais leur nombre augmente rapidement, tandis que celui des Cryptogames diminue. D'après Hæckel, les Monocotylédones et les Dicotylédones Monochlamydées se seraient montrées en même temps, pendant la période triasique ; les Dialypétales n'auraient fait leur apparition que pendant la période crétacée, et les Monopétales n'auraient commencé à se montrer que pendant la période éocène.

Tandis que les Angiospermes se développaient, les Gymnospermes diminuaient de nombre, comme l'avaient fait les Cryptogames après l'apparition des Gymnospermes. La cause de ce phénomène réside sans doute dans les modifications que

subissaient en même temps les parties superficielles du globe et l'atmosphère.

A mesure que le milieu cosmique se transformait, les végétaux, obéissant à la même loi que les animaux, subissaient des transformations correspondantes ; les deux règnes évoluaient ascensionnellement ; mais, partis d'un même point, à chaque génération, ils s'écartaient davantage l'un de l'autre pour arriver à ces deux sommets actuels : la plante Gamopétale et l'Homme.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	Pages v
---------	------------

LIVRE I.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉES DES VÉGÉTAUX.

CHAPITRE I^{er}

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE GÉNÉRALES. — VÉGÉTAUX UNICELLULAIRES. — Végétaux unicellulaires incolores. — Végétaux unicellulaires chlorophyllés. — VÉGÉTAUX PLURICELLULAIRES. — Végétaux pluricellulaires à cellules incolores, toutes semblables. — Végétaux pluricellulaires à cellules chlorophyllées, toutes semblables. — Végétaux pluricellulaires à cellules dissemblables. — Végétaux à cellules toutes incolores, dissemblables. — Végétaux à cellules toutes chlorophyllées, dissemblables. — Végétaux pluricellulaires à cellules dissemblables, les unes chlorophyllées, les autres incolores	1
--	---

CHAPITRE II.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE DES MEMBRES ET DES ORGANES DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS. — Les racines et les poils radiculaires. — La tige et ses ramifications. — Les feuilles. — Coup d'œil d'ensemble sur la morphologie et l'anatomie de la tige, de la racine et des feuilles. — Organes reproducteurs. — Organes de la reproduction asexuée. — Organes de la reproduction sexuée. — Organes sécréteurs	30
---	----

LIVRE II.

ANATOMIE CELLULAIRE ET PHYSIOLOGIE DES VÉGÉTAUX.

CHAPITRE I^{er}.

	Pages.
ORGANISATION ET FORMATION DES CELLULES VÉGÉTALES. — Le protoplasma. — Le noyau. — La membrane cellulaire.	157

CHAPITRE II.

GENÈSE ET ACCROISSEMENT DES CELLULES VÉGÉTALES	176
--	-----

CHAPITRE III.

MULTIPLICATION DES CELLULES VÉGÉTALES	185
---------------------------------------	-----

CHAPITRE IV.

LES PRODUITS CELLULAIRES. — Suc cellulaire. — Chlorophylle. - Matières colorantes. — Origine et rôle biologique des matières colorantes. — Cristalloïde, aleurone, cellulose, amidon, inuline, gomme, mucilage. — Tannin. — Sucres. — Matières grasses. — Matières cireuses. — Huiles essentielles. — Oléo-résines. — Résines. — Baumes. — Gommés résines. — Cristaux	190
--	-----

CHAPITRE V.

DE LA NUTRITION DES VÉGÉTAUX. — Aliments des végétaux pourvus de chlorophylle et leur élaboration. — Fonction chlorophyllienne. — Digestion — Fermentation. — Parasitisme. — Elaboration des aliments par les végétaux et les cellules végétales incolores. — Digestion. Ferments végétaux. — Leur rôle dans les fermentations et les maladies. — Tableau des genres et des espèces de Schizomycètes. — Absorption et circulation des matériaux nutritifs. — Absorption. — Circulation. — Transformations et utilisations des matériaux nutritifs	240
---	-----

CHAPITRE VI.

	Pages.
DE LA RESPIRATION DES VÉGÉTAUX. — Nature des phénomènes respiratoires. — Absorption, circulation et élimination des gaz. — Chaleur, lumière et électricité produites par les plantes	331

CHAPITRE VII.

DE LA TRANSPIRATION	389
---------------------	-----

CHAPITRE VIII.

ACCROISSEMENT DES VÉGÉTAUX	392
----------------------------	-----

CHAPITRE IX.

DES MOUVEMENTS ET DE LA SENSIBILITÉ CHEZ LES VÉGÉTAUX. Des mouvements intracellulaires. — Mouvements de déplacement. — Mouvements spontanés. — Mouvements provoqués.	402
---	-----

CHAPITRE X.

DE LA REPRODUCTION DES VÉGÉTAUX.	498
----------------------------------	-----

CHAPITRE XI.

DE LA CLASSIFICATION ET DE L'ÉVOLUTION DES VÉGÉTAUX. — Taxinomie des végétaux. — Origine de la matière vivante. — Genèse des végétaux et des animaux. — Evolution des végétaux.	530
---	-----

AUTRES OUVRAGES DU MÊME AUTEUR.

Du Protaplasma végétal, thèse présentée au concours d'agrégation (Histoire naturelle). In-18 de 150 pages, 1876.

Manuel d'histoire naturelle médicale (Botanique et Zoologie). 3 vol. in-18 jésus, formant 2,300 pages et contenant 1,700 figures dans le texte, 1879-1881.

La Lutte pour l'existence et l'association pour la lutte, étude sur la doctrine de Darwin. 1 vol. in-18 (Bibliothèque biologique internationale), 1881.

Le Transformisme (Évolution de la matière et des êtres vivants). 1 vol. in-18 de 500 pages, avec figures (Bibliothèque matérialiste).

Traité de zoologie. 2 vol. gr. in-8 de 1,000 pages chacun, avec 2,000 figures dans le texte. L'ouvrage paraît par parties séparées. — 1^{re} partie : *Les Protozoaires*. 1 vol. gr. in-8 de 350 pages, avec 300 figures dans le texte. — 2^e et 3^e partie : *Les Calentérés et les Vers*. Actuellement sous presse.

Histoire des drogues d'origine végétale, par Flückiger et Hanbury, traduite de l'anglais, augmentée de très nombreuses notes par le docteur J.-L. de Lanessan, professeur agrégé d'histoire naturelle à la Faculté de médecine de Paris. 2 vol. in-8 d'environ 700 pages chacun, avec 350 figures dessinées pour cette traduction, 1878.

Manuel de zootomie, guide pratique pour la dissection des animaux vertébrés et invertébrés, à l'usage des étudiants en médecine, des écoles vétérinaires et des élèves qui préparent la licence ès-sciences naturelles, par Auguste Mojsisovics Elden Von Mojsvar, privat-Doctent de zoologie et d'anatomie comparée à l'Université de Graz. Traduit de l'allemand et annoté par J.-L. de Lanessan. 1 vol. in-8 d'environ 400 pages, avec 128 figures dans le texte.

Flore générale des champignons, organisation, propriétés et caractères des familles, des genres et des espèces, par Otto Wunche, professeur au collège de Zwickau, traduit de l'allemand et annoté par J.-L. de Lanessan. 1 vol. in-18 cartonné de 500 pages.

BIBLIOTHÈQUE
DES
SCIENCES CONTEMPORAINES

PUBLIÉE AVEC LE CONCOURS
DES SAVANTS ET DES LITTÉRATEURS LES PLUS DISTINGUÉS

PAR LA LIBRAIRIE

C REINWALD

15, rue des Saints-Pères, Paris.

Depuis le siècle dernier, les sciences ont pris un énergique essor en s'inspirant de la féconde méthode de l'observation et de l'expérience. On s'est mis à recueillir, dans toutes les directions, les faits positifs, à les comparer, à les classer et à en tirer les conséquences légitimes.

Les résultats déjà obtenus sont merveilleux. Des problèmes qui sembleraient devoir à jamais échapper à la connaissance de l'homme ont été abordés et en partie résolus, et cet immense trésor de faits nouveaux, non-seulement a renouvelé les sciences déjà existantes, mais a servi de matière à des sciences nouvelles du plus saisissant intérêt.

L'*Archéologie préhistorique* nous a reconquis, dans la profondeur des siècles disparus, des ancêtres non soupçonnés et reconstitué, à force de découvertes, l'industrie, les mœurs, les types de l'homme primitif à peine échappé à l'animalité.

L'*Anthropologie* a ébauché l'histoire naturelle du groupe humain dans le temps et dans l'espace, le suit dans ses évolutions organiques, l'étudie dans ses variétés, races et espèces, et creuse ces grandes questions de l'origine de

la vie, de l'influence des milieux, de l'hérédité, des croisements, des rapports avec les autres groupes animaux, etc., etc.

La *Linguistique* retrouve, par l'étude comparée des idiomes, les formes successives du langage, les analyse et prépare, pour ainsi dire, une histoire de la pensée humaine, saisie à son origine même et suivie à travers les âges.

La *Mythologie comparée* nous fait assister à la création des dieux, classe les mythes, étudie les lois de leur naissance et de leur développement à travers les innombrables formes religieuses.

Toutes les autres sciences, Biologie, Astronomie, Physique, Chimie, Zoologie, Géologie, Géographie, Botanique, Hygiène, etc., ont été, sous l'influence de la même méthode, étendues, régénérées, enrichies et appelées à se prêter un mutuel secours. Cette influence s'est même étendue à des sciences que la fantaisie et l'esprit de système avaient dépouillées de toute précision et de toute réalité, l'Histoire, la Philosophie, la Pédagogie, l'Economie politique, etc.

Mais jusqu'à présent ces magnifiques acquisitions de la libre recherche n'ont pas été mises à la portée des gens du monde : elles sont éparées dans une multitude de recueils, mémoires et ouvrages spéciaux. Le public ne les trouve nulle part à l'état d'ensemble, d'exposition élémentaire et méthodique, débarrassées de l'appareil scientifique, condensées sous une forme accessible.

Et cependant il n'est plus permis de rester étranger à ces conquêtes de l'esprit scientifique moderne, de quelque œil qu'on les envisage. A chaque instant, dans les conversations, dans les lectures, on se heurte à des controverses sur ces nouveautés : le Darwinisme, la Théorie mécanique de la chaleur, la Corrélation des forces naturelles, l'Atomisme, la Descendance de l'homme, la Prévision du temps, les Théories cérébrales, etc. ; on se sent honteux de se trouver pris en flagrant délit d'ignorance. Et puis, considération bien supérieure, c'est par la science universalisée, déposée dans toutes les consciences, que nous mettrons fin à notre anarchie intellectuelle et que nous marcherons vraiment à la régénération.

De ces réflexions est née la présente entreprise. On s'est adressé à des savants pour obtenir de chacun d'eux, dans la spécialité qui fait l'objet constant de ses études, le *Manuel* précis, clair, accessible, de la science à laquelle il s'est voué, dans son état le plus récent et dans son ensemble le plus général. Par conséquent, pas de compilations de seconde main. Chacun s'est renfermé dans le domaine où sa compétence est incontestable. Chaque traité formera un seul volume, avec gravures quand ce sera nécessaire, et de prix modeste. Jamais la vraie science, la science consciencieuse et de bon aloi ne sera faite ainsi toute à tous.

Un plan uniforme, fermement maintenu par un comité de rédaction, préside à la distribution des matières, aux proportions de l'œuvre et à l'esprit général de la collection.

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Cette collection paraît par volumes in-12, format anglais, aussi agréable pour la lecture que pour la bibliothèque ; chaque volume a de 10 à 15 feuilles, ou de 350 à 500 pages et quelquefois plus. Les prix varient, suivant la nécessité, de 3 à 5 francs.

EN VENTE

- I. **La Biologie**, par le docteur Charles Letourneau. 3^e édition.
1 vol. de 318 pages avec 112 gravures sur bois.
Prix, broché, 4 fr. 50 ; relié, toile anglaise. 5 francs.
- II. **La Linguistique**, par Abel Hovelacque. 3^e édition. 1 vol. de 454 pages.
Prix, broché, 4 francs ; relié, toile anglaise... . 4 fr. 50
- III. **L'Anthropologie**, par le docteur Paul Topinard, avec préface du professeur Paul Broca. 3^e édition. 1 vol. de 576 pages avec 52 gravures sur bois.
Prix, broché, 5 francs ; relié, toile anglaise... . 5 fr. 75

IV. **L'Esthétique**, par M. Eugène Véron, directeur du journal *l'Art*. — Origine des Arts. — Le Goût et le Génie. — Définition de l'Art et de l'Esthétique. — Le Style. — L'Architecture. — La Sculpture. — La Peinture. — La Danse. — La Musique. — La Poésie. — 1 volume de 506 pages.

Prix : broché, 4 francs ; relié, toile anglaise..... 4 fr. 50

V. **La Philosophie**, par M. André Lefèvre. 1 vol. de 612 pages.

Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75

VI. **La Sociologie** d'après l'Ethnographie, par le docteur Charles Letourneau. 1 vol. de 598 pages.

Prix : broché, 5 francs ; relié, toile anglaise..... 5 fr. 75

VII. **La Science économique**, par M. Yves Guyot. 1 vol. de 474 pages avec 56 figures graphiques.

Prix : broché, 4 fr. 50 ; relié, toile anglaise... 5 fr.

VIII. **Le Préhistorique**, antiquité de l'homme, par G. DE MORTILLET. 1 vol. de 642 pages avec 64 figures.

Prix : broché, 5 fr. ; relié, toile anglaise. . . 5 fr. 75

ON PEUT SE PROCURER

LA BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES CONTEMPORAINES

Chez tous les Libraires de France et de l'Étranger

ET SPÉCIALEMENT CHEZ LES SUIVANTS :

ATHÈNES, chez <i>K. Wilberg</i> .	MUNICH, chez <i>Riedel</i> (Liter. Art. Anstalt).
BARCELONE, chez <i>A. Verdaguer</i> et chez <i>A. Piaget</i> .	NAPLES, chez <i>Detken et Rocholl</i> .
BERLIN, chez <i>Leo Liepmannssohn</i> .	NEW-YORK, chez <i>F.-W. Christern</i> et chez <i>Westermann et C^e</i> .
BRUXELLES, chez <i>Manceaux</i> .	PADOUE, chez <i>Drucker et Tedeschi</i> .
BUCHAREST, chez <i>Sotschek et C^e</i> .	PALERME, chez <i>Luigi Pedone-Lauriel</i> .
CONSTANTINOPLE, chez <i>S.-H. Weiss</i> et chez <i>Lorentz et Keil</i> .	PORTO, chez <i>Chardron</i> ; chez <i>Magalhaes et Moniz</i> .
GENÈVE, chez <i>H. Georg</i> .	RIO DE JANEIRO, chez <i>B. L. Garnier</i> .
LAUSANNE, chez <i>B. Benda</i> et chez <i>Rouge</i> .	ROME, chez <i>Bocca frères et C^e</i> .
LEIPZIG, chez <i>B. Hermann</i> et chez <i>A. Twietmeyer</i> .	SAINTE-PÉTERSBOURG, chez <i>C. Ricker</i> et chez <i>E. Mellier</i> .
LISBONNE, chez <i>Antonio-Maria Pereira</i> et chez <i>A. Rodrigues</i> .	STOCKHOLM, chez <i>Looström et C^e</i> .
LONDRES, chez <i>Williams et Norgate</i> .	STRASBOURG, chez <i>I. Noiriol</i> .
LYON (Rhône), chez <i>Cathabard</i> et chez <i>H. Georg</i> .	TURIN, chez <i>Bocca frères</i> et chez <i>H. Læscher</i> .
MADRID, chez <i>C. Bailly-Baillière</i> .	VARSOVIE, chez <i>Maurice Orgelbrand</i> .
MILAN, chez <i>Dumolard frères</i> .	VIENNE (Autriche), chez <i>W. Braumüller et fils</i> .
MONTPELLIER (Hérault), chez <i>Coulet</i> .	

135053



580.2

303

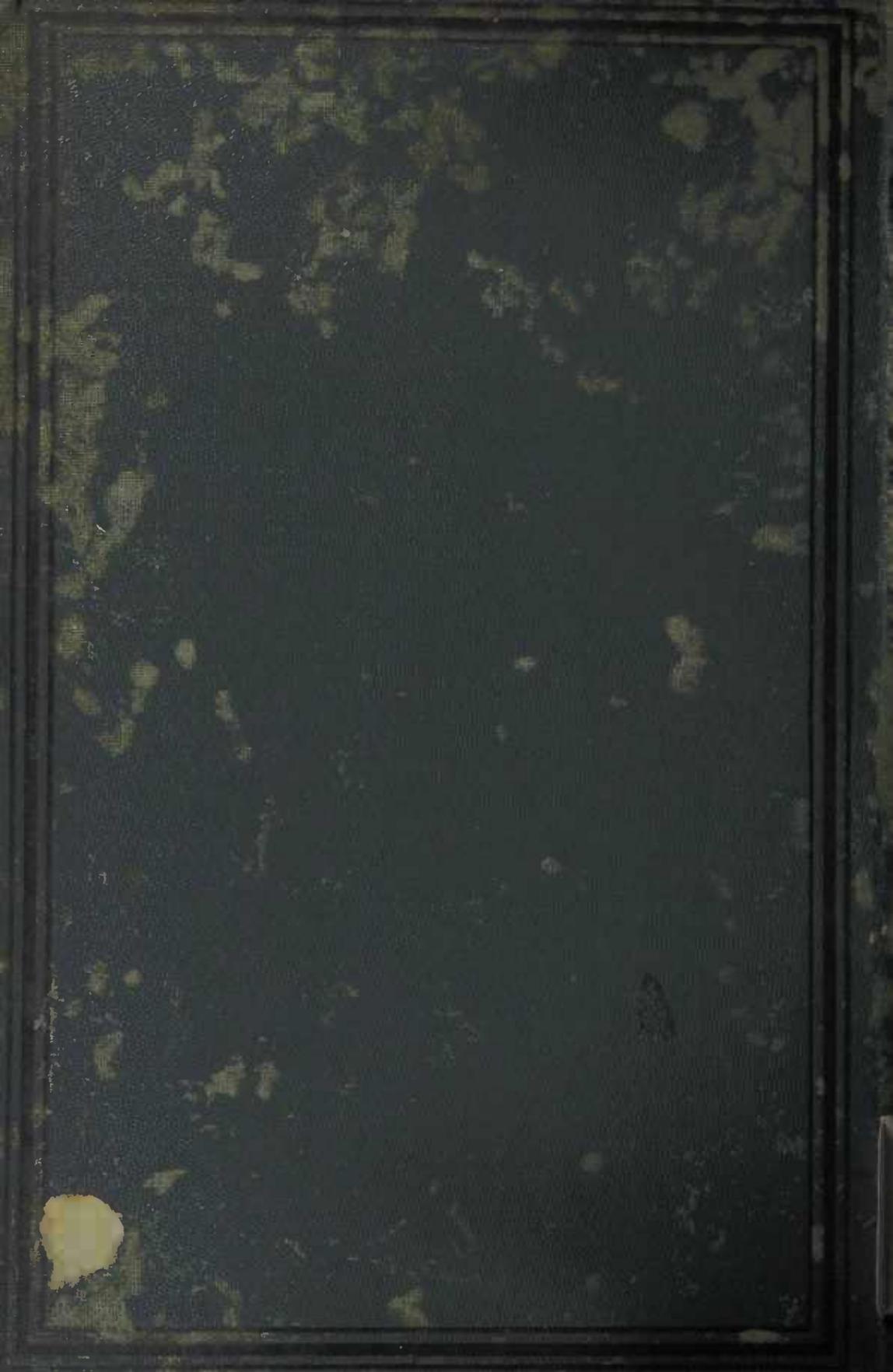
LANESSAN, J. L. de

Autor

La Botanique

Título

Nº cons.	Assinatura	Data



ORIENTAÇÕES PARA O USO

Esta é uma cópia digital de um documento (ou parte dele) que pertence a um dos acervos que fazem parte da Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP. Trata-se de uma referência a um documento original. Neste sentido, procuramos manter a integridade e a autenticidade da fonte, não realizando alterações no ambiente digital – com exceção de ajustes de cor, contraste e definição.

1. Você apenas deve utilizar esta obra para fins não comerciais. Os livros, textos e imagens que publicamos na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP são de domínio público, no entanto, é proibido o uso comercial das nossas imagens.

2. Atribuição. Quando utilizar este documento em outro contexto, você deve dar crédito ao autor (ou autores), à Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP e ao acervo original, da forma como aparece na ficha catalográfica (metadados) do repositório digital. Pedimos que você não republique este conteúdo na rede mundial de computadores (internet) sem a nossa expressa autorização.

3. Direitos do autor. No Brasil, os direitos do autor são regulados pela Lei n.º 9.610, de 19 de Fevereiro de 1998. Os direitos do autor estão também respaldados na Convenção de Berna, de 1971. Sabemos das dificuldades existentes para a verificação se uma obra realmente encontra-se em domínio público. Neste sentido, se você acreditar que algum documento publicado na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP esteja violando direitos autorais de tradução, versão, exibição, reprodução ou quaisquer outros, solicitamos que nos informe imediatamente (dtsibi@usp.br).